

UNIVERSIDAD DE VALPARAÍSO

FACULTAD DE CIENCIAS DEL MAR Y DE RECURSOS NATURALES

CARRERA DE BIOLOGÍA MARINA

Conducta de las asociaciones de larvas prepresentadas de Trombollito  
de tres aletas, *Helcogrammoides chilensis* (Blennioidei:  
Tripterygiidae; Cancino, 1960), en el intermareal rocoso de  
Montemar (V Región, Chile).

TESIS PARA OPTAR AL TÍTULO DE BIÓLOGO MARINO

María-Antonia Reculé Rivera

2018

# **María-Antonia Reculé Rivera**

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

Dr. Mauricio Landaeta Díaz

**Director**

Universidad de Valparaíso

Dr. Manuel Castillo Silva

**Miembro de la comisión**

Universidad de Valparaíso

Dr. Ricardo Bravo Méndez

**Miembro de la comisión**

Universidad de Valparaíso

**2018**

## TABLA DE CONTENIDOS

	Pág.
AGRADECIMIENTOS.....	05
LISTA DE TABLAS.....	06
LISTA DE FIGURAS.....	07
RESUMEN.....	09
INTRODUCCIÓN.....	12
OBJETIVOS.....	18
- Objetivo General.....	18
- Objetivos Específicos.....	18
HIPÓTESIS.....	19
- Predicciones.....	19
MATERIALES Y MÉTODOS.....	20
- Área de estudio y trabajo.....	20
- Caracterización hidrográfica y meteorológica de la zona de estudio.....	21
- Conductas de natación de larvas preasentadas de <i>Helcogrammoides chilensis</i> ..	22
- Identificación de la especie de estudio.....	23
- Dieta de las larvas preasentadas de <i>Helcogrammoides chilensis</i> .....	23
- Interacción biológica-ambiental.....	26
RESULTADOS.....	27
- Caracterización hidrográfica y meteorológica de la zona de estudio.....	27
- Conductas de natación de larvas preasentadas de <i>Helcogrammoides chilensis</i> ..	31

- Identificación de la especie de estudio.....	33
- Dieta de las larvas presentadas de <i>Helcogrammoides chilensis</i> .....	35
• Incidencia alimentaria.....	38
• Índices alimentarios.....	39
• Éxito Alimentario.....	41
• Análisis multivariados.....	43
• Nicho trófico.....	47
- Interacción biológica-ambiental.....	48
DISCUSIÓN.....	53
- Patrones conductuales.....	54
- Interacción biológica-ambiental.....	58
- Contenido estomacal y dieta.....	65
- Brechas de información y consideraciones finales.....	69
CONCLUSIONES.....	71
FUENTE DE FINANCIAMIENTO.....	72
LITERATURA CITADA.....	73

## AGRADECIMIENTOS

Al proyecto FONDECYT 1150296, por otorgar el financiamiento necesario para efectuar esta investigación.

A mi comisión de tesis. De forma especial al profesor Mauricio, que con su guía pude llevar a cabo este proyecto, motivándome a desafiarme a mí misma –muchas gracias por formarme como profesional y entregarme enseñanzas de vida. Al profesor Manuel, que me inició –con mucha paciencia- en el difícil pero entretenido mundo de la programación; y al profesor Ricardo, que estuvo desde el principio de mi formación profesional y está hoy, cuando cierro este ciclo.

A mis compañeros de laboratorio (LABITI). En especial a Valentina B. y Javier V. por enseñarme la metodología de disección de estómagos; a Bastián, Mirna, Víctor y Javier P. por ser mis compañeros de buceo en tantas ocasiones.

A mi familia y amigos, que con su constante apoyo, paciencia y amor durante estos años de carrera, pude seguir paso a paso por este desafiante proceso. Son un pilar fundamental en mi vida.

Finalmente, dedico esta tesis a mi sobrino y sobrinas, Valentín, Amanda y Sofía, en representación de todos los niños y niñas de Chile. Que esta tesis (y esta tía) les permita acercarse al maravilloso mundo de las ciencias, y se encanten con este ir y venir de dudas y respuestas, desafíos y logros. Que nunca nadie pueda decirles que ustedes no pueden.

## LISTA DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Estadística básica aplicada en los datos de longitud estándar (LE) (mm) y de las presas registradas en los estómagos diseccionados de larvas preasentadas de <i>Helcogrammoides chilensis</i> .....	34
Tabla 2. Presas identificadas y registradas en la dieta de larvas preasentadas de <i>Helcogrammoides chilensis</i> en ambos períodos.....	36
Tabla 3. Valores del test SIMPER (en términos numéricos), aplicado sobre las presas ingeridas por las larvas preasentadas de <i>Helcogrammoides chilensis</i> muestreadas durante el período estival 2016 y 2017.....	44
Tabla 4. Valores del test SIMPER (en términos volumétricos), aplicado sobre las presas ingeridas por las larvas preasentadas de <i>Helcogrammoides chilensis</i> muestreadas durante el período estival 2016 y 2017.....	45
Tabla 5. Resultados estadísticos del test ANOVA anidado de 2 vías aplicado para el volumen ingerido por cada larva preasentada de <i>H. chilensis</i> .....	49
Tabla 6. Resultados estadísticos del test ANOVA anidado de 2 vías aplicado para el número ingerido por cada larva preasentada de <i>H. chilensis</i> .....	50
Tabla 7. Carga factorial de los parámetros físicos y biológicos analizados.....	51

## LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Diagrama explicativo sobre las posibles conductas de peces; creado a partir de información de Pitcher (1983).....	13
Figura 2. Ubicación de la zona de muestreo y grabación de videos. Estrella: poza en zona semiexpuesta de playa Montemar.....	20
Figura 3. Estabilizador de cámara.....	22
Figura 4. Caracterización hidrográfica y meteorológica de la zona de estudio durante el verano del 2016.....	28
Figura 5. Caracterización hidrográfica y meteorológica de la zona de estudio durante el verano del 2017.....	30
Figura 6. Datos extraídos de los vídeos de muestreo, período 2016.....	32
Figura 7. Datos extraídos de los vídeos de muestreo, período 2017.....	33
Figura 8. Larvas presentadas de <i>Helcogrammoides chilensis</i> capturadas en la zona de muestreo.....	35
Figura 9. Incidencia Alimentaria (%) durante el verano de 2016 y de 2017.....	39
Figura 10. Índices alimentarios de la dieta de presentados de <i>Helcogrammoides chilensis</i> . Se compara el verano del 2016 con el verano del 2017.....	40
Figura 11. Éxito alimentario (en relación al número total de presas registradas en cada estómago) de las larvas presentadas de <i>Helcogrammoides chilensis</i> capturadas en ambos veranos.....	42

Figura 12. Éxito alimentario (en relación al volumen total de las presas registradas en cada estómago) de las larvas presentadas de <i>Helcogrammoides chilensis</i> capturadas en ambos veranos.....	42
Figura 13. Nicho trófico de los individuos estudiados durante el verano de 2016....	47
Figura 14. Nicho trófico de los individuos estudiados durante el verano de 2017.....	48
Figura 15. Covarianza entre la matriz de datos físicos ambientales y la matriz de datos biológicos, explicada en el eje 1.....	52
Figura 16. Covarianza entre la matriz de datos físicos ambientales y la matriz de datos biológicos, explicada en el eje 2.....	52
Figura 17. Capturas de imagen, video de fecha 22 de Febrero, 2017. Larva pigmentada separándose del grupo.....	61
Figura 18. Capturas de imagen, video de fecha 22 de Febrero, 2017. Larva pigmentaria solitaria.....	62

## RESUMEN

Las agregaciones sociales de peces proveen variados beneficios, entre ellos protección, evasión de depredadores y una mayor tasa de encuentro de alimento. Estas conductas son básicas en peces teleósteos y se clasifican en dos categorías: shoal (conducta de asociación social) y school (comportamiento de natación polarizada y sincronizada, con una alta cohesión entre los miembros). Estas conductas se generan gracias a la comunicación química, el olfato, la visión y el uso de la línea lateral, favoreciendo especialmente a especies migratorias. La conformación de las agregaciones suelen ser con conespecíficos, resultando una ventaja selectiva escoger miembros similares fenotípicamente. Los métodos de elección pueden ser 1) pasivos, debido a, p. e., diferencias en las estrategias de alimentación o hábitat, y 2) activos, con selección de individuos por factores morfológicos, como la pigmentación, tamaño o la presencia de parásitos.

El uso de métodos no invasivos en estudios de campo resultan innovadores y efectivos para realizar investigaciones sobre el comportamiento de organismos marinos. Otorgan información relevante sobre peces, las conductas de natación, patrones de forrajeo, velocidad de nado y medidas morfológicas. Es así, que este estudio tiene como objetivo determinar el efecto de ciertas variables ambientales sobre la conducta de natación y la dieta de la agregación de preadultos de *Helcogrammoides chilensis*, pez criptobentónico asociado al intermareal rocoso de gran parte de Chile. Se espera que los parámetros ambientales (temperatura de la columna de agua, nivel de marea, presión atmosférica, turbidez y vientos) al perturbar la columna de agua, influyan en la conducta adoptada de las larvas preadultas de *H. chilensis* y en el proceso alimentario de éstas.

Esta tesis se realizó en el marco del proyecto FONDECYT 1150296 del Laboratorio de Ictioplancton de la Facultad de Ciencias del Mar y de Recursos Naturales de la Universidad de Valparaíso. Se trabajó en la zona del intermareal rocoso semiexpuesto de Montemar, durante el verano de 2016 y 2017. Se caracterizó hidrográfica y meteorológicamente la localidad. Se realizaron inmersiones periódicas en buceo apnea, se grabaron agregaciones de larvas con una cámara GoPro Hero 4 Silver®, y se capturaron y fijaron individuos de los cardúmenes observados. Se realizaron estudios y análisis posteriores en laboratorio.

Hubo oscilaciones del viento sobre y bajo  $5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ , con direcciones tanto SO como NO en ambos veranos. Los pronósticos de marea presentaron patrón diario y mensual, y la presión atmosférica se mantuvo principalmente entre 1010 y 1020 hPa. El 2017 fue más cálido que el 2016, sin diferencias en la turbidez de la columna de agua entre años. La columna de agua se caracterizó como poco turbia.

El esfuerzo de búsqueda de agregaciones de larvas en promedio fue cercano a 50 min, y se observaron en ambos periodos las 3 conductas en estudio, schooling (SC), shoaling (SH) y solitaria (SOL), en diferentes proporciones según cada fecha y mes de estudio. Durante el 2016 en enero y febrero predominó SC y SH, aumentando la conducta SOL en marzo. Para 2017 SOL predominó en febrero, dando espacio a SC y SH durante marzo. Se capturaron un total de 73 larvas el 2016, y 109 el 2017. La composición de la dieta fue de 41 tipos de presas en total, distribuidas en 17 grupos taxonómicos. Dominaron copépodos calanoídeos, en especial *Paracalanus indicus*, el cual lideró los valores de los indicadores alimentarios y generó la mayor disimilitud en la composición de la dieta entre años. La incidencia alimentaria varió según la clase de tamaño y el año, donde el valor más alto fue para la clase

de 15,0-19,9 mm, con más de 40% en ambos años. Hubo un mayor éxito alimentario en NPPE el 2016, mientras que no existieron diferencias en VPPE entre ambos períodos. A su vez, aumentó la amplitud del nicho trófico solo durante 2016.

La ingesta de presas fue similar en cualquiera de las conductas adoptadas. Mientras que la conducta SH estuvo asociada de forma inversa a la temperatura superficial del mar (TSM), la turbidez (NTU) se relacionó de forma directa con el NPPE.

La caracterización ambiental de la zona de estudio fue similar a lo descrito anteriormente para Montemar. Los resultados permiten suponer que una cohesión más débil por parte de la agregación de larvas (SH) podría ser favorecedora para la alimentación, mientras que el nado más polarizado permite evadir riesgos (SC), y conductas solitarias indicarían búsqueda de sustrato y cambio de hábitat. Por otro lado, se encontraron ecto y endoparásitos en los individuos estudiados, lo que podría influir en la conformación de agregaciones.

El período cálido anticipado para el verano del 2016 podría haber acelerado el desarrollo larval, disminuyendo la DPL en comparación con el 2017. A su vez, dichas temperaturas pudieron influenciar en el stock disponible de microzooplancton y por tanto, de copépodos (especialmente *P.indicus*), influyendo en la oferta alimentaria para las larvas de *H. chilensis*. Mientras que la turbidez estaría relacionada con el proceso de detección e ingesta de presas.

Finalmente, se acepta parcialmente la hipótesis planteada. La temperatura y la turbidez fueron forzantes ambientales de importancia tanto para la conducta como para la alimentación (respectivamente), donde la ingesta de alimento no fue favorecida por una conducta en particular.

## INTRODUCCIÓN

Vivir en agregaciones provee de múltiples beneficios a los peces, tales como protección frente a depredadores, acciones evasivas ante éstos y/o la disminución de las probabilidades de ser cazados. Permite un mayor encuentro de fuentes de alimento y tiempo de forrajeo, aunque signifique, a su vez, desventajas como la competencia por recursos (McRobert & Bradner 1998; Hoare *et al.* 2000b).

Cualquier conducta de agregación social es conocida como “Shoal”, la cual engloba el comportamiento de natación polarizada (grado con que los miembros se mueven en la misma dirección) de un grupo sincronizado de peces, conocido como “School” (que comprende ciertas características: natación a ritmo constante y sincronizado, la mantención de distancias específicas entre los integrantes de la agregación, la respuesta rápida a los cambios de velocidad y dirección de ésta, entre otras). Ambas conductas se reconocen como básicas en el comportamiento de peces teleósteos y de pelágicos en general. Se presentan gracias a la comunicación química y el olfato (en shoaling), a las propiedades visuales y de orientación de los individuos, como también al uso de la línea lateral (en schooling) (Partridge & Pitcher 1980; Masuda & Tsukamoto 1998; Hoare *et al.* 2000b; Pavlov y Kasumyan 2000; Ward *et al.* 2002; Miller & Gerlai 2012).

La mayoría de los peces teleósteos se conforma como shoaling (SH) siendo larvas y juveniles, y se estima que un 25% de las especies mantiene esta conducta al ser adultos (Partridge & Pitcher 1980; Hoare *et al.* 2000b).

Por otro lado, la conformación en schooling (SC) puede intensificar los beneficios anti-depredación de la agregación, en comparación con un shoal. Ya que permite que el cardumen se mantenga más cohesionado, mejorando la comunicación entre los miembros y favoreciendo especialmente a especies migratorias (Miller & Gerlai 2012).

A pesar de las posibles desventajas, la capacidad de los individuos de reconocer y escoger asociarse con peces fenotípicamente similares (“shoalmates”) es una ventaja selectiva. Los potenciales shoalmates (compañeros de la agregación en shoaling) pueden ser, preferencialmente, conespecíficos, pero a su vez es de suma importancia que el tamaño y las características fenotípicas de los shoalmates sean similares. Influyen sobre la conformación de las asociaciones la presencia de parásitos y la coloración, la morfología y marcas del cuerpo e incluso la familiaridad (McRobert & Bradner 1998).

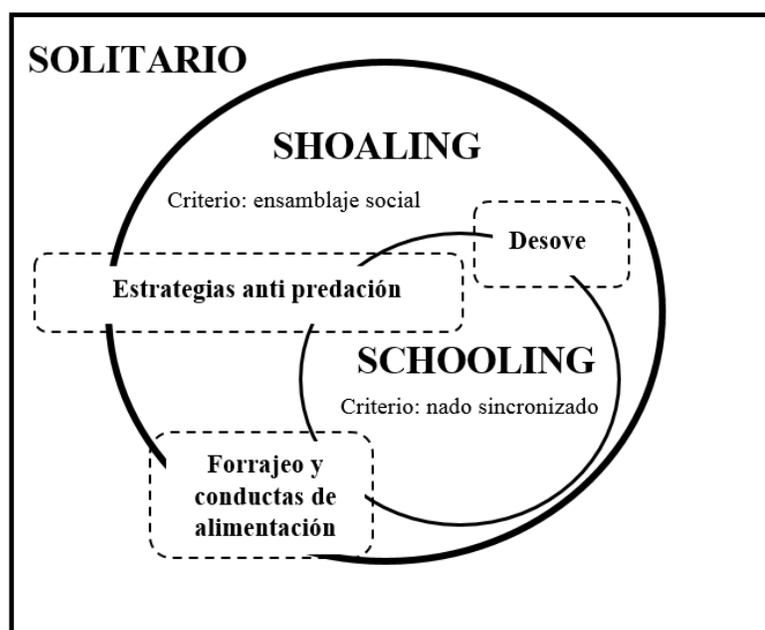


Figura 1. Diagrama explicativo sobre las posibles conductas de peces; creado a partir de información de Pitcher (1983). Se determinan procesos biológicos (cuadros punteados, ---)

relacionados con las conductas Solitaria (SOL), Shoaling (SH) y Schooling (SC), donde a las últimas dos se le definen los criterios de concepción.

Distintos equipos de investigadores han utilizados técnicas de grabación o fotografía ya sea en laboratorio o *in situ*. En estudios de campo estos métodos permiten obtener datos de lugares poco accesibles, disminuyendo el esfuerzo de muestreo; registrando conductas y abundancias de especies de difícil encuentro. Para esto se han utilizado sistemas de cámara fija de video estéreo (con varios ángulos de visión de la muestra) y/o estaciones de vídeo con cebo (con el fin de que la especie de interés se acerque a la cámara) (Cappo *et al.* 2006; Santana-Garcon *et al.* 2014). También se han aplicado las grabaciones con el fin de reforzar censos acuáticos realizados por un buzo autónomo o apneísta, ya sea usando una sola cámara o un sistema de vídeo estéreo (Watson 2005), o para estudiar conductas de asociación de peces, y los parámetros involucrados en la formación de un cardumen (Masuda *et al.* 2003)

Las grabaciones y fotografías han sido relevante para la recolección de datos sobre; a) la posición de un individuo en el espacio o b) el comportamiento de las especies, posibilitando la determinación de la estructura de las agregaciones, las conductas natatorias o los patrones de forrajeo (*e.g.* Pereria & Oliveira 1994). Permiten determinar la abundancia, la longitud corporal o la biomasa de los diferentes grupos, y estimar tasas metabólicas y/o velocidad de natación mediante el uso de cámaras remotas (*e.g.* Cappo *et al.* 2006). En los estudios de comportamiento son comunes los experimentos en laboratorio, filmando diferentes experiencias controladas para luego analizarlas (*e.g.*: Ardekani *et al.* 2013), evaluando aspectos que en terreno son difícil de observar y registrar. El uso de estas técnicas también tiene fines de investigación pesquera (Cappo *et al.* 2006). Estos ejemplos sustentan que es

posible generar información de la conducta de organismos marinos, a partir de prácticas no invasivas por medio del uso de métodos de grabación *in situ*.

Esta investigación aportará conocimiento sobre conducta larval en latitudes medias, por medio de prácticas no invasivas de grabación. Resulta innovador debido a que se relaciona la conducta que adopta el cardumen, schooling (SC) o shoaling (SH), con diferentes condiciones ambientales que perturban o caracterizan la columna de agua. Estas forzantes influyen sobre las diferentes agregaciones de larvas preasentadas, o en estado de transformación, que son aquellas que se encuentran en un proceso de transición desde la vida pelágica a la bentónica, encontrándose en la zona donde habitan los ejemplares juveniles (Neira *et al.* 1998). Las larvas prontas a asentarse adoptan estructuras y patrones de pigmentación similares a los estados más avanzados de su ciclo de vida (juvenil-adulto) a través de un proceso de transformación y estructuración de las aletas y radios, lo cual permitirá su posterior vida criptobentónica (Kendall *et al.* 1984). Esto sucede en el proceso de cambio de hábitat de las larvas de *Helcogrammoides chilensis*, lo que podría relacionarse con el comportamiento alimentario de larvas preasentadas.

La especie *Helcogrammoides chilensis* (Cancino, 1960), (Blennioidei: Tripterygiidae) comúnmente llamada Trombollito de tres aletas, se distribuye en el océano Pacífico Sur, siendo endémico de Chile entre la ciudades de Antofagasta y Talcahuano (23°39'S-36°43'S). Es una especie criptobentónica, con una estrecha asociación con el fondo y características fenotípicas particulares: patrones de coloración complejos, tamaño generalmente reducido (por debajo de los 10 cm) y habitan ocultos en grietas (Galván 2008; Rodríguez 2012). Habita

la zona del intermareal rocoso expuesto, hasta los 10 metros de profundidad (Williams & Springer 2001; Cancino *et al.* 2010; Williams 2014).

Se caracteriza por un ciclo de vida pelagobentónico, propio de los peces crípticos; presentan crecimiento lento, y cuidado parental de los huevos. Eclosiona una larva de boca abierta, ojos pigmentados y con un pequeño saco vitelino. El estado larval pelágico dura de entre 2 a 4 meses, con una tasa crecimiento larval de 0,145 a 0,156 mm·día<sup>-1</sup> (Palacios-Fuentes *et al.* 2014). Se pueden observar larvas durante todo el año en aguas cercanas a la costa, con dos picos de abundancia (el mayor durante primavera) (Palacios-Fuentes *et al.* 2014), por lo que se puede inferir que el proceso reproductivo ocurre continuamente. También, en el estudio de Palacios-Fuentes *et al.* (2014) se encontró que la eclosión de larvas está asociada al ciclo lunar, con pulsos de eclosión luego de la fase de luna llena. Por otro lado, es posible encontrar a las larvas de esta especie parasitadas con copépodos pennélidos (Pennellidae), ubicados en la zona ventral (Palacios-Fuentes *et al.* 2012).

*H. chilensis* presenta una dieta carnívora. Los adultos se alimentan principalmente de anfípodos e isópodos (56%), según lo indica una investigación en el norte de Chile (Berrios & Vargas, 2004). En Chile central mantienen la predominancia los anfípodos, pero también dominan los poliquetos en el contenido estomacal. Es así que la población de *Helcogrammoides chilensis* es considerada como un gremio de micro-carnívoros, lo que podría estar relacionado a una protrusión de la mandíbula oral en tripterigios (Boyle & Horn, 2006).

*Helcogrammoides chilensis* puede ser utilizada como una especie modelo en esta investigación debido a su fácil acceso, ya que habita en pozas intermareales. Su forma de

vida es parecida a la de otras especies crípticas que habitan en zonas rocosas a latitudes similares (Palacios-Fuentes *et al.* 2014), por lo que se puede esperar la extrapolación de las conductas que presenten las agregaciones de esta especie ante ciertas condiciones ambientales a sus congéneros o especies de la misma familia. Por otro lado, es posible evaluar su conducta y relacionarla con su comportamiento trófico.

## OBJETIVOS

### Objetivo General

Determinar el efecto de ciertas variables ambientales sobre la conducta de natación y la dieta de la asociación de preadultos de *Helcogrammoides chilensis*.

### Objetivos Específicos

1. Cuantificar la variabilidad diaria y los patrones de las condiciones ambientales de la zona de estudio para el periodo estival.
2. Cuantificar y describir las conductas de natación que adoptan las asociaciones de larvas preadultas de *Helcogrammoides chilensis*.
3. Cuantificar medidas morfométricas de larvas de *Helcogrammoides chilensis* en postflexión.
4. Registrar y cuantificar el contenido estomacal de larvas preadultas de *Helcogrammoides chilensis*.
5. Determinar las variables ambientales que influyen en mayor medida sobre las conductas de natación adoptadas por las larvas preadultas de *Helcogrammoides chilensis*.
6. Relacionar las conductas adoptadas diariamente por las larvas preadultas de *Helcogrammoides chilensis* con la dieta registrada.
7. Relacionar la adopción de la conducta natatoria de la agregación de las larvas con respecto a la variabilidad diaria observada en los parámetros ambientales estudiados y su efecto sobre la dieta de las larvas preadultas de *Helcogrammoides chilensis*.

## HIPÓTESIS

La variación de los parámetros ambientales (temperatura de la columna de agua, nivel de marea, presión atmosférica, turbidez de la columna de agua y vientos) al perturbar la columna de agua, influyen en la conducta adoptada de las larvas preasentadas de *Helcogrammoides chilensis* y en el alimentación de éstas.

### Predicciones

1. En condiciones de mayor intensidad de viento sobre la columna de agua predominara la conducta tipo Schooling.
2. En períodos de mayor ocurrencia de conducta tipo Shoaling, habrá una mayor ingesta de presas en volumen.
3. En veranos más cálidos se encontrará mayor ocurrencia de conducta tipo Solitaria.
4. En condiciones estivales diferentes, la dieta de postlarvas de *H. chilensis*, variará en términos de composición, cantidad y tamaño.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio y trabajo

La investigación se realizó en la Bahía de Valparaíso, en el sector de Cochoa, zona semiexpuesta del roquerío de Montemar ( $32^{\circ}57'27.73''\text{S}$  -  $71^{\circ}33'1.76''\text{O}$ ), Reñaca (Viña del Mar, Chile) en el marco del proyecto FONDECYT 1150296. Se efectuó en dos períodos: desde el 03 de Enero al 15 de Marzo del 2016 (año/verano 1) y desde el 05 de Enero al 16 de Marzo de 2017 (año/verano 2). Las muestras y datos obtenidos se analizaron en el Laboratorio de Ictioplancton de la Facultad de Ciencias del Mar y de Recursos Naturales de la Universidad de Valparaíso.

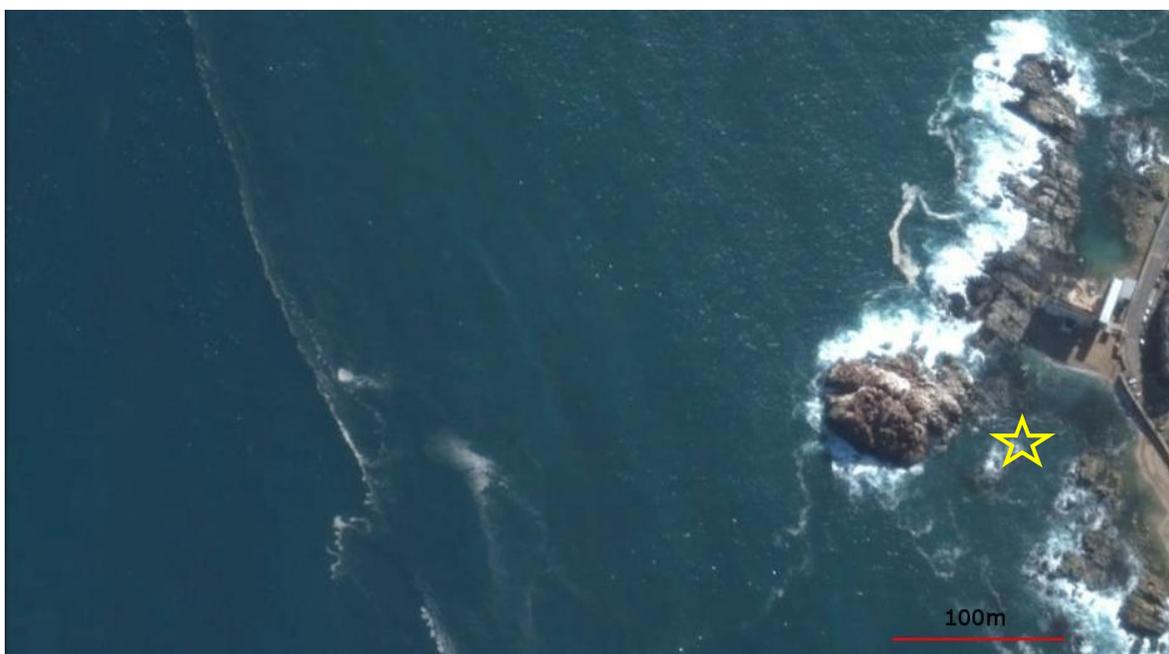


Figura 2. Ubicación de la zona de muestreo y grabación de videos. Estrella: poza intermareal en zona semiexpuesta de playa Montemar.

## Caracterización hidrográfica y meteorológica de la zona de estudio

Para el análisis de los datos ambientales se usó:

1. Estación meteorológica Vantaje PROV2: obtención de datos de viento y presión atmosférica (PATM). Ubicación:  $32^{\circ}57'25.13''S$  -  $71^{\circ}33'00.58''O$ .
2. Acoustic doppler current profile (ADCP): obtención de datos de nivel de marea. (NM) Ubicación:  $32^{\circ}57.597'S$  -  $71^{\circ} 33.461'O$ . Con los datos obtenidos se realizó un pronóstico del nivel de marea para los períodos de interés, mediante el software MATLAB®.
3. Información satelital: para obtener datos de temperatura superficial del mar (TSM). Se utilizó el pixel más cercano al área de estudio. Coordenadas del pixel utilizado:  $32^{\circ}57'36''S$  -  $71^{\circ} 33'36''O$ .
4. Turbidímetro portable HACH modelo 2100Q: obtención de datos de turbidez (NTU) de las muestras de aguas obtenidas diariamente de la zona de estudio.

Los datos obtenidos fueron descritos y luego graficados por medio del software MATLAB®.

Se evaluaron las diferencias entre años de los parámetros ambientales estudiados (NM, TSM, PATM y NTU) por medio de un test t o Mann-Whitney, según correspondiese a partir la distribución de los datos analizados (test de Shapiro-Wilks, Lillieford y/o Kolmogorov-Smirnov).

## Conductas de natación de las larvas presentadas de *Helcogrammoides chilensis*

Se realizaron inmersiones en buceo apnea con el equipo snorkel, cinco veces por semana con el objetivo de realizar grabaciones *in situ* por medio de una videocámara GoPro modelo Hero 4 Silver (configuración Wideview, 1080 mpx, 30 fps). La cámara estaba instalada en un estabilizador (Figura 3). Cada inmersión duró 60 min, en los cuales se contempló la búsqueda de asociaciones de larvas de *H. chilensis* y las filmaciones de éstas, dentro de la zona de estudio indicada.

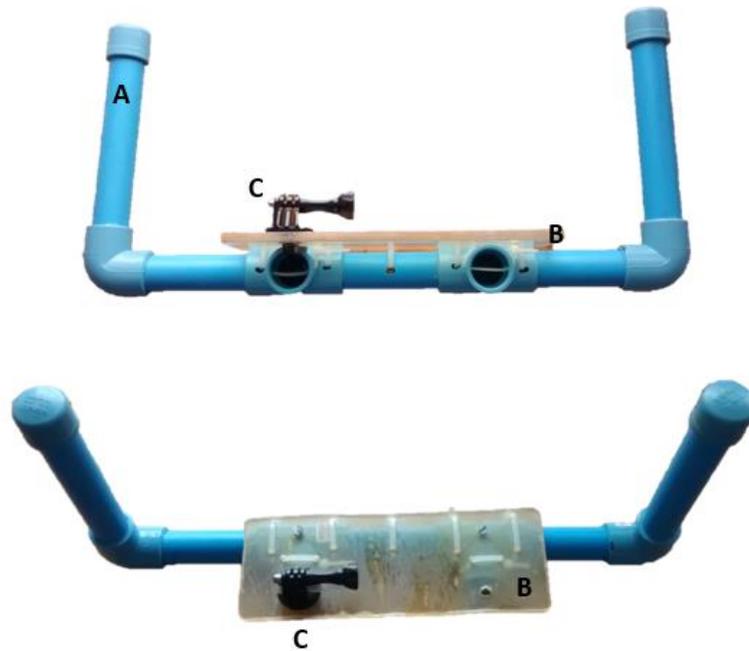


Figura 3. Estabilizador de cámara. A) estructura de PVC, permite sostener el estabilizador y la plataforma de la cámara. B) Placa de acrílico que genera plataforma para la cámara. C) Adaptador de cámara GoPro, donde se ancla la cámara. Arriba: vista frontal, abajo: vista superior.

Los videos obtenidos fueron analizados posteriormente por el investigador. Se determinó: tiempo de búsqueda (tiempo invertido en encontrar larvas o agregaciones de éstas) y tiempo de cada conducta: schooling (SC), shoaling (SH) y solitario (SOL) (un ejemplar en el fotograma), registrando el tiempo total de cada una por día (segundos).

#### Identificación de la especie de estudio

Con el fin de confirmar la especie, se extrajeron ejemplares de la especie de estudio por medio de una red de mano (10x13cm; 2mm de abertura de malla), de forma periódica y aleatoria. Los individuos capturados fueron traspasados inmediatamente a un recipiente con una solución de 1mL de Benzocaína, BZ20 (20mg·100ml<sup>-1</sup>), en un litro de agua de mar para anestésiar a los individuos. Los ejemplares extraídos fueron fijados en alcohol etílico potable al 95% luego de 1 hr. Se fotografiaron con la cámara Moticam 2500 de 5.0 MP acoplada a la lupa estereomicroscópica Olympus SZ-61, a través del programa Motic Images plus 2.0 en el laboratorio. En el mismo programa se midió la longitud estándar (LE) en mm de los ejemplares capturados.

Con información bibliográfica se determinó que los individuos capturados correspondiesen a la especie en estudio: *H. chilensis*.

#### Dieta de las larvas preasentadas de *Helcogrammoides chilensis*

Con posterioridad, a las larvas fijadas se les extrajo el contenido estomacal. Para este fin, bajo una lupa estereomicroscópica Olympus SZ-61, cada larva se colocó en una placa Petri con agua, se le aplicó un corte longitudinal desde el ano hasta el eje del opérculo en la zona ventral con un par de agujas entomológicas. Con ayuda de una pinza se abrió el corte y se

extrajo el estómago, el cual se trasladó a un portaobjetos. Se sumergió el estómago en una gota de agua, donde se limpiaron los restos de piel. Cada estómago se abrió longitudinalmente para extraer el contenido de éste. El contenido estomacal se observó bajo microscopio óptico Motic BA410 con cámara digital Motic 5 de 5,0 Mpx. Las presas encontradas se identificaron en el nivel taxonómico más bajo posible, se registraron y contaron. Con el software Motic Image Plus 2.0 se fotografió cada presa y se midió largo, ancho y alto (cuando correspondiese) en micrómetros ( $\mu\text{m}$ ). Se calculó el volumen de cada presa (Ecc 1; Ecc 2) y el total por estómago, según lo sugerido por Sun & Liu (2003) y Cass-Calay (2003).

$$\text{Ecc (1):} \quad V_{p1} = [ ( \frac{4}{3} ) \cdot \pi ] \cdot [ (LT/2)^3 ]$$

$$\text{Ecc (2):} \quad V_{p2} = [ ( \frac{4}{3} ) \cdot \pi ] \cdot [ (LT/2) \cdot (A/2)^2 ]$$

Donde,  $V_{p1}$ : volumen presas esféricas;  $V_{p2}$ : volumen presas irregulares; LT: longitud total de la presa; A: ancho presa

Se calculó la Incidencia Alimentaria (IA) de las larvas presentadas de *H. chilensis*. Para esto se clasificaron las postlarvas en 3 rangos de tamaño. Se determinó cuántas larvas presentaron contenido estomacal y cuántas no con respecto al total de larvas examinadas, para ambos años. Para observar si hubo diferencias significativas entre años en la IAs calculadas, se aplicó una tabla de contingencia (con test Chi-cuadrado).

La composición de la dieta se evaluó en indicadores alimentarios. Se calcularon los siguientes: índices: numérico (número de presas por ítem en relación al total de presas, %N), volumétrico (proporción del volumen del ítem con respecto al volumen total de los ítem

observados, %V), frecuencia de ocurrencia corregida (presencia de un ítem en relación al total de estómagos analizados, %FO), e índice de importancia relativa corregida (IIR) para cada ítem alimentario. Este último se calculó de la siguiente manera:

Ecc. (3): 
$$\text{IIR} = (\%N + \%V) \cdot \%FO$$

Donde se calculó la proporción entre el IIR de un ítem con respecto al IIR total, obteniendo IIR%.

Para obtener el éxito alimentario se aplicaron sobre los datos de número y volumen de presas por estómago (NPPE y VPPE respectivamente) los test de normalidad (con test de Shapiro-Wilks, Lillieford y/o Kolmogorov-Smirnov) y una posterior correlación entre la longitud estándar (LE) y NPPE/VPPE (por separado) para cada período de estudio (correlación de Pearson (r) si son de distribución normal; correlación de Spearman (rs) en caso de que no sean normales). Debido a que se observó una correlación no significativa tanto entre la LE-NPPE y LE-VPPE, se aplicó un test Mann-Whitney para establecer si existen diferencias significativas ya sea en el NPPE o VPPE entre veranos. Estos análisis se realizaron en el programa estadístico PAST.

Sobre los datos de contenido estomacal se aplicaron análisis multivariados. Se determinó si existieron diferencias significativas entre los veranos de estudio en el volumen total de los ítems presas registradas por medio de un test PERMANOVA de una vía (en el software PAST; aplicando índice de Morisita (Cortés 1997)). Lo mismo se aplicó sobre el número total de ítems presas registradas. Para determinar cuáles presas generaban la diferencia y en

qué medida, se realizó un test SIMPER con índice de Bray-Curtis (en el software PRIMER 6).

Se ejecutó una correlación (de Pearson o RS' según correspondiese) sobre la relación entre LE y la desviación estándar aplicada sobre la media de los logaritmos de los ancho de las presas de cada clase de tamaño, con el fin de determinar el nicho trófico (NT) de las larvas presentadas de *H. chilensis* para ambos años.

#### Interacción biológica-ambiental

Para determinar la diferencia del éxito alimentario entre los períodos de estudio, y entre las conductas de natación observadas en las larvas presentadas, se aplicó un ANOVA anidado de 2 vías, tanto con el VPPE como con NPPE.

Para evaluar las posibles relaciones entre las variables ambientales (componentes u y v del viento, TSM satelital, presión atmosférica y turbidez) con las variables biológicas (conductas de natación, SOL, SH, SC; y éxito alimentario en número) se ejecutó una prueba PLS (Partial Least Squares) sobre una matriz de correlación.

## RESULTADOS

### Caracterización hidrográfica y meteorológica de la zona de estudio

Durante enero de 2016 se observaron vientos con dirección sureste (SE) y noreste (NE), seguidos por un evento de vientos suroeste (SO) sobre los  $5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ . Vientos de esta magnitud y dirección fueron observados a finales del mismo mes, y finales de febrero. Durante marzo la magnitud fue bajo los  $3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  (Figura 4, A). El segundo período presentó durante el primer mes vientos principalmente suroestes, con intensidades por sobre los  $5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ , con un evento sobre los  $10 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ , seguido por vientos noroestes (NO) cercanos a los  $5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  a finales de enero. Durante febrero hubo vientos tanto suroestes como noroestes, mientras que en marzo prevalecieron vientos norte (Figura 5, A).

El pronóstico de marea presentó un patrón diario y mensual en ambos períodos de estudio (Figura 4, B; Figura 5, B), sin diferencias significativas entre años (test: Shapiro-Wilk,  $W=0,982$ ,  $p<0,001$ ; test: Mann-Whitney,  $U=12311$ ,  $p=0,935$ ). El nivel del mar es afectado de forma estrecha por la presión atmosférica, teniendo una relación inversamente proporcional a ésta. Esto puede observarse a mediados de enero, donde aumentó la presión atmosférica, disminuyendo la amplitud de marea diaria. La presión atmosférica se mantuvo con fluctuaciones dentro del rango de 1.010 y 1.020 hPa en ambos períodos de estudio, excluyendo la disminución observada a finales de febrero de 2016 (Figura 4, C; Figura 5, C). Esta forzante presentó diferencias significativas entre años ( $W=0,993$ ,  $p<0,001$ ;  $U=3085$ ,  $p<0,001$ ), con valores de mediana de 1015,2 el 2016 y de 1014,9 el 2017, lo que indica que el primer período mantuvo presiones más altas.

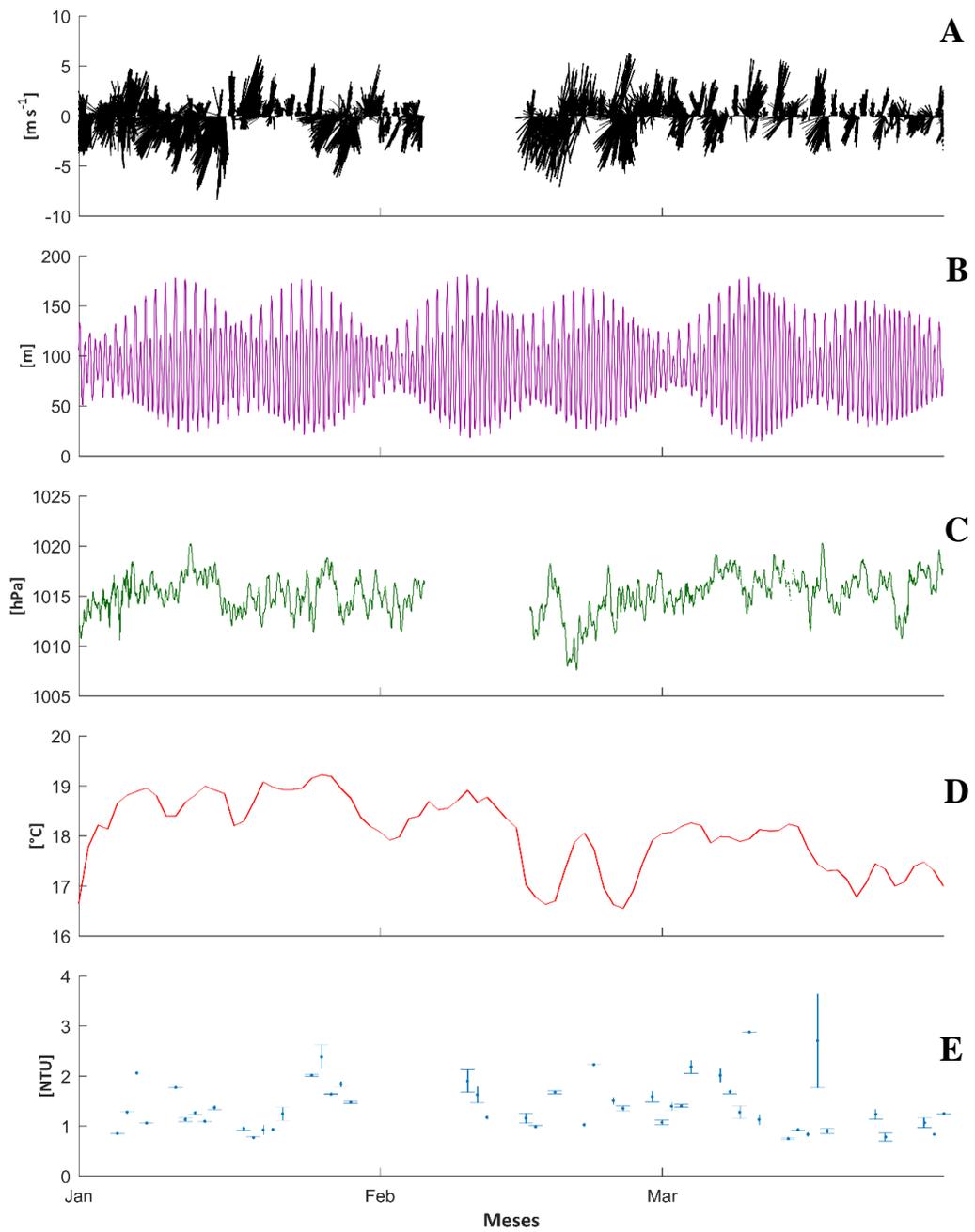


Figura 4. Caracterización hidrográfica y meteorológica de la zona de estudio durante el verano del 2016. A) Diagrama de trazo de la dirección y magnitud del viento; B) Pronóstico

del nivel de marea; C) Presión atmosférica; D) Temperatura superficial del mar, satelital; E) Promedio de la turbidez del agua y su desviación estándar.

La temperatura superficial del mar (TSM) presentó diferencias significativas entre años ( $W=0,949$ ,  $p<0,001$ ;  $U=8108,5$ ,  $p<0,001$ ). Durante enero del 2016, la TSM se mantuvo sobre los  $18^{\circ}\text{C}$ , exceptuando a principios de mes donde hubo menos de  $17^{\circ}\text{C}$ . En febrero (2016) se observaron oscilaciones entre los  $18$  a  $16^{\circ}\text{C}$ , encontrándose las temperaturas más bajas ( $16,5^{\circ}\text{C}$ ) del primer período de estudio. En marzo la temperatura superficial del mar comienza a decaer por debajo de los  $18^{\circ}\text{C}$  (Figura 4, D). Para 2017, a principios de enero la TSM estuvo bajo los  $17^{\circ}\text{C}$ , registrándose el valor mínimo de la temporada ( $15,3^{\circ}\text{C}$ ). Durante febrero aumentó la TSM, oscilando sobre los  $16$  a los  $18^{\circ}\text{C}$ ; para finales de dicho mes hubo un pico de  $19,6^{\circ}\text{C}$ , para luego caer bajo los  $18^{\circ}\text{C}$  (Figura 5, D). Esto caracteriza al verano de 2017 como más cálido que el 2016, con una mediana de  $17,07$  y  $14,82$  respectivamente.

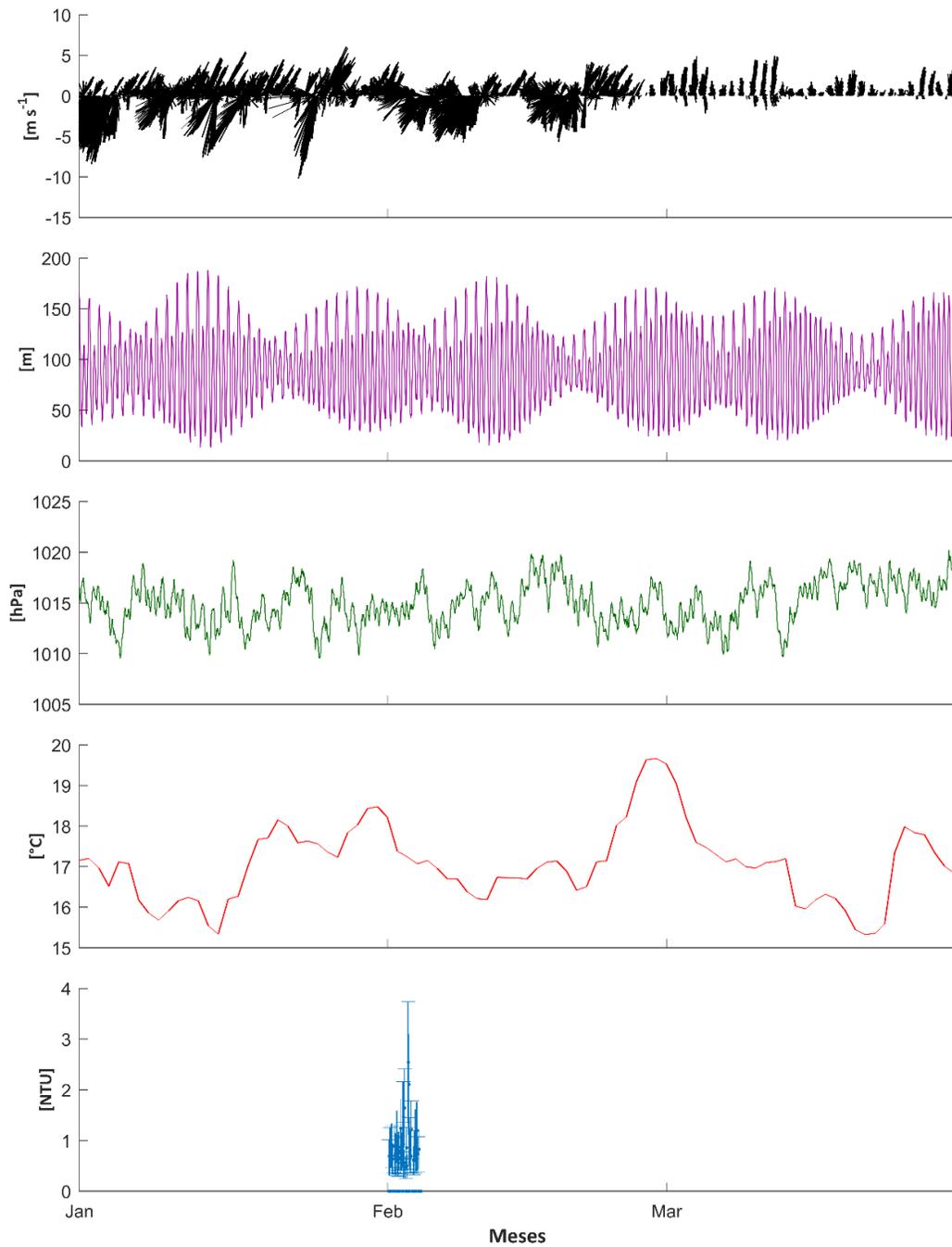


Figura 5. Caracterización hidrográfica y meteorológica de la zona de estudio durante el verano del 2017. A) Diagrama de trazo de la dirección y magnitud del viento; B) Pronóstico

del nivel de marea; C) Presión atmosférica; D) Temperatura superficial del mar, satelital; E) Promedio de la turbidez del agua y su desviación estándar.

Aunque la oscilación de la turbidez sigue un patrón poco definido, ocurrieron eventos de valores máximos a finales de enero, inicios de febrero, e inicios y mediados de marzo. Los valores fluctuaron entre 1 y 3 NTU, con promedio de  $1,36 \text{ NTU} \pm 0,809$ , durante todo el periodo de estudio, siendo aguas poco turbias (Figura 4, E). Durante el segundo verano de estudio, los valores fluctuaron entre 0,9 a 5 NTU, con un promedio de  $1,747 \text{ NTU} \pm 0,76$ , considerándose aguas poco turbias (Figura 5, E). No se observaron diferencias significativas en la turbidez entre veranos ( $W=0,924$ ,  $p<0,001$ ;  $U=2458$ ;  $p=0,929$ ).

#### Conductas de natación de las larvas presentadas de *Helcogrammoides chilensis*

Durante el 2016, el tiempo de búsqueda fue principalmente sobre los 50 min (promedio de  $54,48 \pm 9,02$  min), manteniéndose este esfuerzo durante todo el periodo de estudio; exceptuando finales de febrero e inicios de marzo donde los tiempos de búsqueda aumentaron, lo que se traduce en un mayor esfuerzo de búsqueda para encontrar larvas o agregaciones de éstas (Figura 6, Arriba). Se observó que a inicios de enero predominaban las conductas tipo SC y SH por sobre la conducta tipo SOL, lo que varió durante a mediados y finales dicho mes, donde la conducta SC supera a las otras dos. A finales de enero e inicios de marzo la conducta tipo SH va disminuyendo en frecuencia de ocurrencia, mientras que la del tipo SOL comienza a ser predominante, desplazando también a la conducta SC (Figura 6, Abajo)

Para 2017, el tiempo de búsqueda varió entre los 38 a los 60 minutos, con un promedio de  $49,1 \pm 6,7$  min de esfuerzo de búsqueda. Se observaron los 3 patrones de conducta durante ese verano (Figura 7, Arriba). A finales de febrero aumentó la conducta tipo SOL, y a finales de marzo la proporción de SC y SH incrementaron la frecuencia de ocurrencia (Figura 7, Abajo)

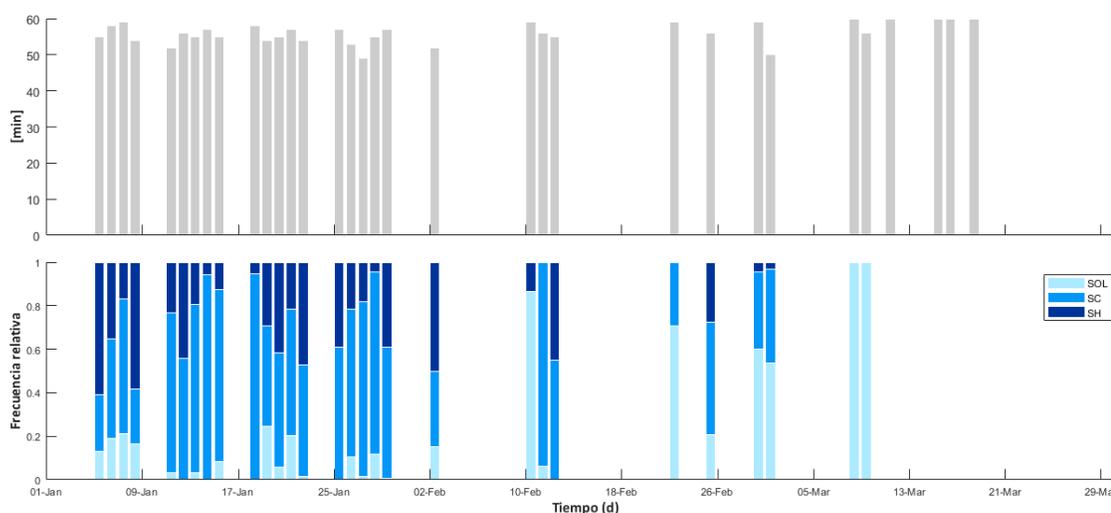


Figura 6. Datos extraídos de los vídeos de muestreo, período 2016. Arriba: variaciones en el tiempo de búsqueda (min) de las agregaciones de larvas de *Helcogrammoides chilensis* a través del tiempo de estudio. Abajo: proporción (frecuencia relativa) de conductas observadas durante los días de estudio, donde SOL: conducta solitaria, SC: conducta tipo schooling, SH: conducta tipo shoaling.

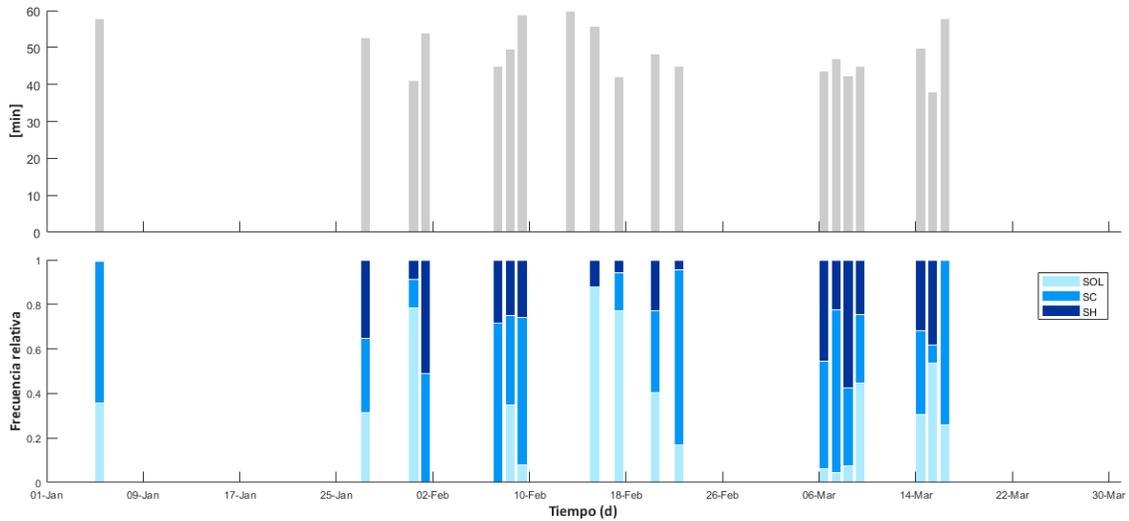


Figura 7. Datos extraídos de los vídeos de muestreo, período 2017. Arriba: variaciones en el tiempo de búsqueda (min) de las agregaciones de larvas de *Helcogrammoides chilensis* a través del tiempo de estudio. Abajo: proporción (frecuencia relativa) de conductas observadas durante los días de estudio, donde SOL: conducta solitaria, SC: conducta tipo schooling, SH: conducta tipo shoaling.

#### Identificación de la especie de estudio

Durante el verano del 2016 se recolectaron 73 larvas presentadas de *H. chilensis*. El rango de longitud estándar (LE) fue de 10,26 a 21,77 mm (mediana  $\pm$  MAD, 18,16  $\pm$  2,24) (Tabla 1). Se recolectaron 109 larvas durante el segundo período de estudio, con un rango de LE de 10,44 a 24,84 mm (mediana  $\pm$  MAD, 19,81  $\pm$  1,87) (Tabla 1). Se trabajó con la mediana debido a la distribución no normal de los datos de longitud estándar para el 2016 ( $W=0,934$ ,  $p=0,0008$ ) y 2017 ( $W=0,944$ ,  $p=0,0002$ ).

Tabla 1. Estadística básica aplicada en los datos de longitud estándar (LE) (mm) y de las presas registradas en los estómagos diseccionados de larvas preasentadas de *Helcogrammoides chilensis*. Donde, Vol. total: volumen total de presas · estómago<sup>-1</sup> (mm<sup>3</sup>), N° total: número total de presas · estómago<sup>-1</sup>, Min y Max: corresponden al valor mínimo y máximo de LE, de las presas (ya sea en volumen o número), MAD: Desviación media absoluta de la mediana.

	VERANO 2016			VERANO 2017		
	LE	Vol. total	N° total	LE	Vol. total	N° total
<b>N</b>	73	67	65	109	99	98
<b>Min</b>	10,259	0,003	2	10,441	0,003	1
<b>Max</b>	21,769	1,756	41	24,846	2,314	153
<b>Mediana</b>	18,159	0,254	11	19,812	0,247	8
<b>MAD</b>	2,237	0,267	7,534	1,877	0,293	10,202

La totalidad de las larvas extraídas estaban en estado de postflexión (preasentadas o postlarvas). Se identificaron a nivel de especie a partir de información de Castillo y Pequeño (1998). Los individuos se clasificaron como *Helcogrammoides chilensis* ya que se ajustaban a las siguientes características: 3 aletas dorsales (XIV-XVI), la primera con 3 espinas, 1 aleta ventral anal, además de presentar la pigmentación característica (Figura 8). Se diferenciaron de su símil taxonómico *H. cunninghami* por la ausencia de la espina dorsal alargada en la primera aleta dorsal (Castillo & Pequeño 1998) (Figura 8).

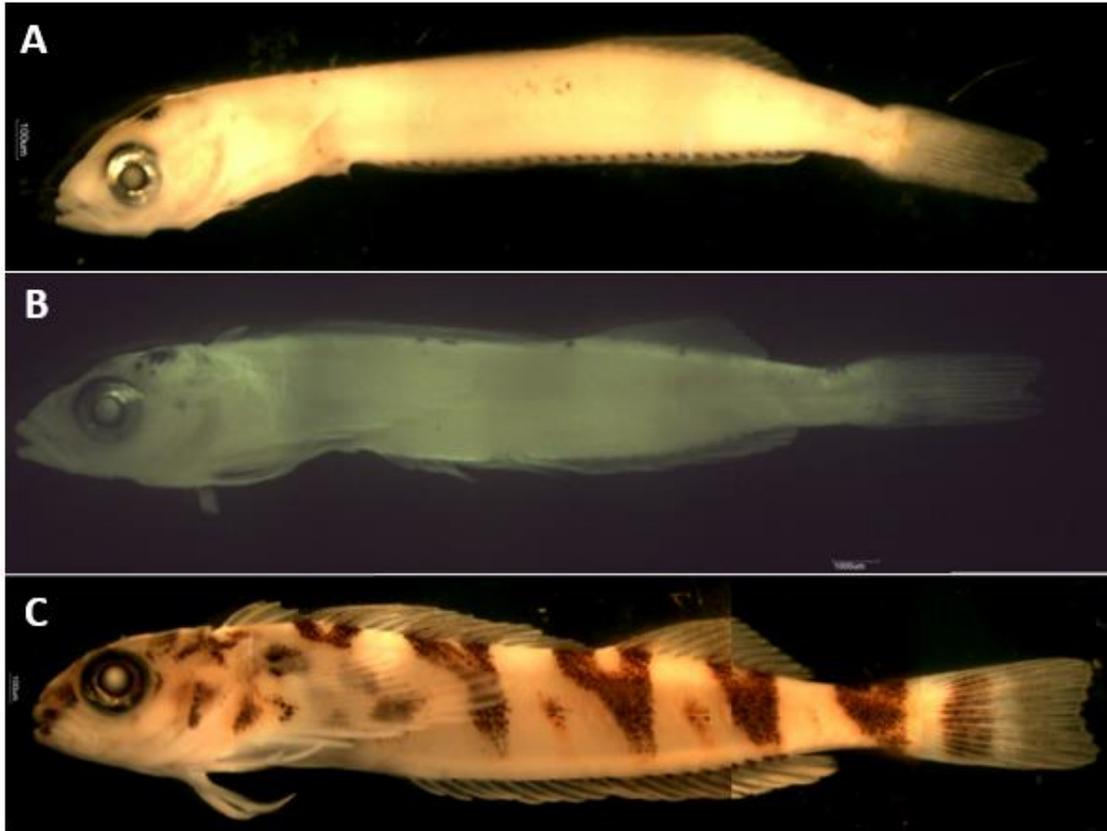


Figura 8. Larvas presentadas de *Helcogrammoides chilensis* capturadas en la zona de muestreo. A, B y C muestran larvas en postflexión. Se diferencian en el desarrollo de las aletas pélvicas, el número de aletas dorsales y el nivel de pigmentación.

#### Dieta de las larvas presentadas de *Helcogrammoides chilensis*

La composición de la dieta de los ejemplares diseccionados, presentó en total 41 tipos de presas, distribuidas en 17 grupos taxonómicos. Destacan los copéodos calanoídeos y poecilostomatoídeos (Copepoda: Calanoida; Copepoda: Poecilostomatoida), además de huevos de invertebrados y nauplii de cirripedio (Cirripedia). El verano 2016, del total de grupos de presas identificados, se registraron 26, con 11 grupos taxonómicos representados. El 2017, se registraron 31 tipos de presas, distribuidas en 15 grupos taxonómicos (Tabla 2).

Tabla 2. Presas identificadas y registradas en la dieta de larvas presentadas de *Helcogrammoides chilensis* en ambos periodos. “Ítem presa” corresponde al nivel taxonómico más bajo posible de identificar. Donde, %N: porcentaje numérico, %V: porcentaje volumétrico, %FO: frecuencia de ocurrencia corregida, %IIR: índice de importancia relativa corregido, N.I.: siglas para “no identificado”.

ÍTEM	VERANO 2016				VERANO 2017			
	%N	%V	%FO	%IIR	%N	%V	%FO	%IIR
Gammaridae	0.611	0.978	1.005	0.077	0.590	1.319	2.105	0.209
Hyperidae	0.611	2.183	1.005	0.135	0.295	0.576	0.702	0.032
Isopoda	0.000	0.000	0.000	0.000	0.098	2.322	0.351	0.044
Copépodo N.I.	7.536	6.668	10.050	6.858	3.048	4.444	6.316	2.460
Calanoideo N.I.	4.073	5.898	5.528	2.648	7.768	20.232	14.386	20.939
Copepodito calanoideo N.I.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.098	0.003	0.351	0.002
<i>Calanus chilensis</i>	4.073	7.745	6.533	3.709	5.310	11.399	7.018	6.095
<i>Centropages</i> sp.	0.204	1.339	0.503	0.037	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Clausocalanus</i> sp.	2.037	2.604	2.513	0.560	0.590	0.554	1.754	0.104
<i>Metridia</i> sp.	0.204	0.259	0.503	0.011	0.098	0.049	0.351	0.003
<i>Neocalanus</i> sp.	1.018	6.390	2.513	0.894	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Lucicutia flavicornis</i>	0.204	0.133	0.503	0.008	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Paracalanus indicus</i>	25.662	31.669	22.111	60.902	17.109	20.921	17.193	33.989
<i>Nannocalanus minor</i>	4.888	6.714	6.030	3.361	0.492	1.225	1.053	0.094
<i>Eucalanus</i> sp.	0.407	0.953	1.005	0.066	0.000	0.000	0.000	0.000

Poecilostomatoida N.I.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.197	0.115	0.702	0.011
Copepodito poecilostomatoida N.I.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.197	0.025	0.351	0.004
<i>Oncaea</i> sp.	4.888	2.654	8.040	2.914	1.672	1.426	3.158	0.508
<i>Agetus limbatus</i>	17.108	11.453	9.045	12.412	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Sapphirina</i> sp.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.197	0.285	0.702	0.018
<i>Oithona</i> sp.	0.204	0.034	0.503	0.006	0.000	0.000	0.000	0.000
Harpacticoida N.I.	0.407	0.258	1.005	0.032	1.180	1.317	2.456	0.319
<i>Euterpina</i> <i>acutifrons</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.098	0.063	0.351	0.003
Tisbidae	0.000	0.000	0.000	0.000	0.197	0.225	0.351	0.008
<i>Monstrilla</i> sp.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.197	0.679	0.351	0.016
Huevos copépodo	14.053	0.051	2.010	1.362	0.000	0.000	0.000	0.000
Nauplii de copépodo	1.018	1.980	1.508	0.217	30.875	6.387	6.316	12.233
Metanauplii	1.018	0.730	1.508	0.127	0.000	0.000	0.000	0.000
Restos de nauplii	0.000	0.000	0.000	0.000	0.098	0.010	0.351	0.002
Nauplii de cirripedio	4.277	1.689	5.528	1.584	14.159	4.391	7.368	7.105
Cypris	0.204	0.096	0.503	0.007	0.000	0.000	0.000	0.000
Barnacle ramus	0.000	0.000	0.000	0.000	0.197	1.351	0.702	0.056
Tanaidacea N.I.	1.018	5.560	2.010	0.635	0.000	0.000	0.000	0.000
Huevos de pez	0.407	0.413	1.005	0.040	0.492	0.954	0.351	0.026
Cápsula huevo de pez	0.000	0.000	0.000	0.000	0.098	0.183	0.351	0.005
Huevo de invertebrado	3.666	1.269	2.513	0.596	9.341	12.199	11.930	13.358

Gastropoda N.I.	0.204	0.278	0.503	0.012	0.295	0.202	1.053	0.027
Mytilidae N.I	0.000	0.000	0.000	0.000	0.098	1.536	0.351	0.030
Zoea Brachyura	0.000	0.000	0.000	0.000	0.688	3.027	1.053	0.203
Larva Chironomidae	0.000	0.000	0.000	0.000	0.295	1.614	1.053	0.104
N.I.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.098	0.453	0.351	0.010

- Incidencia alimentaria

La larva más pequeña con contenido el año 2016 medía 10,259 mm (LE). Del total de estómagos diseccionados para ese año, hubo 64 con contenido y 9 sin contenido. Para el siguiente año, 96 estómagos presentaron contenido y 13 estaban vacíos; mientras que la larva más pequeña con contenido alcanzaba 10,441 mm de LE. La incidencia alimentaria (IA) se evaluó en 3 rangos de longitud estándar; tanto para el rango entre 10,0 a 14,9 mm y 15,0 a 19,9 la incidencia fue más alta durante el verano 2016, mientras que en el rango mayor de LE (20,0 a 24,9 mm), la incidencia fue superior durante el 2017. Para ambos años el pico en la incidencia fue entre los 15,0 a 19,9 mm (Figura 9). Se aplicó tabla de contingencia 2x2, la cual indicó que no varió significativamente la incidencia alimentaria entre años (Test: Chi cuadrado;  $X^2=0,007$ ;  $p=0,4675$ ). Por lo tanto, se puede trabajar con ambos períodos indiferenciadamente.

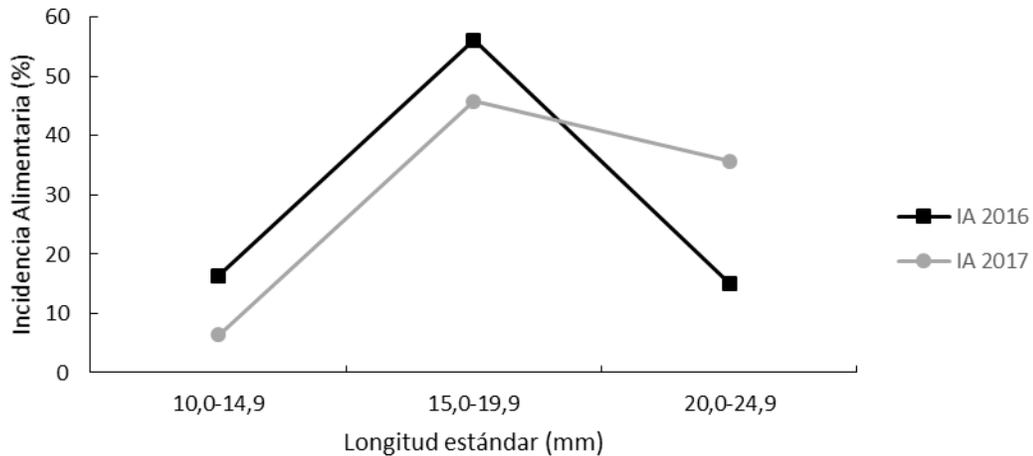


Figura 9. Incidencia Alimentaria (%) durante el verano de 2016 y de 2017. La longitud estándar se clasificó en tres rangos de tamaño.

- Índices Alimentarios

En los índices alimentarios se observó que *Paracalanus indicus* es la presa que lidera durante el 2016 el porcentaje numérico (%N), volumétrico (%V), frecuencia de ocurrencia (FO%, corregida) e importancia relativa (%IIR, corregida). Para el 2017 los nauplii de copépodo superaron en un 5,21% en términos numéricos a *P. indicus*, ítem presa que mantiene los valores más altos en %V, FO% e IIR% durante ese verano (Tabla 2). Otras pesas registradas fueron huevos de copépodo, copépodos calanoídeos y poecilostomatoídeos como *Agetus limbatus* (= *Corycaeus limbatus*) (Tabla 2) (Figura 10).



volumétrico. C) Frecuencia de ocurrencia corregida. D) Índice de importancia relativa corregido. N.I.: presas no identificadas.

- Éxito alimentario

El rango de número de presas por estómago (NPPE) durante 2016, excluyendo los ceros, fue de 2 a 41 durante el año 2016 (mediana  $\pm$  MAD;  $11 \pm 7,534$ ) (Tabla 1). Se trabajó con la mediana debido a que los datos NPPE presentan una distribución no normal durante ese año ( $W=0,907$ ;  $p<0,001$ ). La correlación entre la LE y NPPE fue negativa y no significativa ( $r_s=0,125$ ;  $p=0,320$ ); por lo tanto, el número de presas ingerido por parte de las larvas presentadas de *H. chilensis* fue independiente de la longitud estándar de éstas (Figura 11). El rango de volumen de presas por estómago (VPPE) para el mismo verano, excluyendo los ceros, fue de 0,003 a 1,756 mm<sup>3</sup> (mediana  $\pm$  MAD;  $0,254 \pm 0,267$ ) (Tabla 2). Se trabajó con la mediana porque los datos de VPPE presentaron una distribución no normal ( $W=0,813$ ;  $p<0,001$ ). La correlación entre la LE y VPPE fue no significativa y positiva ( $r_s=0,0957$ ;  $p=0,441$ ), es decir, que las variables fueron independientes entre sí (Figura 12).

Para el período estival del 2017 el rango de NPPE, excluyendo los ceros, fue de 1 a 153 presas (mediana  $\pm$  MAD;  $8 \pm 10,202$ ) (Tabla 1). La correlación entre LE y NPPE fue no significativa y negativa ( $r_s=-0,169$ ;  $p=0,096$ ). Las variables fueron independientes una de otra (Figura 11). El VPPE varió de 0,003 a 2,314 mm<sup>3</sup> (mediana  $\pm$  MAD;  $0,247 \pm 0,293$ ). El VPPE presentó una correlación no significativa y negativa con el LE de las larvas presentadas de *H. chilensis* ( $r_s=-0,008$ ;  $p=0,937$ ) (Figura 12). Se trabajó con mediana debido a la distribución no normal de los datos de NPPE y VPPE ( $W=0,579$ ;  $p<0,001$ .  $W=0,76$ ;  $p<0,001$ . Respectivamente).

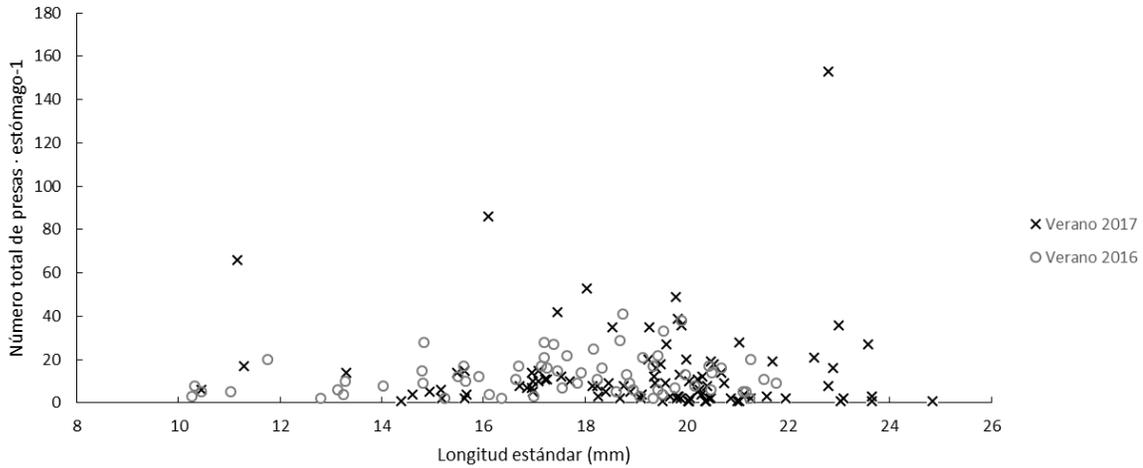


Figura 11. Éxito alimentario (en relación al número total de presas registradas en cada estómago) de las larvas preasentadas de *Helcogrammoides chilensis* capturadas en ambos veranos.

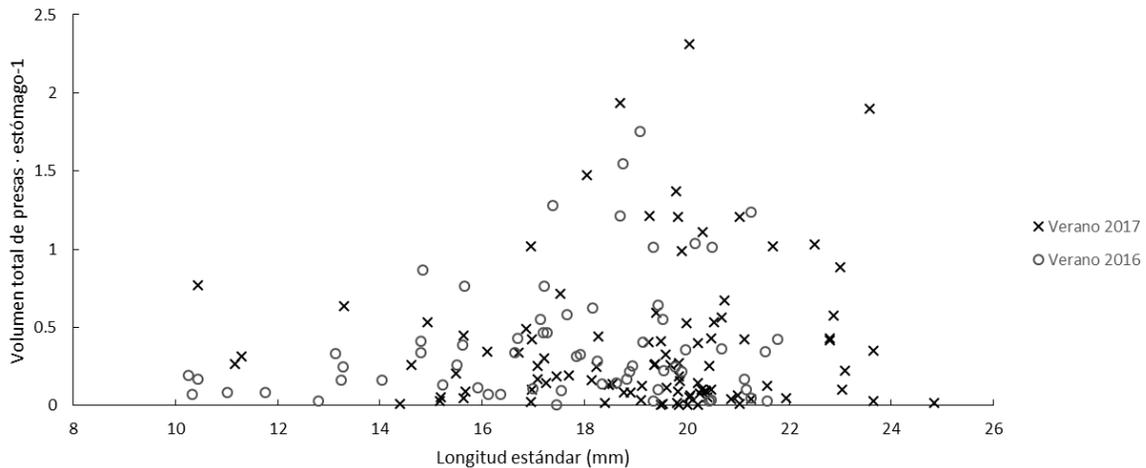


Figura 12. Éxito alimentario (en relación al volumen total de las presas registradas en cada estómago) de las larvas preasentadas de *Helcogrammoides chilensis* capturadas en ambos veranos.

Debido a la independencia entre el tamaño y el NPPE/VPPE se aplicó un test Mann-Whitney. La prueba indicó que no existen diferencias en el volumen total de presas por

estómago entre ambos períodos estivales ( $U=3105$ ;  $p=0,487$ ). Mientras que para el número total de presas por estómago sí presentaron diferencias significativas entre el año 2016 y 2017 ( $U=2566$ ;  $p=0,036$ ).

- Análisis multivariados

Entre el verano de 2016 y 2017 existieron diferencias significativas (test: PERMANOVA; pseudo-F=6,237;  $p=0,0001$ ) en el volumen total de los ítems presas registrados. También hubo diferencias significativas entre ambos períodos en el número total por ítem de presa (pseudo-F=6,142;  $p=0,0001$ ).

Más del 50% de la contribución a las diferencias en volumen estuvieron dadas por los siguientes grupos: *P. indicus* (24,6%), copépodos calanoídeos (11,3%), huevos de invertebrados (9,6%), *C. chilensis* (7,6%), copépodos (6,7%), entre otras presas; con un promedio de disimilitud de 92,3% (Tabla 3).

Las diferencias en número se debieron principalmente a *P. indicus* (23,8%), calanoídeos (9,2%), huevos de invertebrados (8,2%), nauplii de cirripedio (7,9%) y de copépodos (7,9%), con un promedio de disimilitud de 89,9% (Tabla 3). Al igual que lo observado en las disimilitudes en volumen, *P. indicus* disminuye su contribución de un período a otro, mientras que los otros ítems nombrados aumentan su aporte, especialmente los nauplii y los huevos de invertebrados (Tabla 4). Por lo tanto, la ingesta del calanoídeo *P. indicus* por parte de las larvas presentadas de *H. chilensis* disminuye del verano 2016 al 2017 (Tabla 4).

Esto puede contrastarse con lo observado en el porcentaje numérico, donde *P. indicus* baja de un 25,7% a un 17,1% en el período siguiente (Tabla 2). Además, se puede observar que

durante el primer verano hubo más similitud, espacialmente dada por *P. indicus*, presa que disminuye su abundancia promedio (en 0,07 individuos) y su contribución a la similitud, en casi un 26%, para 2017 (Tabla 3).

Tabla 3. Valores del test SIMPER (en términos numéricos), aplicado sobre las presas ingeridas por las larvas preasentadas de *Helcogrammoides chilensis* muestreadas durante el período estival 2016 y 2017. La contribución indica el aporte de cada ítem presa a la similitud dentro de cada o disimilitud entre años según corresponda. Donde: ac. : acumulada; prom: promedio; disim: disimilitud; contrib: contribución a la similitud o disimilitud según corresponda; abund: abundancia; N.I.: no identificado.

SIMILITUD						
	Especies	Abund.		Similitud prom.	Contrib. (%)	Contrib. ac. (%)
		Prom.				
VERANO 2016	<i>Paracalanus indicus</i>	1.62		9.35	66.26	66.26
	Copépodo N.I.	0.45		1.18	8.38	74.64
	<i>Agetus limbatus</i>	0.75		0.91	6.43	81.07
	<i>Oncaea</i> sp.	0.25		0.76	5.42	86.49
	Calanoídeo N.I.	0.29		0.59	4.17	90.66
VERANO 2017	<i>Paracalanus indicus</i>	1.55		4.47	40.45	40.45
	Calanoídeo N.I.	0.65		2.45	22.12	62.57
	Huevos ivertebrados	1		1.98	17.92	80.49
	Nauplii copépodo	1.98		0.62	5.64	86.13
	Nauplii cirripedio	1		0.52	4.68	90.81
DISIMILITUD						
ENTRE VERANO 2016 – 2017		Abundancia promedio				
	Especies	2016	2017	Disim. prom.	Contrib. (%)	Contrib. ac (%)
	<i>Paracalanus indicus</i>	1.62	1.55	21.4	23.82	23.82
	Calanoídeo N.I.	0.29	0.65	8.35	9.29	33.12
	Huevos invertebrados	0.25	1	7.39	8.23	41.34
	Nauplii cirripedio	0.29	1	7.13	7.93	49.28
	Nauplii copépodo	0	1.98	6.98	7.77	57.04

	Copépodo N.I.	0.45	0.24	6.08	6.76	63.8
	<i>Agetus limbatus</i>	0.75	0	5.03	5.6	69.41
	<i>Calanus chilensis</i>	0.27	0.46	4.7	5.23	74.64
	<i>Oncaea</i> sp.	0.25	0.1	3.88	4.32	78.95
	Huevos copépodo	0.96	0	3.2	3.56	82.51
	<i>Nannocalanus minor</i>	0.26	0.05	2.36	2.63	85.14
	Harpacticoida	0.03	0.07	1.51	1.68	86.81
	Gammaridae	0.05	0.06	1.5	1.67	88.48
	<i>Clausocalanus</i> sp.	0.15	0.06	1.31	1.46	89.94

Tabla 4. Valores del test SIMPER (en términos volumétricos), aplicado sobre las presas ingeridas por las larvas presentadas de *Helcogrammoides chilensis* muestreadas durante el período estival 2016 y 2017. La contribución indica el aporte de cada ítem presa a la similitud dentro de cada o disimilitud entre años según corresponda. Donde: Ac. : acumulada; prom: promedio. Disim: disimilitud, N.I.: no identificado.

		SIMILITUD				
		Abund. prom.	Similitud prom.	Contrib. (%)	Contrib. ac. (%)	
VERANO 2016	<i>Paracalanus indicus</i>	0.07	8.49	73.6	73.6	
	Copépodo ni	0.01	0.88	7.63	81.23	
	<i>Agetus limbatus</i>	0.03	0.74	6.39	87.62	
	<i>Calanus chilensis</i>	0.02	0.32	2.8	90.42	
VERANO 2017	<i>Paracalanus indicus</i>	0.05	3.21	38.12	38.12	
	Huevos invertebrados	0.03	2.18	25.85	63.97	
	Calanoídeo N.I.	0.05	1.74	20.68	84.65	
	<i>Calanus chilensis</i>	0.03	0.45	5.32	89.97	
	Nauplii cirripedio	0.01	0.29	3.39	93.36	
		DISIMILITUD				
		Abund. prom.		Disim. prom.	Contrib. (%)	Contrib. ac. (%)
		2016	2017			
ENTRE VERANO 2016 - 2017	<i>Paracalanus indicus</i>	0.07	0.05	22.69	24.58	24.58
	Calanoídeo N.I.	0.01	0.05	10.47	11.34	35.92
	Huevos invertebrado	0	0.03	8.84	9.57	45.49

<i>Calanus chilensis</i>	0.02	0.03	7.05	7.64	53.13
Copépodo N.I.	0.01	0.01	6.19	6.7	59.83
<i>Agetus limbatus</i>	0.03	0	4.42	4.79	64.62
Nauplii cirripedio	0	0.01	3.84	4.16	68.78
<i>Nannocalanus minor</i>	0.01	0	3.32	3.6	72.38
<i>Oncaea</i> sp.	0.01	0	3.03	3.29	75.67
Nauplii copépodo	0	0.02	2.57	2.78	78.45
Gammaridae	0.01	0	2.11	2.29	80.74
<i>Neocalanus</i> sp.	0.01	0	2.07	2.24	82.97
Hyperidae	0	0	1.65	1.78	84.76
Harpacticoida	0	0	1.63	1.77	86.53
Tanaidacea	0.01	0	1.61	1.74	88.27
<i>Clausocalanus</i> sp.	0.01	0	1.43	1.54	89.81
Zoea brachyuran	0	0.01	1.17	1.26	91.08

Por otro lado, durante el verano de 2016 en promedio hubo una similitud en la composición en términos numéricos de las larvas de sólo 14,1%, mientras que durante el 2017 fue de 11,05%. Sobre el 80% de la similitud del primer período se debe a Copepoda, en particular a *P. indicus* (con un aporte de 66,3%), copépodos (8,4%) y el poecilostomatoídeo *A. limbatus* (6,4%). El 80,4% de la similitud para el verano de 2017 es explicada, también, por el copépodo *P. indicus* (40,6%), calanoídeos (22,1%) y huevos de invertebrados (17,9%) (Tabla 3).

La similitud en términos volumétricos entre las larvas del 2016 fue de 11,5%, disminuyendo a un 8,4% para el 2017. El primer año el 81,2% de la similitud se debió a copépodos, especialmente a *P. indicus*. El segundo período esta misma especie, junto a los huevos de invertebrados, aportaron un 64% a la similitud entre el volumen ingerido por las larvas (Tabla 3).

- Nicho trófico

Durante el verano de 2016 se observó una correlación positiva y significativa entre los valores intermedios de rangos de LE y la desviación estándar aplicada sobre la media de los logaritmos de los ancho de las presas, extraídas para cada clase de tamaño (Test: Pearson;  $r=0,699$ ;  $p<0,01$ ), indicando que a medida que los individuos de *H. chilensis* crecieron en tamaño, ampliaron su nicho trófico, es decir, ingirieron presas de diversos rangos de tamaños (Figura 13). El valor de la media fue de  $0,303\pm 0,182$  (media $\pm$ SD) para dicho período. Mientras que para el segundo verano, la correlación fue positiva y no significativa ( $r_s=0,336$ ;  $p=0,136$ ), con un promedio de la desviación estándar de  $0,273\pm 0,158$  (Figura 14).

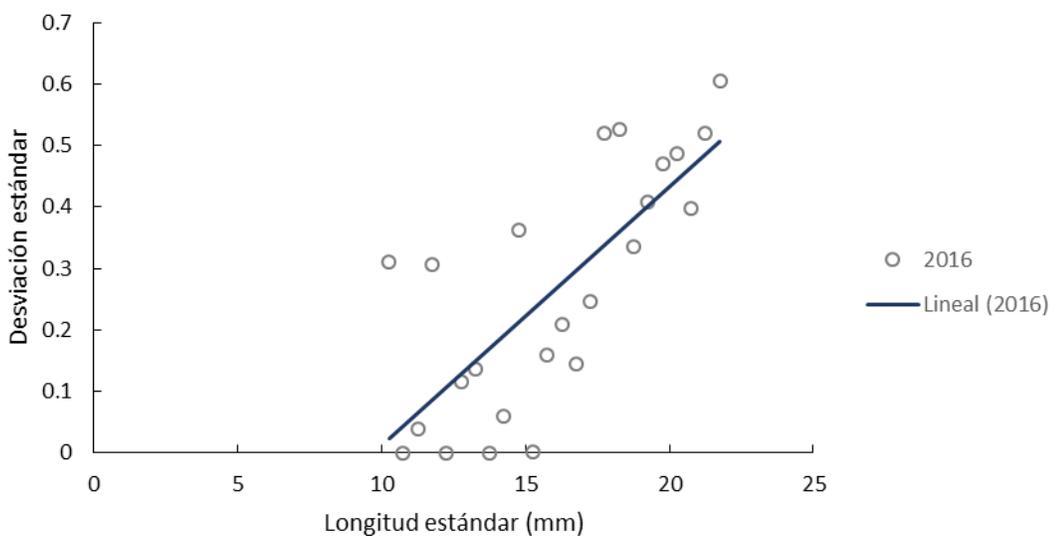


Figura 13. Nicho trófico de los individuos estudiados durante el verano de 2016. Existe correlación positiva y significativa entre las variables. Se trabajó con valores intermedios de longitud estándar.

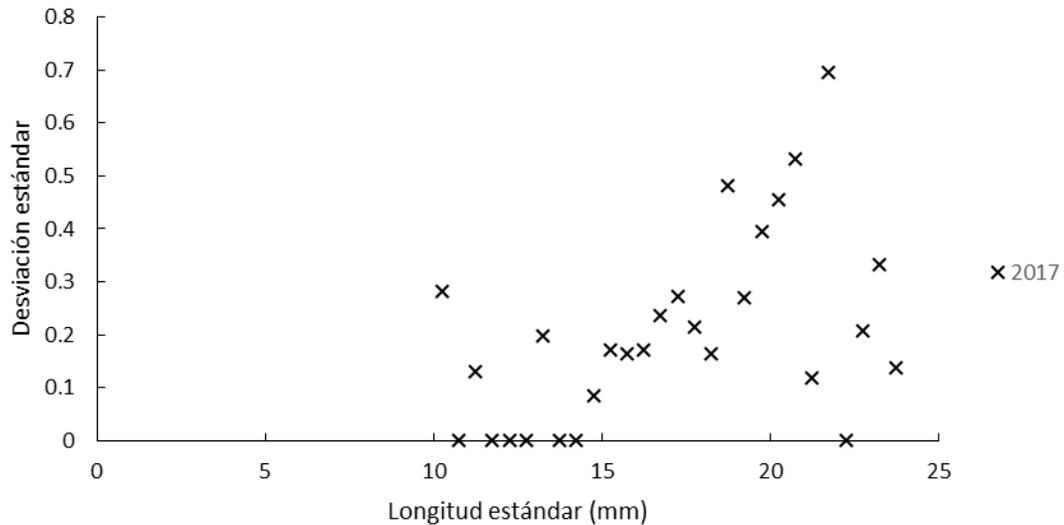


Figura 14. Nicho trófico de los individuos estudiados durante el verano de 2017. Se trabajó con valores intermedios de longitud estándar.

#### Interacción biológica-ambiental

La diferencia del éxito alimentario entre los períodos de estudio no fue significativa, tanto en términos de volumen (test: ANOVA anidado de 2 vías;  $F=0,052$ ;  $p=0,819$ ), como de número ( $F=2,813$ ;  $p=0,096$ ); es decir, que las larvas presentadas de *H. chilensis* ingirieron similar número y volumen de presas durante ambos períodos de estudio (veranos 2016-2017) (Tabla 5; Tabla 6).

Entre las fechas en que predominó una de las tres conductas no hubo diferencias significativas en la ingesta tanto en volumen ( $F=0,370$ ;  $p=0,692$ ) como en número ( $F=0,087$ ;  $p=0,917$ ). Por lo que la alimentación fue independiente de la conducta de natación observada en el grupo de larvas de *H. chilensis* para ambos años (Tabla 5; Tabla 6).

Los datos de éxito alimentario en volumen explicaron sólo el 1,39% de la varianza, mientras que la conducta explicó el 26,61% para ambos años. Por otro lado, el factor año explicó el 18,38% y el factor conducta explicó el 6,53% de la variabilidad de los datos de éxito alimentario en términos numéricos (Tabla 5; Tabla 6).

Tabla 5. Resultados estadísticos del test ANOVA anidado de 2 vías, aplicado para el volumen ingerido por cada larva presentada de *H. chilensis*. Donde; Año: período de estudio (verano 2016/verano 2017), Conducta: conducta de natación adoptada por las postlarvas de la especie en estudio (SC, SH, SOL), Proporción (%): porcentaje de varianza explicada por el año o conducta según correspondiese.

	$\Sigma$ de cuadrados	GL	Cuadrados medios	Proporción (%)	F	Valor p
<b>Año</b>	0,0039	1	0,0039	1,403	0,05239	0,8194
<b>Conducta</b>	0,148	2	0,074	26,628	0,3697	0,6918
<b>Resto</b>	23,8	119	0,2	71,968		
<b>Total</b>	23,951	122	0,2779	100		

Tabla 6. Resultados estadísticos del test ANOVA anidado de 2 vías, aplicado para el número ingerido por cada larva presentada de *H. chilensis*. Donde; Año: período de estudio (verano 2016/verano 2017), Conducta: conducta de natación adoptada por las postlarvas de la especie en estudio (SC, SH, SOL), Proporción (%): porcentaje de varianza explicada por el año o conducta según correspondiese.

	$\Sigma$ de cuadrados	GL	Cuadrados medios	Proporción (%)	F	Valor p
<b>Año</b>	70,209	1	70,209	18.385	2.813	0.0962
<b>Conducta</b>	49,912	2	24,956	6.535	0.08704	0.9167
<b>Resto</b>	32.971	115	286,705	75.079		
<b>Total</b>	33.091,1	118	381,870	100		

La covarianza entre los parámetros ambientales y los factores biológicos estudiados se explicó en 4 ejes. El primer eje explicó un 82,39% (Figura 15), y el segundo un 12,91% (Figura 16) de la varianza (sobre un 95% entre los dos). Las cargas factoriales indicaron que el eje 1 explicó la relación inversa entre la TSM y la conducta tipo SH (Tabla 7); es decir, que a menor temperatura superficial del mar, la asociación de larvas presentadas de *H. chilensis* adoptó más tiempo la conducta tipo SH. El eje 2 se explicó por una relación positiva entre la turbidez y NPPE, lo que significa que en fechas con valores más altos de NTU, las larvas en estudio ingirieron más números de presas (Tabla 7).

Tabla 7. Carga factorial de los parámetros físicos y biológicos analizados. Representan el aporte de cada matriz a la covarianza de los datos.

		<b>Eje 1</b>	<b>Eje 2</b>
<b>Matriz Ambiental</b>	<b>Componente U (viento)</b>	-0.408	-0.305
	<b>Componente V (viento)</b>	-0.408	-0.305
	<b>Presión atmosférica</b>	-0.408	-0.305
	<b>Temperatura superficial del mar</b>	<b>-0.707</b>	0.492
	<b>Turbidez (NTU)</b>	-0.036	<b>0.692</b>
<b>Matriz biológica</b>	<b>Conducta Solitaria (SOL)</b>	0.546	-0.344
	<b>Conducta Schooling (SC)</b>	0.346	0.207
	<b>Conducta Shoaling (SH)</b>	<b>0.745</b>	-0.046
	<b>NPPE</b>	0.165	<b>0.915</b>

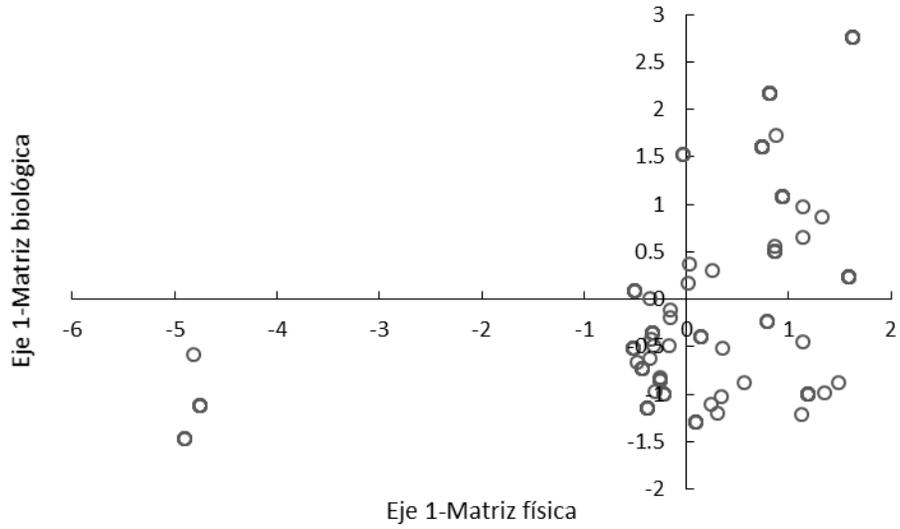


Figura 15. Covarianza entre la matriz de datos físicos ambientales y la matriz de datos biológicos, explicada en el eje 1.

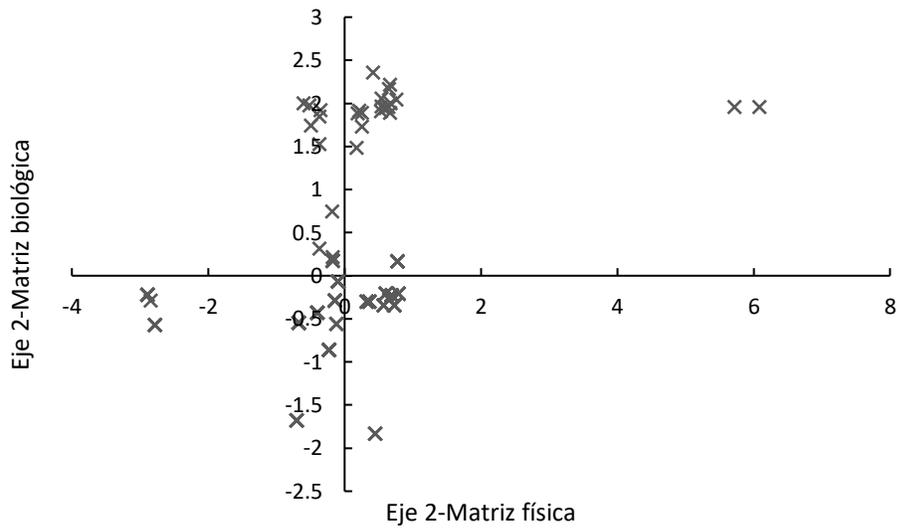


Figura 16. Covarianza entre la matriz de datos físicos y la matriz de datos biológicos, explicada en el eje 2.

## DISCUSIÓN

La predominancia de vientos SO intensos (sobre  $5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ ) durante ambos veranos, la respuesta de la TSM (con los valores más extremos del estudio durante 2017, con un mínimo de  $15,3^{\circ}\text{C}$  y un máximo de  $19,6^{\circ}\text{C}$ ), y los patrones ambientales en general de la zona de estudio fueron similares a lo descrito por otros autores para la localidad de Montemar y la zona centro de Chile durante el período estival (Pizarro 1973, Reyes & Romero 1977, Avaria *et al.* 1989, Sievers & Vega 2000, Poulin *et al.* 2002, Hernández-Miranda *et al.* 2003, Silva & Valdenegro 2003, Tapia *et al.* 2014). Los valores más altos de turbidez en el estudio se registraron durante el 2017 (entre 1 y 3 NTU para 2016 y hasta 5 NTU para 2017). La columna de agua presentó escasa turbidez, clasificándose como poco turbia.

El esfuerzo de búsqueda de agregaciones de larvas presentadas de *H. chilensis* fue sobre los 50 minutos. Aumentó varios minutos (entre 6 a 10) a través de los meses de estudio durante 2016, alcanzando hasta el tiempo total de muestreo (60 min) en algunas fechas. Las conductas SC y SH predominaron en enero, mientras que a finales del período de estudio aumentó la ocurrencia de la conducta SOL. Durante el 2017, la búsqueda también fue cercana a 50 min. A diferencia del primer año, las conductas tipo SC y SH predominaron durante marzo. Esto podría indicar una relación entre la temperatura, el proceso de cambio de hábitat y el asentamiento de las larvas.

Se determinó que las larvas presentadas de *H. chilensis* de la zona de Montemar son carnívoras. La composición de dieta contempló 17 grupos taxonómicos, especialmente Copepoda, donde *P. indicus* fue la presa más importante para el 2016 y 2017. Existió una disimilitud en el contenido estomacal de las larvas entre años de un 92,3% en volumen y un

89,9% en número, lo que indica que la composición dietaria presentó variabilidad de un verano a otro. Cabe mencionar que en ambos casos la mayoría de las diferencias se deben a la presa *P. indicus*. Las larvas preasentadas consumieron similar volumen de presas durante ambos años, sin embargo, la cantidad en número varió entre veranos. Esto podría indicar una táctica alimentaria, donde el número podría variar según el tipo de presa consumida, con el fin de conseguir un volumen óptimo de ingestión. Las larvas entre 15,0 a 19,9 mm tuvieron la más alta incidencia alimentaria de todo el rango de longitud estándar, sin variar significativamente entre ambos años de estudio. Por otro lado, las larvas preasentadas de *H. chilensis* ampliaron su nicho trófico a medida que crecían en tamaño durante el 2016.

La conducta de natación adoptada por la asociación de larvas preasentadas de *H. chilensis* no estuvo relacionada con la ingesta (en número y volumen) de éstas. La conducta tipo SH se relacionó de forma inversa con la TSM y la turbidez presentó una relación directa con la ingesta de presas en número.

#### Patrones conductuales

Los peces cebra (*Danio rerio*) forman agrupaciones bimodales: 1) schools altamente polarizados y shoals débilmente polarizados, adoptando escasamente formas intermedias (Miller & Gerial 2012). Lo descrito en dicho estudio fue similar a lo observado en larvas preasentadas de *H. chilensis*, donde el mismo grupo tomaba una de las dos formas registradas, exceptuando la conducta solitaria. Por otro lado, la conducta predeterminada de *D. rerio* fue schooling, mientras que la conducta tipo shoaling es dependiente del ambiente (Miller & Grial 2012). Esto quiere decir que SC seguramente es una conducta que permite evadir eficientemente los riesgos exógenos (no presentes en espacios controlados), tales como

depredación o condiciones ambientales adversas; además de otorgar mayor seguridad y protección al grupo, aunque tenga como desventaja el costo cognitivo y energético que significa para los individuos, debido principalmente al nado con mayor velocidad en comparación al SH (Miller & Grial 2012). Por otro lado, podría ser posible que el mismo patrón conductual se aplicase para las primeras etapas del trombollito. Las larvas presentaron conducta principalmente SC durante enero y febrero (de 2016 y 2017); esto puede deberse a que el grupo está expuesto a constantes cambios en el ambiente que no permitiesen su aclimatación. La temperatura sería la forzante determinante, la cual al disminuir permite conductas tipo SH, con un menor grado de polarización (Miller & Grial 2012). Esta cohesión más débil podría significar una disposición más favorable para alimentarse, ya que las agrupaciones de peces tienden a disminuir su grado de polarización en presencia de parches de alimento (Hoare *et al.* 2000b). Esto respalda una de las predicciones de este estudio, donde se esperaba que el SH favorecería el forrajeo de alimento por parte de las larvas en la columna de agua.

Los análisis determinaron que la ingesta de presas fue independiente de la conducta de natación adoptada. Esto podría deberse a la adopción intermitente entre SC y SH, fenómeno que no permite generar un patrón de conducta definido. Por otro lado, quizás no hubo diferencia significativa en los éxitos alimentarios (en relación a las conductas) porque se trabajó con proporciones de conductas predominantes y no con valores brutos. Esto podría solucionarse con más tiempo de grabación por muestreo y en generar análisis sobre las conductas sin categorización.

En la formación de shoals (entendido como agrupación social de peces), además de suponer una preferencia a priori por conespecíficos (Hoare *et al.* 2000a, b; Ward *et al.* 2002), se involucran métodos pasivos y activos de elección de miembros. Los pasivos son aquellos que debido a las características del grupo, ciertos individuos quedan excluidos, p.e., por diferencias en las estrategias de alimentación o en las velocidades de natación (especialmente al adoptar conducta SC). Los activos están relacionados principalmente a la preferencia de shoalmates similares fenotípica y morfológicamente (McRobert & Bradner 1998, Hoare *et al.* 2000a, Krause *et al.* 2000). En este último método, diversos investigadores han considerado diferentes alternativas de elección por parte de los peces. Ciertas especies de agua dulce prefieren formar cardúmenes heteroespecíficos con individuos de similar longitud corporal, que asociarse con conespecíficos que aumentarían la variabilidad del tamaño dentro del grupo, determinando que la formación del shoal pudiese ser dependiente del tamaño (Hoare *et al.* 2000a, Krause *et al.* 2000). En shoals mixtos, existe una selección activa de miembros según la prevalencia de parásitos (presencia/ausencia) y la carga parasitaria que los candidatos presenten. La presencia de parásitos también generan selección pasiva, donde peces infectados podrían presentar disfuncionalidad al nadar, no alcanzando la velocidad necesaria para mantenerse en el grupo (Hoare *et al.* 2000a). McRobert & Bradner (1998) confirmaron que la coloración corporal es fundamental a la hora de escoger un shoalmate, seleccionando aquellos con pigmentación similar. Esto podría explicar que la aparición de pigmentación corporal compleja en *H. chilensis* se produzca en épocas cercanas al cambio de hábitat, o cuando las estructuras corporales (p.e., las aletas pélvicas) ya son competentes para dicho proceso. Seguramente el grupo e incluso la larva pigmentada, tendería a no agruparse con larvas sin pigmentar o con poca pigmentación, quedando expuesta a posibles

depredadores. A pesar de esto, la presencia de larvas pigmentadas en las asociaciones de preasociadas podría ser explicada por la ventaja que significa mantenerse agrupados, disminuyendo el riesgo de depredación a pesar de la posible condición heterogénea del cardumen (McRobert & Bradner 1998). Cabe mencionar que los métodos de elección de shoal tienen como objetivo mantener al grupo homogéneo, donde cada miembro es similar a su vecino, generando confusión para los depredadores, disminuyendo la tasa de ataque (McRobert & Bradner 1998, Pavlov & Kasumyan 2000).

Un eje interesante a incluir en trabajos posteriores es cómo influyen los parásitos en la dinámica descrita. Se observaron presencia de ectoparásitos en algunos individuos recolectados: un isópodo microdepredador, que se alimentaba principalmente de la zona caudal (con una frecuencia de ocurrencia de una vez, verano 2017), y copépodos pennélidos (Pennellidae), que se ubicaron en la zona ventral anal de las larvas preasociadas (8 larvas infectadas durante 2017, con una carga mínima de 1 copépodo y carga máxima de 3), lo que coincide con los registros de Palacios-Fuentes *et al.* (2012). Estas infecciones afectan negativamente el crecimiento y la condición de las larvas de *H. chilensis*. Sería interesante relacionar la presencia de parásitos con su rendimiento de nado, las conductas de asociación adoptadas y los comportamientos alimentarios asociados a éste; como también con otras infecciones. Se ha determinado el efecto negativo del endoparásito *Prosohynchoides* en la capacidad de nado del pez del intermareal rocoso *Girella laevifrons*, disminuyendo el tiempo y la distancia de nado sostenido para dicha especie (Rebolledo *et al.* 2014), lo que permitiría suponer que la carga de endoparásitos pudiese afectar también las conductas de natación en peces. Aparicio-Rizzo & Muñoz (2017) registraron la presencia del endoparásito Nematoda

en peces criptobentónicos adultos (*H. chilensis*, *Scartichthys viridis* y *Gobiesox marmoratus*), que también apareció en el estómago de algunas larvas en estudio.

#### Interacción biológica-ambiental

En enero de 2016 se observaron vientos intensos e intermitentes tanto SO como NO, y altas TSM, sobre los 18°C. Las fluctuaciones de la dirección del viento redujeron las posibilidades de enfriamiento y enriquecimiento de las aguas costeras por eventos de surgencia. Son necesarios vientos sur constantes sobre los 15 m·s<sup>-1</sup> para lograr eventos de surgencia y afloramiento; mientras que vientos norte y/o débiles contrarrestan este efecto (Sievers & Vega 2000). Las oscilaciones en el patrón de viento pueden deberse a características propiamente meteorológicas, como también a la geografía de los espacios adyacentes al punto de muestreo (Fernández 2009). Durante febrero y marzo del mismo año la TSM comenzó a disminuir bajo los 17°C, oscilando hasta 18°C, mientras que los vientos fueron principalmente SO. Los eventos de afloramiento de aguas profundas, inyectan nutrientes a la zona, lo que aumenta la disponibilidad de alimento y enfrían las aguas (Avaria *et al.* 1989, Sievers & Vega 2000, Silva & Valdenegro 2003), lo que podría explicar dicha disminución.

Durante 2017, el periodo de estudio comenzó con TSM bajo los 17°C, oscilando bajo y sobre este valor los meses siguientes. Se registraron los valores máximos y mínimos de todo el estudio. Este patrón puede ser respuesta a los eventos de vientos, donde aquellos intensos del tercer cuadrante podrían producir afloramientos locales de aguas frías (Poulin *et al.* 2002, Pulgar *et al.* 2013). Narváez *et al.* (2004) encontraron que en los eventos de surgencia producidos principalmente por vientos S y/o SO intensos (sobre los 5 m·s<sup>-1</sup>), que luego son

seguidos por vientos por debajo de dicha magnitud, generan una disminución de temperatura en la superficie de la columna de agua, coincidiendo con lo observado en los parámetros ambientales del 2017. Se ha descrito que en épocas secas en el trópico, altas TSM tienen un efecto negativo en el asentamiento de larvas de peces, y en menor medida sobre su crecimiento (Bergenius *et al.* 2005). Esto podría explicar el acople que existe entre bajas TSM y un aumento de la conducta SOL, permitiendo suponer que esta conducta es adecuada para la búsqueda de sustrato apto para el asentamiento.

Por otro lado, existe una relación entre los vientos predominantes y la presión atmosférica, donde los vientos norte están asociados a presiones más bajas, mientras que los vientos sur con presiones altas, condición típica de la zona de Montemar durante el periodo estival (Reyes & Romero 1977). La intermitencia de viento, ya sea norte como sur, no permitirían ver un patrón tan marcado en relación con las PATM, las cuales oscilan entre los 1010 y 1020 hPA en ambos años. Aun así, eventos intensos de vientos SO coinciden con bajas en la presión.

Teniendo en cuenta que los patrones de viento observados podrían haber favorecido procesos de afloramiento, y que los resultados indicaron que en periodos de bajas TSM aumenta la frecuencia de la adopción de conducta tipo SH (observada con predominancia a inicios y mediados de febrero en 2016, e inicios de febrero y marzo durante 2017, coincidiendo en ambos veranos con una disminución en la TSM), es posible esperar que la alimentación de las larvas haya sido en respuesta tanto a factores conductuales, como a factores externos. Los eventos de afloramiento locales disminuyen la temperatura de la columna de agua, inyectando aguas profundas ricas en nutrientes al sistema, aumentando la

disponibilidad de alimento para las larvas (Pulgar *et al.* 2013). También es probable que afecte la oferta alimentaria, ya que en zonas productivas se ha registrado la presencia de diferentes grupos de microzooplancton, especialmente ciliados y dinoflagelados, los que son más seleccionados por el mesozooplancton que el fitoplancton como alimento en estas localidades, incrementando la abundancia de copépodos (Calbet 2008).

Es importante mencionar que los eventos de surgencia a nivel de mesoescala están relacionados con la fisiología de organismos intermareales: peces en localidades con surgencia han presentado una mayor biomasa que sus congéneros que habitan en zonas sin surgencia o de relajación. Esto debido a una mayor disponibilidad de alimento y producción primaria, lo que resulta en un aumento en la biomasa y en las tasas de crecimiento en varios niveles de la red trófica, como p.e., invertebrados y peces herbívoros, omnívoros y carnívoros de pozas intermareales (Pulgar *et al.* 2013).

La adopción de una conducta solitaria por sobre las otras durante marzo de 2016 podría deberse a que comienza el proceso de cambio de hábitat o reconocimiento de sustrato apto para esto, sin necesariamente ser una respuesta a las variables ambientales. A finales del período de estudio 2016, el SH fue disminuyendo en frecuencia de ocurrencia, mientras que la SOL comenzó a predominar, desplazando también a la conducta SC. Esto sugiere que ocurre un cambio conductual antes del asentamiento, abandonando el cardumen previo al cambio de hábitat. Según los videos, esto podría explicar que los individuos con patrones de pigmentación más definidos, a pesar de encontrarse en el cardumen, tendían a separarse del grupo de forma más recurrente (Figura 17, 18).

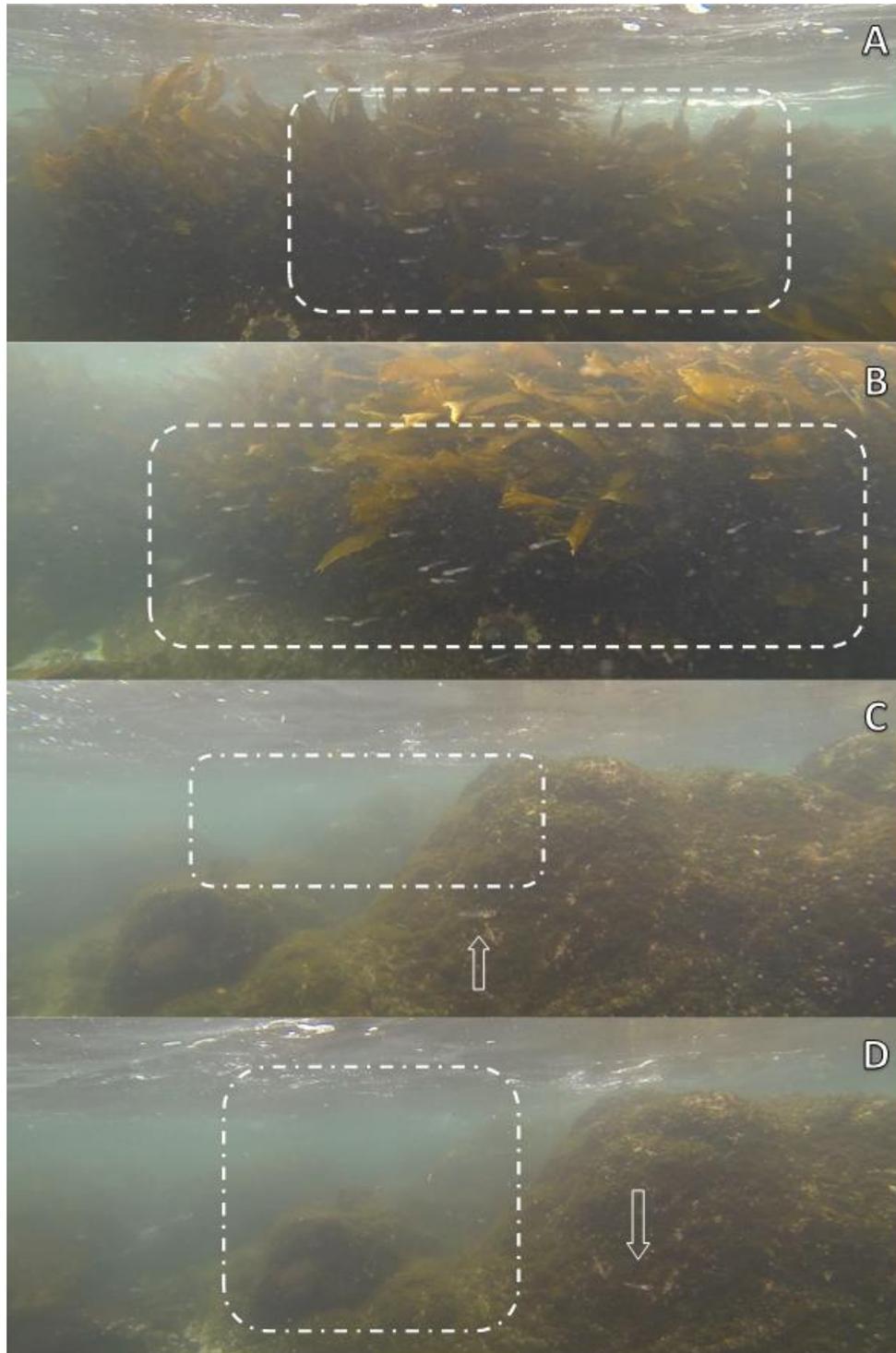


Figura 17. Capturas de imagen, video de fecha 22 de Febrero, 2017. Larva pigmentada separándose del grupo. Rectángulo de línea punteada (---) indica agrupación en SC;

rectángulo punto/guión (-·-) indica agrupación en SH; flecha indica larva solitaria. A) y B) grupo en SC; C y D) atrás grupo en SH, mientras una larva pigmentada se separa del cardumen.



Figura 18. Capturas de imagen, video de fecha 22 de Febrero, 2017. Larva pigmentada solitaria. A) y B) se observa que la larva pigmentada que dejó el grupo (Figura 17), se mantiene en conducta solitaria. Se señala con flecha.

El proceso de asentamiento pudo haberse dado antes para 2016, debido a que el período cálido se adelantó (comenzando a finales de octubre del 2015) en comparación con el verano 2017, donde el período cálido comenzó a finales de noviembre del 2016 (Díaz-Astudillo *et*

*al.*, en revisión). Esto podría deberse a la diferencia en las TSM entre veranos, donde valores altos podrían acelerar el desarrollo y el cambio de hábitat de las larvas, generando diferencias interanuales en la duración pelágica larval (DPL); o en su defecto, en las fechas de eclosión, adelantándose para el período 2016-2015 en comparación a lo observado para 2016-2017 (Galeano-Chavarría com. pers.). Esto resultaría en procesos de asentamientos más tempranos por parte de las larvas de *H. chilensis*. Cabe mencionar, que aunque el 2017 fue más cálido en los meses estudiados, dicho resultado podría estar sesgado debido a la dinámica ENSO descrita para 2015-2016 (Díaz-Astudillo *et al.*, en revisión).

Green & Fisher (2004) describieron que a temperaturas más bajas de crianza aumenta la DPL, lo que podría relacionarse con lo observado en los resultados del 2017, donde se observaron asociaciones de larvas durante marzo. Esto se puede asociar a que TSM más bajas atrasan el desarrollo de estructuras competentes para el cambio de hábitat, aumentando el DPL.

La necesidad de generar comportamientos ventajosos para la sobrevivencia y también para la alimentación es que estos cardúmenes de larvas preasentadas exhiben tanto conductas tipo SC y como tipo SH. Dentro de los días estudiados, ambas se presentaban en diferentes proporciones. Seguramente la adopción de una u otra es en respuesta a la presencia de depredadores o perturbadores físicos (SC) y a la oferta alimentaria (SH), alternando las conductas como un método de evitar la depredación y favorecer la alimentación, respectivamente. Cabe mencionar que existió una predominancia de la conducta SH por sobre las otras, en condiciones propicias para la alimentación: el nado polarizado podría desfavorecer conductas alimentarias debido al gasto energético debido a la necesidad de

respuestas rápidas y sincronizadas entre los diferentes miembros del cardumen. Mientras que SH engloba condiciones favorables, tales como mantenerse en grupo y el encuentro de parches de alimento sin la necesidad de mantener la cohesión de la asociación. A su vez, la conducta tipo SOL genera desprotección frente a depredadores y menor encuentro de parches de alimento, explicando su baja predominancia; exceptuando en organismos en búsqueda de sustrato.

Otro factor relacionado tanto con la alimentación como la evasión de depredadores es la turbidez. Es un factor estrechamente relacionado con la penetración de la luz en la columna de agua, y dicha interacción tiene efectos (negativos y positivos) sobre el proceso alimentario de depredadores, particularmente en la detección de presas (De Robertis *et al.* 2003). Para peces planctívoros son necesarios valores moderadamente altos de turbidez para afectar el proceso alimentario de forma negativa, ya que al visualizar presas a solo decenas de cm, la detección de alimento no disminuye en condiciones turbias o moderadamente iluminadas (De Robertis *et al.* 2003). En el período de estudio los valores más altos de turbidez no alcanzaron los 6 NTU, considerándose agua poco turbias. Seguramente los valores levemente más altos de NTU se debieron al aumento de presas zooplanctónicas en la columna de agua, relacionando indirectamente la conducta SH con la ingesta de presas en número. Por otro lado, aguas más turbias resultan favorables para peces planctívoros, como las larvas preasentadas de *H. chilensis*, ya que estarían menos expuestos a depredadores piscívoros, y el encuentro con presas no disminuiría (Gregory 1993). Esto podría generar conductas tipo SH para favorecer la ingesta de alimento. Durante el 2016, la conducta SH se observó con predominancia durante enero e inicios de febrero, al igual que los valores relativamente altos

de NTU (cerca a 2). El valor más alto para dicho periodo fue durante marzo (~3 NTU), mes con predominancia en conductas tipo SOL. Según lo analizado, esto podría deberse a procesos de desarrollo, pero a su vez, y de acuerdo a la hipótesis “Cubierta de turbidez” de Gregory (1993), ambientes más turbios generan una protección para larvas ante posibles depredadores, por lo que larvas presentadas solitarias podrían aprovechar fechas con mayor turbidez para la búsqueda de sustratos.

Lo descrito promueve que en futuros estudios se considere la intensidad y penetración de la luz como un factor clave en la alimentación de larvas de peces, además del material que genera la turbidez (Gregory 1993; De Robertis *et al.* 2003, Manning *et al.* 2014). Estos factores tienen relación con el desarrollo, crecimiento y sobrevivencia de larvas de peces: la tasa de consumo de presas dependiente de la temperatura y la turbidez son claves en el crecimiento de larvas de peces (Manning *et al.* 2014). Seguramente dichos factores podrían estar relacionados con la capacidad de detectar presas. A pesar de los valores restringidos de turbidez en este estudio, este parámetro puede tener un efecto sobre la ingesta de presas, lo cual se respalda en los resultados de análisis multivariados; donde condiciones de turbidez levemente más altas (en proporción a los valores registrados para los veranos 2016 y 2017 en Montemar, Chile) favorecerían la alimentación.

#### Contenido estomacal y dieta

La cantidad ingerida de presas varió entre veranos, siendo mayor en el 2016. El éxito en la ingesta para dicho año podría deberse a que hubo un aumento de la amplitud del nicho trófico en las larvas, por lo que comen presas de diferentes rangos de tamaño al desarrollarse. Esto no sucedió el 2017, donde el nicho trófico no aumentó, limitando el rango de tamaño de

presas ingeridas para cada grupo de larvas. Generalmente, existe una relación directamente proporcional entre la longitud del depredador (larvas) y la longitud de sus presas, comiendo presas más grandes a medida que crecen, y disminuyendo la ingesta de presas pequeñas, es decir, no se amplía el nicho trófico (Pearre 1986). Se espera que esto sea un mecanismo para disminuir la competencia entre clases de tamaño de la misma especie (Pearre 1986). A su vez, el nicho trófico podría estar relacionado con otros factores, como por ejemplo, los estados ontogenéticos, y el desarrollo de estructuras morfológicas para la alimentación a través del estado larval de una misma especie (McCormick 1998, Dias *et al.* 2014), como también las condiciones ambientales, donde temperaturas bajas retrasan estructuras necesarias para la alimentación (Lukoschek & McCormick 2001); lo que no podría permitir ampliar el nicho trófico. Se podría esperar que la disminución del éxito alimentario durante el 2017 se vea compensando con una disminución en la competencia intraespecífica entre larvas de diferentes tamaños. Ya que, al no aumentar el nicho trófico, a medida que las larvas crecen, se alimentan de presas con diferentes tamaños, disminuyendo la superposición entre las dietas de las larvas.

Otro factor que influye sobre el nicho trófico es la disponibilidad de alimento: un nicho trófico amplio se relaciona con una óptima oferta ambiental, lo que pudiese explicar una conducta más oportunista y generalista de los depredadores, sucediendo lo contrario en épocas desfavorables en disponibilidad de alimento, donde son más selectivos (Balbontín *et al.* 1997). Esta plasticidad en la estrategia de forrajeo se podría esperar en *H. chilensis*, explicando las diferencias en el nicho trófico entre ambos años. Sin embargo, para determinar

competencia y disponibilidad de recursos sería necesario tener información de oferta alimentaria de la zona y fechas de estudio, lo cual no se consideró en este trabajo.

Es importante mencionar que para determinar las diferencias entre años en el éxito alimentario se aplicaron dos análisis diferentes: Mann-Whitney (M-W) y ANOVA anidado de 2 vías. El primero determinó que no hubo diferencias significativas en volumen, pero sí en número; mientras que el ANOVA determinó que ambos años tuvieron similar ingesta en términos volumétricos y numéricos. Se realizó el ANOVA por considerar dos factores (año y LE), cuando M-W sólo consideró uno (año), a pesar de esto, M-W cumple los requisitos para su ejecución, no así el ANOVA (debido a la distribución no normal de los datos).

La presa más dominante y recurrente fue el copépodo calanoídeo *Paracalanus indicus*. El 2016, *P. indicus* aportó más en volumen en comparación al 2017, mientras que los otros ítems mencionados aumentan su contribución en volumen de un período a otro (Tabla 3). Esto respalda lo observado en los índices alimentarios, donde *P. indicus* aporta más de un 30% al porcentaje volumétrico total de las presas el 2016, mientras que para 2017 cae bajo el 21% (Tabla 1). Esta diferencia entre años podría estar asociada al nivel de desarrollo larval, por ejemplo, Dias *et al.* (2014) descubrieron que las larvas de ciertas especies de peces, como *Diplodus sargus* y *Atherina* spp., que habitan en pozas intermareales en zonas templadas, varían su dieta a través del desarrollo larval, ya sea en composición o en la importancia de ciertos ítems en ésta.

*P. indicus* fue la contribución más importante, tanto en número como en volumen, a las diferencias en la ingesta entre veranos, disminuyendo dicho aporte de un año a otro. Tanto esto, como lo observado en los indicadores de alimentación, podría deberse a la oferta

alimentaria disponible para dicho copépodo y para el resto de organismos mesozooplancónicos presentes en la dieta de las larvas. *P. indicus* se alimenta principalmente de microzooplancton, altamente disponible en zonas de surgencia, y con gran disponibilidad en periodos cálidos, mostrando un acople con las altas abundancias y biomásas de copéodos (Calbet 2008, Jang *et al.* 2013). La disminución de ingesta de *P. indicus* podría deberse a que el 2017 fue un período más frío en comparación al 2016, disminuyendo la oferta de microzooplancton y por tanto, afectando negativamente la abundancia y biomasa de esta especie, dando espacio a la ingesta de otros ítems presa.

Es importante mencionar que en la oferta ambiental para organismos mayores de la zona, dominan copéodos, en particular *P. indicus*, además de otras especies y géneros tales como *Calanus chilensis*, *Neocalanus*, *Metridia*, *Clausocalanus*, *Agetus* (= *Corycaeus*) (Calanoida); *Oithona* (Harpacticoida); y *Oncaea* (Poecilostomatoida). Estos grupos están asociados a zonas de afloramiento y a las localidades cercanas a éstas (Escribano & Hidalgo 2000, Hidalgo *et al.* 2010, 2012), y forman parte de la composición de la dieta de las larvas presentadas estudiadas. Estos registros permiten suponer que la mayor ingesta de *P. indicus*, ya sea en volumen o en número, se debe a su mayor disponibilidad y recurrencia en dichos ecosistemas. Durante el período estival, Jang *et al.* (2013) registró un patrón estacional de *P. indicus*, asociado estrechamente a la temperatura, donde altos valores (verano) estaban acoplados a mayores abundancias, biomasa, crecimiento de las hembras y producción de huevos, explicando la mayor disponibilidad de esta especie de copépodo durante el período de estudio.

## Brechas de información y consideraciones finales

A partir de lo dilucidado en esta investigación, los sesgos asociados a los análisis y muestreo, y los factores no estudiados, es importante considerar otras variables asociadas a las conductas de natación y al comportamiento de alimentación de larvas de peces de zonas templadas; con el fin de comprender de mejor manera la integración de estos ejes en la dinámica intermareal. A pesar de que se evaluó la ingesta de presas, no se pudo determinar el proceso alimentario en su totalidad. Para esto se debiese considerar la oferta alimentaria disponible en el medio, los órganos y estructuras asociados a detección, persecución, captura, ingesta y evacuación, y cómo estas varían con el cambio de nicho trófico, a través de la ontogenia y con respecto al asentamiento. Esto se asocia a su vez, con parámetros físicos como la turbidez, que tuvo importancia en este estudio; se podría profundizar los conocimientos al cuantificar la luz y el tipo de material que la provoca, para determinar su efecto en aguas poco turbias. Por otro lado, al trabajar con datos transformados de conducta se generan sesgos en los análisis, al igual que la presencia del muestreador en el ambiente. Se podría reducir dicho efecto al trabajar con cámaras ancladas en las pozas intermareales.

Finalmente, se pudo determinar la interacción entre los factores de este estudio: conducta de natación, dieta y forzantes ambientales, por lo que se logró el objetivo de esta investigación. Para poder determinar más certeramente dichas relaciones y cómo se integran en la dinámica de las pozas intermareales, sería necesario incluir en futuros estudios parámetros océano-meteorológicos no considerados; investigar las conductas de las agregaciones a través de la ontogenia temprana y cómo éstas se relacionan con las estructuras y órganos necesarios para el nado, y para los procesos de forrajeo y alimentación.

Este estudio resulta innovador en el área por estudiar larvas de peces de especies criptobentónicas en zonas templadas. Se podrían extrapolar estos resultados a especies con ciclos de vida similares. Por otro lado, se utilizaron técnicas de muestreo poco invasivas, lo que permite hacer estudios de campo, otorgando una arista a veces poco representada. A su vez, esta investigación podría dar luces sobre la dinámica de preasentamiento en larvas de peces criptobentónicos. Ferederich *et al.* (2008) sugirieron que en peces de ciclo de vida pelagobentónico existe la necesidad de cambios morfológicos rápidos durante la transición entre hábitats, por ejemplo, entre larvas pelágicas a juveniles bentónicos, mejorando su adaptación al nuevo entorno. Durante este estudio se observaron cambios bruscos de hábitat, en un proceso de búsqueda de sustrato y asentamiento rápido. Es importante seguir investigando más sobre larvas de peces intermareales, con el fin de ir describiendo de forma profunda ecosistemas complejos, como lo son las pozas intermareales rocosas.

## CONCLUSIONES

La temperatura superficial del mar es el forzante ambiental más importante en la adopción de las conductas de las larvas preasentadas de *Helcogrammoides chilensis* en pozas intermareales.

No hubo un patrón conductual que favoreciera el proceso alimentario.

Las larvas de *Helcogrammoides chilensis* adoptan diferentes tácticas de alimentación entre veranos, consumiendo diferentes número de presas zooplanctónicas, (*Paracalanus indicus*, huevos de invertebrados o *Aegatus limbatus*, entre otras), pero similar volumen total.

El consumo de presas en número estuvo relacionado con el nivel de turbidez de la columna de agua, siendo ésta un parámetro ambiental determinante en la ingesta de alimento por parte de las larvas de *H. chilensis*, a pesar del bajo rango de NTU estudiado.

La hipótesis de este trabajo se acepta parcialmente. Existió una relación entre las forzantes ambientales con la ingesta en número de las larvas y la conducta (NTU y TSM respectivamente). Sin embargo, no se pudo determinar una relación entre la conducta adoptada por los preasentados y la alimentación de éstos, lo que no permitió integrar los 3 ejes centrales de este estudio.

## FUENTE DE FINANCIAMIENTO

Esta investigación fue financiada por el proyecto FONDECYT 1150296, dirigido por el Dr. Mauricio Landaeta Díaz (Laboratorio de Ictioplancton (LABITI) de la Universidad de Valparaíso).

## LITERATURA CITADA

**Aparicio-Rizzo P & G Muñoz. 2017.** Variaciones espacio-temporales de la estructura comunitaria de endoparásitos en peces intermareales de Chile central: descriptores parasitológicos, composición de especies y anidamiento. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 45(4): 737-747.

**Ardekani R, A Greenwood, C Peichel & S Tavaré. 2013.** Automated quantification of the schooling behaviour of sticklebacks. *EURASIP Journal on Image and Video Processing* 2013:61

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

**Balbontín F, A Llanos & V Valenzuela. 1997.** Sobreposición trófica e incidencia alimentaria en larvas de peces de Chile central. *Revista de Historia Natural*, 70: 381-390.

**Bergenius MAJ, MI McCormick, MG Meekan & DR Robertson. 2005.** Environmental influences on larval duration, growth and magnitude of settlement of a coral reef fish. *Marine Biology*, 147: 291-300.

**Berrios V & M Vargas. 2004.** Estructura trófica de la asociación de peces intermareales de la costa rocosa del norte de Chile. *Revista de Biología Tropical*, volumen 52 n°1.

**Boyle K & M Horn. 2006** Comparison of feeding guild structure and ecomorphology of intertidal fish assemblages from central California and central Chile. *Marine Ecology Progress Series* 319:65-84.

**Calbet A. 2008.** The trophic roles of microzooplankton in marine systems. *ICES Journal of Marine Science*, 65: 325-331.

**Cancino C, K Farías, S Lampas, B González & V Cuevas. 2010.** Descripción de los complejos estructurales óseos en *Helcogrammoides chilensis* (Blennioidei: Tripterygiidae) de la zona central de Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 45: 671-682.

**Cappo M, E Harvey & M Shortis. 2006.** Counting and measuring fish with baited video techniques – an overview. *Australian Society for Fish Biology*  
<<<http://www.researchgate.net/publication/233531389>>>

**Cass-Calay SL. 2003.** The feeding ecology of larval Pacific hake (*Merluccius productus*) in the California Current region: an update approach using a combined OPC/MOCNESS to estimate prey biovolume. *Fisheries Oceanography*, 12(1): 34-48.

**Castillo RM & Pequeño G. 1998.** Sinopsis de Tripterygiidae de Chile (Osteichthyes: Perciformes). *Gayana Zoología* 62: 109-133.

**Cortés E. 1997.** A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54: 726-738.

**De Robertis A, HR Clifford, A Veloza & RD Brodeur. 2003.** *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60: 1517-1526.

**Dias M, A Silva, HN Cabral & C Vinagre. 2014.** Diet of marine fish larvae and juveniles that use rocky intertidal pools at the Portuguese coast. *Journal of Applied Ichthyology*, 30: 970-977.

- Escribano & Hidalgo. 2000.** Spatial distribution of copepods in the north of the Humboldt
- Fernández L. 2009.** Análisis de la dirección e intensidad del viento del litoral de la Quinta Región de Valparaíso comprendida entre los 32°56'S y los 33°40'S durante los años 2001 al 2003. En: Maya B (ed.). Anales, pp. 45-52. Sociedad chilena de Ciencias Geográficas, Chile.
- Frederich B, D Adriaens & P Vandewalle. 2008.** Ontogenetic shape changes in Pomacentridae (Teleostei, Perciformes) and their relationships with feeding strategies: a geometric morphometric approach. *Biological Journal of the Linnean Society*, 95: 92-105.
- Galván C. 2008.** Peces crípticos asociados a corales ramosos del género *Pocillopora* en el arrecife de Playa Mora, Bahía Tenacatita, México. *Ciencia y Mar* XI (34): 17-24.
- Green BS & R Fisher. 2004.** Temperature influences swimming speed, growth and larval duration in coral reef fish larvae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 299: 115-132.
- Gregory RS. 1993.** Effect turbidity on the predator avoidance behavior of juvenile Chinook Salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50: 241-246.
- Hernández-Miranda E, AT Palma & FP Ojeda. 2003.** Larval fish assemblages in nearshore coastal waters off central Chile: temporal and spatial patterns. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 56: 1-18.
- Hidalgo P, R Escribano, M Fuentes, E Jorquera & O Vergara. 2012.** How coastal upwelling influences spatial patterns of size-structured diversity of copepods off central-southern Chile (summer 2009). *Progress in Oceanography*, 95-92: 134-145.

**Hidalgo P, R Escribano, O Vergara, E Jorquera, K Donoso & P Mendoza. 2010.** Patterns of copepod diversity in the Chilean coastal upwelling system. *Deep Sea Research II*, 57(24-26): 2089-2097.

**Hoare DJ, GD Ruxton, J-GJ Godin & J Krause. 2000a.** The social organization of free-ranging fish shoals. *OIKOS*, 89: 546-554.

**Hoare DJ, J Krause, N Peuhkuri & J Godin. 2000b.** Body size and shoaling in fish. *Journal of Fish Biology* 57: 1351-1366.

**Jang M-C, K Shin, B Hyun, T Lee & K-H Choi. 2013.** Temperature-regulated egg production rate, and seasonal and interannual variations in *Paracalanus parvus*. *Journal of Plankton Research*, 35(5): 1035-1045.

**Kendall A.W, E.H Ahlstrom & H.G Moser. 1984.** Early Life History Stages of Fishes and Their Characters. *Ontogeny and Systematics of Fishes, based on An International Symposium Dedicated to the memory of Elbert Halvor Ahlstrom*, pp. 11-22. American Society of Ichthyologists and Herpetologists.

**Krause J, DJ Hoare, D Croft, J Lawrence, A Ward, GD Ruxton, J-GJ Godin & R James. 2000.** Fish shoal composition: mechanisms and constraints. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267(1456): 2011-2017.

**Lukoschek V & MI McCormick. 2001.** Ontogeny of diet changes in a tropical benthic carnivorous fish, *Parupeneus barberinus* (Mullidae): relationship between foraging behavior, habitat use, jaw size, and prey selection. *Marine Biology*, 138: 1099-1113.

- Mannign NF, JM Bossenbroek, CM Mayer, DB Bunnell, JT Tyson, LG Rudstam & JR Jackson. 2014.** Modeling turbidity type and intensity effects on the growth and starvation mortality of age-0 Yellow Perch. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 71(10)-1544-1553.
- Masuda R & K Tsukamoto. 1998.** The ontogeny of schooling behavior in the striped jack. *Journal of fish Biology* 52: 483-493.
- Masuda R, J Shoji, S Nakayama & M Tanaka. 2003.** Development of schooling behavior in Spanish mackerel *Scomberomorus niphonius* during early ontogeny. *Fisheries Science*, 69: 772-776.
- McCormick MI. 1998.** Ontogeny of diet by microcarnivorous fish *Cheilodactylus spectabilis*: relationship between feeding mechanics, microhabitat selection and growth. *Marine Biology*, 132: 9-20.
- McRobert S & J Bradner. 1998.** The influence of body colorations on shoaling preferences in fish. *Animal Behaviour* 56: 611-615.
- Miller N & R Gerlai. 2012.** From Schooling to Shoaling: Patterns of Collective Motion in Zebrafish (*Danio rerio*). *PLoS ONE* 7(11): e48865 <<doi:10.1371/journal.pone.0048865>>.
- Narváez D, E Poulin, G Leiva, E Hernández, JC Castilla & SA Navarrete. 2004.** Seasonal and spatial variation of nearshore hydrographic conditions in central Chile. *Continental Shelf Research* 24: 279-292.

**Neira F, A Miskiewicz & T Tnski. 1998.** Larvae of temperate Australian fishes, Laboratory guide for Larval Fish Identification. University of Western Australia Press, Nedlands, 474 pp.

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

**Palacios-Fuentes P, MF Landaeta, G Muñoz, G Plaza, FP Ojeda. 2012.** The effects of a parasitic copepod on the recent larval growth of a fish inhabiting rocky coasts. *Parasitology Research*, 111: 1661-1671.

**Partridge B & T Pitcher. 1980.** The sensory basis of fish school: relative roles of lateral line and vision. *Journal of Comparative Physiology* 135: 315-325

**Pavlov DS & AO Kasumyan. 2000.** Patterns and Mechanisms of Schooling Behavior in Fish: A Review. *Journal of Ichthyology*, 40: 163-231.

**Pearre SJ. 1986.** Ratio-based trophic niche breadths of fish. The Sheldon spectrum, and the size-efficiency hypothesis. *Marine Ecology – Progress Series*, 27: 299-314.

**Pereira P & R Oliveira. 1994.** A simple method using a single video camera to determine the three-dimensional position of a fish. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers* 26(4): 443-446.

**Pitcher T. 1983.** Heuristic definitions of fish shoaling behavior. *Animal Behaviour* doi: <<10.1016/s0003-3472(83)80087-6>>.

**Pizarro M. 1973.** Estudios de Ecología fitoplanctónica en la Bahía de Valparaíso, I. La temperatura superficial y la radiación solar. *Revista de Biología Marina*, 15(1): 77-105.

**Poulin E, AT Palma, G Leiva, D Narvaez, R Pacheco, SA Navarrete & JC Castilla. 2002.** Avoiding offshore transport of competent larvae during upwelling events: the case of the gasteropod *Concholepas concholepas* in Central Chile. *Limnology and Oceanography*, 47(4): 1248-1255.

**Pulgar J, E Poblete, M Álvarez, JP Morales, B Aranda, M Aldana & M Pulgar. 2013.** Can upwelling signals be detected in intertidal fishes of different trophic levels. *Journal of Fish Biology*, 83: 1407-1415.

**Rebolledo M, MF Landaeta & G Muñoz. 2014.** Efecto del endoparásito *Prosorhynchoides* sp. (Tremadota: Bucephalidae) en la capacidad de nado sostenido del baunco *Girella laevifrons* (Osteichthyes: Kyphosidae). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 49(3): 625-630.

**Reyes E & H Romero. 1977.** Climatología e interacción océano-átmosfera en la bahía de Valparaíso. *Revista de Biología Marina, Departamento de Oceanografía Universidad de Chile* 16 (2): 125-159.

**Rodríguez J. 2012.** Caracterización de los peces criptobentónicos arrecifales del Parque Nacional San Esteban, Venezuela. *Interciencia* 37(2): 93-98

**Santana-Garcon J, JM Leis, SJ Newman & ES Harvey. 2014.** Presettlement schoolig behaviour of a priacanthid the Purplespotted Bigeye *Priacanthus tayenus* (Priacanthidae: Teleostei). *Environmental Biology of Fishes*, 97: 277-283.

**Sievers H & S Vega. 2000.** Respuesta físico-química de la bahía de Valparaíso a la surgencia generada en punta Curaumilla y al fenómeno El Niño. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 35 (2): 153-168.

**Silva N & A Valdenegro. 2003.** Evolución de un evento de surgencia frente a punta Curaumilla, Valparaíso. *Investigaciones Marinas* 31 (2): 73-89.

**Sun J & Liu D. 2003.** Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 25(11): 1331-1346.

**Tapia FJ, JL Largier, M Castillo, EA Wieters, SA Navarrete. 2014.** Latitudinal Discontinuity in Thermal Conditions along the Nearshore of Central-Northern Chile. *PLoS ONE* 9(10): e110841. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0110841>.

**Ward AJW, S Axford, J Krause. 2002.** Mixed-species shoaling in fish: the sensory mechanisms and costs shoal choice. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52: 182-187.

**Watson DL. 2005.** A review of techniques used for assessing changes in fish assemblages. Unpublished PhD thesis. School of Plant Biology, University of Western Australia.

**Williams J & V Springer. 2001.** Review of the South American-Antarctic Triplefin Fish Genus *Helcogrammoides* (Perciformes: Tripterygiidae). *Revista de Biología Tropical* 1: 117-123.

**Williams J. 2014.** *Helcogrammoides chilensis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2014: e.T179089A1568404. <<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-3.RLTS.T179089A1568404.en>>