UNIVERSIDAD DE VALPARAÍSO

FACULTAD DE CIENCIAS DEL MAR Y DE RECURSOS NATURALES

CARRERA DE BIOLOGÍA MARINA

Influencia de la variabilidad ambiental costera sobre la historia de vida temprana del tramboyo *Auchenionchus crinitus* (Jenyns 1842) frente a Chile Central, utilizando microestructura de los otolitos

TESIS PARA OPTAR AL TÍTULO DE BIOLOGO MARINO

Bastián Alfredo Fernández General

2018

Bastián Alfredo Fernández General

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. Guido Plaza Pastén

Miembro de la comisión

Pontificia Universidad Católica de Valparaíso

2018

TABLA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS……... 5
ÍNDICE DE TABLAS……. 7
ÍNDICE DE FIGURAS……..... 8
RESUMEN……..... 10
1. INTRODUCCIÓN……... 12
2. OBJETIVOS…… 18
2.1 Objetivo General……..... 18
2.2 Objetivos Específicos……. 18
3. HIPÓTESIS……. 19
4. MATERIALES Y MÉTODOS…… 20
4.1 Área de estudio……... 20
4.2 Trabajo en terreno…….. 21
4.3 Variables ambientales…… 22
4.4 Trabajo en laboratorio…… 23
4.5 Análisis de datos…… 27
4.5.1 Abundancia……. 27
4.5.2 Estructura de tamaño……... 27
4.5.3 Lectura de otolitos……... 28
4.5.4 Morfometría de los otolitos……. 29
4.5.5 Tasas de crecimiento larval……. 29
4.5.6 Tasas instantáneas de mortalidad…… 30
4.5.7 Tasa de crecimiento individual…… 31
4.5.8 Interacción física y biológica……... 31
4.5.9 Retrocálculo de fechas de eclosión…….. 32
5. RESULTADOS……... 33
5.1 Abundancia…… 33
5.2 Estructura de tamaño…….. 35
5.3 Morfometría de los otolitos…… 37

5.4 Edad y crecimiento……. 42
5.5 Mortalidad…….. 44
5.6 Retrocálculo de fechas de eclosión……. 46
5.7 Variables ambientales de la zona costera de El Quisco……... 48
5.8 Interacción física y biológica…….. 50
6. DISCUSIÓN…… 56
6.1 Tasa de crecimiento y mortalidad larval……. 57
6.2 Periodo de eclosión…… 61
6.3 Interacción física y biológica…….. 62
7. CONCLUSIONES……... 67
8. LITERATURA CITADA…… 68

AGRADECIMIENTO

En primer lugar, quiero agradecer a cada miembro de la comisión por haberme ayudado a realizar y finalizar esta tesis. Al profesor Manuel Castillo, por haberme instruido en el área de la programación y recibirme en su laboratorio cada vez que surgieron dudas. A Guido Plaza por haber contribuido en la corrección de este trabajo y siempre estar dispuesto a prestar los equipos de su laboratorio. Por último y en especial, a Mauricio Landaeta, por haberme recibido en su laboratorio, por depositar su confianza para realizar mi tesis en el LABITI, y por fortalecer y reforzar mi gusto en el área de la ictiología.

Agradecer a mi familia, mis hermanos (Soledad y Matías) y en especial a mis padres (Sandra y Víctor) por el apoyo y amor, no solo en el ámbito académico, sino que en lo emocional y económico también. Además, agradecer por haber aguantado mi desordenes cada vez que estudiaba o avanzaba en la tesis.

A mis amigos de la universidad, Mirna, Nico, Pilar y Anto, que fueron importantes en el desarrollo de mi vida académica y personal. Estuvimos gran parte del proceso juntos, haciendo trabajos, formando el gran centro de estudiantes que fuimos, yendo a las marchas y movilizaciones, y apoyándonos siempre en todo momento.

A los miembros del LABITI, agradecer por el apoyo en el laboratorio, en los muestreos y por los consejos y opiniones en el avance de este trabajo. A Gissella Castillo por haberme enseñado la metodología asociada a los otolitos.

Y, por último, estoy eternamente agradecido de mi amada Tía Sole, que siempre estuvo preocupada por mi desarrollo y siempre dándome fuerza para el término de este proceso.

Estés donde estés, sé que me seguirás mandando cariño y fortaleza para seguir progresando en todo ámbito de mi desarrollo.

ÍNDICE DE TABLA

Tabla

1 Rango de fechas correspondiente a cada periodo estacional…… **21**

2 Número total de larvas recolectadas por período y la fecha correspondiente…… **24**

3 Numero de larvas total utilizadas por periodo estacional…… **27**

4 Cantidad de otolitos extraídos, medidos y leídos por periodo……..... **28**

5 Resumen de los parámetros de regresiones lineales del tamaño de los otolitos en radio, perímetro y logaritmo natural del área, en función de la longitud corporal (LC) de las larvas de *Auchenionchus crinitus* para periodo frío……..... **39**

6 Resumen de los parámetros de regresiones lineales del tamaño de los otolitos en radio, perímetro y logaritmo natural del área, en función de la longitud corporal (LC) de las larvas de *Auchenionchus crinitus* para periodo cálido……..... **40**

7 Modelos de regresiones lineales de la longitud larval versus el número de microincrementos para cada periodo……... **42**

8 Datos promedio, mínima y máxima de temperatura de cada profundidad…… **48**

9 Resumen de parámetros de modelos lineales generalizados entre tasas de crecimiento individual y variables ambientales para larvas <15 días……...…… **52**

10 Resumen de parámetros de modelos lineales generalizados entre tasas de crecimiento individual y variables ambientales para larvas >15 días……...…… **53**

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura

1 Mapa de la Bahía El Quisco, Chile central……..... 22

2 Larvas de *A. crinitus*, se observa los melanóforos ubicados en zona ventral y anal……..... 23

3 Larvas de *A. crinitus*……..... 25

4 Otolito sagitta de *Auchenionchus crinitus* diarios……..... 26

5 Variabilidad de la abundancia (ind $100m^{-3}$) por fechas de muestreo……... 34

6 Variabilidad de la abundancia larval (ind $100m^{-3}$) en ambos periodos estacionales…….. 35

7 Estructura de tamaño de periodos estacionales……..... 36

8 Variabilidad en la estructura de tamaño entre ambos periodos estacionales… 37

9 Morfología de distintos tamaños otolitos de *A. crinitus*. ……..…… 38

10 Relación entre las medidas morfométricas y la longitud corporal de las larvas……... 41

11 Modelo lineal de crecimiento de *Aucheniounchus crinitus* entre periodos……... 43

12 Modelo lineal de test de igualdad de medias ajustadas y homogeneidad de pendientes……..... 44

13 Modelo exponencial negativo de mortalidad instantánea para ambos periodos……... 45

14 Modelo lineal de test de igualdad de medias ajustadas y homogeneidad de pendientes...…...……..... 45

15 Frecuencia de eclosión por fechas de *Auchenionchus crinitus*…… 47

16 Frecuencias de eclosión en el ciclo lunar……..... 47

17 Condiciones hidrográficas y meteorológicas para el período total de muestreo 2015-2016 en bahía El Quisco…… 49

18 Magnitud y dirección del viento a escala diaria y mensual. Flechas indican la dirección del viento…… 50

19 Regresión lineal entre las tasas de crecimiento individual (TCI) y la edad… 51

20 Regresiones lineales entre la tasa de crecimiento individual y las variables ambientales para larvas <15 días…… 54

21 Regresiones lineales entre la tasa de crecimiento individual y las variables ambientales para larvas >15 días…… 55

RESUMEN

Los ambientes costeros son un hábitat importante para el desarrollo de una gran variedad de especies. La alta disponibilidad de alimento y sus patrones de circulación que permiten la retención en áreas de crianza, proporcionan condiciones favorables para la sincronización de eventos reproductivos, en especial los peces criptobentónicos. La alta variabilidad de los factores oceanográficos y meteorológicos los hace hábitats bastantes dinámicos, siendo determinantes para distintos rasgos de historia de vida temprana de los peces. Factores ambientales como el ciclo lunar, la temperatura del agua y el esfuerzo del viento, pueden influir en el crecimiento y mortalidad larval. El objetivo de este trabajo es determinar la influencia de la variabilidad ambiental costera sobre la historia de vida temprana del tramboyo *Auchenionchus crinitus* frente a Chile central durante primavera-verano de 2015-2016, utilizando microestructura de los otolitos.

Los muestreos se realizaron en la bahía El Quisco (33°24'S - 71°42° W), Región de Valparaíso, Chile central. Se realizaron 16 muestreos nocturnos y semanales entre septiembre del 2015 y febrero del 2016, con una red bongo. De los 16 muestreos, se dividieron entre periodo frío (primavera) y periodo cálido (verano). Con la microestructura de los otolitos de las larvas capturadas, se estimaron y compararon las tasas de crecimiento larval y las tasas de mortalidad instantánea entre ambos periodos. Se les calculó la tasa de crecimiento individual (TCI) y se determinó la influencia del esfuerzo del viento y la temperatura del agua sobre esta. Por último, se evaluó la existencia de algún patrón de eclosión asociado al ciclo lunar.

La tasa de crecimiento larval de *A. crinitus* resultó de 0,20 mm día^{-1} en el periodo frío y de 0,19 mm día^{-1} para el periodo cálido. No se encontraron diferencias significativas en las

tasas de crecimiento larval, pero si se encontraron en las tasas de mortalidad instantánea, siendo en el periodo cálido (8% pérdida diaria) más altas que el periodo frío (5% perdida diaria). Se encontró una respuesta distinta entre las larvas pequeñas (<15 días) y las larvas grandes (≥ 15 días). En las pequeñas, los vientos más intensos en la componente zonal (brisa marina) influyen positivamente, y la temperatura del agua y su variabilidad influyen negativamente sobre el TCI. En las larvas grandes, vientos menos intensos en la componente zonal y meridional influyen positivamente sobre el TCI. Finalmente, no se encontró un patrón de eclosión asociado a las fases lunares.

La brisa marina actuó como la variable más importante en las larvas menores a 15 días, el cual, podría estar actuando como un mecanismo de retención de larvas y de su alimento (microzooplancton), favoreciendo las tasas de crecimiento larval de *A. crinitus*. Este mismo viento causa una disminución de la temperatura, ocasionando el aumento en el crecimiento. En las larvas mayores a 15 días, vientos menos intensos en la componente zonal y meridional pueden generar estratificación de la columna de agua, permitiendo la agregación de organismos y larvas de peces, entregando mayores posibilidades de alimentación, favoreciendo las tasas de crecimiento, más aún considerando la triada de Bakun (1996).

INTRODUCCIÓN

La multiplicidad de factores ambientales existentes puede determinar la estructura espacio-temporal de las poblaciones de peces. Muchos de estos factores pueden influir significativamente en eventos importante dentro de la historia de vida del pez como el desove y el reclutamiento (Kingsford & Fin 1997), y en procesos biológicos como el crecimiento y la sobrevivencia de los individuos (Smith & Shima 2011). Esta variabilidad ambiental se puede observar principalmente en ambientes altamente dinámicos como son las zonas costeras.

Los ambientes costeros son un hábitat importante para el desarrollo de una gran variedad de especies. Su alta disponibilidad de alimento y sus patrones de circulación que permiten la retención en áreas de crianza, proporcionan condiciones favorables para la sincronización de eventos reproductivos por parte de los peces. (Hernández-Miranda *et al*. 2003, Contreras *et al*. 2013, Palacios-Fuentes *et al.* 2014, Pattrick & Strydom 2014). Los hábitats costeros son altamente dinámicos, donde las variables oceanográficas y meteorológicas como temperatura, viento, remolinos de mesoescala, afloramiento y estratificación de la columna de agua, pueden ser determinantes tanto para la abundancia y composición (Hernández-Miranda *et al*. 2003, Pattrick & Strydom 2014, Diaz-Astudillo *et al*. 2017), como para el crecimiento y mortalidad de larvas de peces (Bergenius *et al*. 2005, Sponaugle *et al*. 2006, Kaemingk *et al*. 2014). Estas variables presentan patrones estacionales, en la zona costera de Chile central se observa el periodo estacional marcado. Esta zona se caracteriza por fuertes eventos de surgencia estacionales, con eventos intensivos durante primavera-verano (Escribano & Schneider 2007), generados por vientos intensos provenientes del sur y suroeste (Avaria *et al*. 1989, Hernández-Miranda *et al.* 2003). En invierno, los vientos son altamente

variables, pero poco favorables para los eventos de surgencia, observándose bajos niveles de clorofila a (Morales *et al*. 2007). La temperatura presenta un patrón similar, con una estación fría larga (de mayo a noviembre), con mínimas en el invierno, y una estación cálida corta (de enero a marzo) (Narváez *et al*. 2004, Tapia *et al*. 2014).

Todas estas variaciones en las condiciones oceanográficas pueden influir directa o indirectamente dentro de la historia de vida temprana de los peces (McCormick & B Molony 1995, Bergenius *et al*. 2005). Las respuestas fisiológicas a estas variaciones pueden generan cambios de distintas magnitudes en la biología de los organismos dependiendo de la capacidad de respuesta de cada uno de ellos. Organismos con cualidades adaptativas tienen la capacidad de poder modificar o diversificar distintos rasgos para rendir de mejor manera a cambios ambientales (Miner *et al*. 2005, Karjalainen *et al*. 2016). Un proceso biológico, que puede ser influido por los cambios ambientales, el cual es crítico para la supervivencia y asentamiento, es el crecimiento (Houde 1989, Meekan *et al*. 2003, McLeod *et al*. 2015). Este factor puede regular la vida planctónica de los organismos, influyendo en el asentamiento, reclutamiento e incluso en la mortalidad (Kingsford & Fin 1997, Smith & Shima 2011). En ese sentido, una larva que crece más rápido alcanzaría los tamaños y forma adecuados para entrar a la etapa de juvenil antes que un organismo que crece más lento, por lo que estaría menos propenso a la depredación (hipótesis crecimiento-mortalidad) (Anderson 1988). Dentro de los factores ambientales importante que influyen en el crecimiento, están el ciclo lunar, mediante las mareas, la temperatura del agua y el esfuerzo del viento (Bergenius *et al*. 2005, Hernández-León 2008, McLeod *et al*. 2015).

El ciclo lunar, puede ser un fenómeno importante para el periodo reproductivo, eclosión larval y asentamiento de los peces. Muchas especies de peces de arrecife tienen los patrones

de reclutamiento y de desove asociados a estas fases (Contreras *et al*. 2013, Palacios-Fuentes *et al*. 2014), en especial a los regímenes mareales y luminosidad de la luna (Robertson *et al*. 1990, Hernández-León 2008). En el caso de las mareas, pueden ser determinantes para la dispersión de larvas. Por ejemplo, mareas de sicigias pueden generar un incremento en la dispersión, debido al aumento de la amplitud mareal, a diferencia de las mareas de cuadraturas donde la amplitud mareal es menor, por lo que la dispersión es más baja. Todo esto puede permitir que las larvas alcancen un hábitat adecuado para su asentamiento (Robertson *et al*. 1990, Kingsford & Fin 1997, Takemura *et al*. 2010). Por otro lado, la intensidad en la luminosidad de la luna permitiría mayor presencia de zooplancton para que las larvas de peces puedan alimentarse, traduciéndose en un aumento en el crecimiento larval (Hernández-León 2008). Los vientos a escala local también pueden influir en el crecimiento, ya que el estrés superficial tiene la capacidad de inducir corrientes que dispersan y generan movimiento de partículas de alimento, habiendo mayor disponibilidad de presas, lo cual podría ocasionar un mayor crecimiento en las larvas (Hunt Jr. *et al*. 2002, Bergenius *et al*. 2005). Además, estudios han planteado que el viento puede influir por medio de la dispersión, a través de la generación de turbulencia, la cual aumentaría el encuentro entre las larvas y depredadores, significando el incremento de las tasas de crecimiento y de supervivencia (Bergenius *et al*. 2005). La temperatura del agua es una propiedad determinante, se ha encontrado que influye sobre las tasas de crecimiento, el tamaño larval, la duración pelágica larval, desarrollo y supervivencia (Clady 1976, Blaxter 1992, Green & Fisher 2004, Bergenius *et al*. 2005). Asociado con el crecimiento, buena parte de los estudios han encontrado que la temperatura genera un aumento en las tasas de crecimiento, debido a la aceleración del metabolismo, acortando la duración de los estadios tempranos (Blaxter 1992, McCormick & Molony 1995, Sponaugle *et al*. 2006, Azocar *et al*. 2014).

Un grupo de peces importantes en la estructura comunitaria de los arrecifes, son los peces criptobentónicos. Se caracterizan por permanecer en constante relación con el bentos y se basan en la cripsis como medio para escapar de la depredación (Rodríguez-Quintal 2009, Russell 2013). Gran parte de ellos presentan un ciclo de vida bipartito, que consta de una etapa larvaria que se desarrolla en el plancton y una fase adulta asociada al ambiente bentónico. La fase larvaria, es la etapa más compleja del ciclo de vida de los peces, debido a su alta tasa de mortalidad, ya que habitan en un ambiente dinámico y heterogéneo como la columna de agua (Vigliola & Meekan 2002). En esta última, las larvas permanecen un cierto tiempo hasta alcanzar un estado competente para poder asentarse. Ese tiempo se denomina duración pelágica larval (DPL). Este intervalo de tiempo puede variar entre especies dependiendo de la disponibilidad de hábitat apto para un asentamiento apropiado (Kohn & Clements 2011, Mansur *et al.* 2014). La duración pelágica larval está asociada directamente con el crecimiento del organismo, un crecimiento acelerado permitiría a las larvas reducir su permanencia en el plancton e incrementar su supervivencia (Vigliola & Meekan 2002, Smith & Shima 2011). Un método para determinar la duración pelágica larval y el crecimiento es mediante la microestructura de los otolitos.

Los otolitos son estructuras calcáreas que se encuentran en el oído interno dentro de dos cavidades adyacentes al neurocraneo llamados cápsulas óticas. Están formados de carbonato de calcio en forma de aragonita y de fosfato de calcio en forma de calcita y/o apatita. Los peces presentan 3 pares otolitos, que corresponden al sagitta, lapillus y asteriscus, que se localizan, cada uno, dentro del sáculo, del utrículo y en la lagena, respectivamente (Leta & Keim 1982). En los otolitos, se forma un núcleo al inicio donde se van depositando capas de proteínas y aragonita, creando bandas concéntricas a medida que el pez va creciendo. Están

caracterizadas por una zona opaca que es más delgada y una translúcida que es más gruesa (Leta & Keim 1982). La depositación de los micro-incrementos en los otolitos está asociado a un ritmo circadiano, proceso que está asociado a variaciones ambientales o factores de estrés que presente el organismo (Leta & Keim 1982, Morales-Nin 1991). La lectura de estas bandas o microincrementos se utilizan comúnmente como una herramienta importante de estudio, ya que genera información para la determinación de la edad, patrones de eclosión, tasas de crecimiento, mortalidad, entre otras cosas (Morales-Nin 1991).

Dentro de los peces criptobentonicos frecuentes a lo largo de arrecifes rocosos de Chile, se encuentran los peces de la familia Labrisomidae. Conocidos comúnmente como tramboyos, chalacos o tomollos, son peces alargados y comprimidos que puede llegar a medir 20 cm de longitud corporal. Presentan colores crípticos con tonalidades de marrón principalmente, que les permite ser animales poco visibles (Moser 1996, Muñoz & Castro 2012). Presentan una aleta dorsal continua, formada principalmente por espinas, y sus aletas pélvicas formada por una espina y tres radios. Su aleta caudal se caracteriza por ser redondeada. Su reproducción y desarrollo se basa en la producción de huevos demersales depositados en refugios con cuidado parental por parte del macho. Las larvas eclosionan con 3 a 4 mm de longitud corporal, con ojos pigmentados, saco vitelino pequeño y boca abierta. Además, se caracterizan por la presencia de pigmentos en la zona ventral y en la superficie dorsal de la cabeza (Moser 1996, Zaniolo *et al*. 2004). En la zona central de Chile habitan cinco especies pertenecientes a esta familia: *Auchenionchus variolosus* (Valenciennes, 1836), *A. microcirrhis* (Valenciennes, 1836), *Calliclinus geniguttatus* (Valenciennes, 1836), *Calliclinus nudibentris* (Cervigón & Pequeño 1979) y *A. crinitus* (Jenyns 1842), siendo este último la especie modelo.

Auchenionchus crinitus, comúnmente llamado tramboyo o chalaco, se distribuye desde el sur de Perú hasta Chile central (Muñoz & Castro 2012). Presentan una duración pelágica larval entre 65 a 83 días de edad (Mansur *et al*. 2014). *Son* peces carnívoros que se alimentan principalmente de crustáceos decápodos, isópodos y anfípodos. Se diferencia de los otros labrisómidos por la presencia de 20 a 45 cirros nucales y orbitales, y por el número de dientes palatinos (Sáez & Pequeño 2009).

Actualmente, existe una escasa información sobre los peces costeros que habitan en la zona central de Chile, y esta brecha en el conocimiento es aún mayor en los estados tempranos. Por lo cual, es necesario contribuir en la determinación de la influencia de los factores ambientales en las distintas etapas de vida y cómo afectan en los procesos biológicos como el crecimiento y la eclosión. Se establecerá, mediante análisis de la micro-estructura de otolitos de larvas de *Auchenionchus crinitus*, si los procesos biológicos están relacionados e influidos con la variabilidad meteorológica y oceanográfica de la zona costera.

OBJETIVOS

Objetivo General

Determinar la influencia de la variabilidad ambiental costera sobre la historia de vida temprana del tramboyo *Auchenionchus crinitus* frente a Chile central durante primavera-verano de 2015-2016, utilizando microestructura de los otolitos.

Objetivos Específicos

Cuantificar las tasas de crecimiento de las larvas de *A. crinitus*, utilizando análisis de la microestructura de otolitos sagitta, y determinar su variación con respecto a un periodo frio (primavera) y cálido (verano).

Cuantificar y comparar las tasas de mortalidad instantánea entre periodos frío y cálido de muestreo.

Determinar los periodos de eclosión mediante retrocálculo de la edad y evaluar posibles patrones con respecto al ciclo lunar.

Evaluar la influencia de las condiciones hidrográficas (temperatura y su variabilidad) y meteorológicas (intensidad del viento y su variabilidad) sobre el crecimiento larval individual de *Auchenionchus crinitus* durante su historia de vida.

HIPÓTESIS

Las condiciones ambientales de las zonas costeras son altamente variables, particularmente los cambios de temperatura, y variación en intensidad y dirección del viento que ocurren a escala estacional y diaria, pueden influir significativamente en el crecimiento y mortalidad larval. Esta variabilidad ambiental generará diferencias en la historia de vida temprana de *Auchenionchus crinitus*, tanto a nivel poblacional como individual.

Predicciones

- A nivel poblacional, las tasas de crecimiento larval de *A. crinitus* serán más altas en el periodo cálido (verano), con respecto al periodo frío (primavera), pero las tasas de mortalidad instantánea de *A. crinitus* serán más altas en periodo frío que en periodo cálido.
- *Auchenionchus crinitus* presentará un patrón de eclosión no uniforme dentro del ciclo lunar.
- A escala individual, el crecimiento larval de *Auchenionchus crinitus* será mayor con un aumento del esfuerzo del viento.

MATERIALES Y MÉTODOS

- **Área de estudio**

La Bahía El Quisco (33°24'S - 71°42° W) (Figura 1) se encuentra ubicado en la Región de Valparaíso, Chile central. Esta última presenta una orientación noreste, con una plataforma continental estrecha y con un quiebre a las 10 millas náuticas. Se caracteriza por ser una zona de régimen templado, con dos periodos estacionales marcados, el invernal (mayo a septiembre) y el estival (noviembre a marzo) (Avaria *et al*. 1989).

Esta zona se ubica entre dos zonas importantes de afloramiento de aguas frías y de alta concentración de nutrientes, Punta Curaumilla al Norte y Punta Toro hacia el sur (Narváez *et al*. 2004). El régimen de viento se caracteriza por una variación estacional, con predominancia del viento sur y sur-oeste, los cuales se intensifican en primavera e inicios de verano. El transporte de Ekman y la conservación de masa asociado fuerzan el ascenso de las aguas ecuatoriales subsuperficiales (proceso de surgencia costera), mezclando la columna de agua y fertilizando el área costera (Narváez *et al*. 2004, Díaz-Astudillo *et al*. 2017). En verano, se produce un debilitamiento de estos vientos, estratificando la columna de agua (Avaria *et al*. 1989, Hernández-Miranda *et al.* 2003). La temperatura también presenta un ciclo estacional, con una estación fría larga (de mayo a noviembre), con mínimas en el invierno, y una estación cálida corta (de enero a marzo) (Tapia *et al*. 2014, Díaz-Astudillo *et al*. 2017).

- **Trabajo en terreno**

Las larvas de *Auchenionchus crinitus* fueron recolectadas en el marco del proyecto FONDECYT 1150296.

En la zona de estudio se realizaron 16 muestreos nocturnos y semanales entre septiembre del 2015 y febrero del 2016, conforme al ciclo lunar. De los 16 muestreos, se dividieron entre periodo frío y periodo cálido, el primero constó desde el 28 de septiembre del 2015 hasta el 3 de diciembre del 2015 (primavera), y el segundo, desde el 10 de diciembre del 2015 hasta el 8 de febrero del 2016 (verano) (Tabla 1), según Díaz-Astudillo *et al*. (2017). La recolección de larvas se realizó a 500 m de la costa, mediante 3 lances oblicuos con una red Bongo, de 60 cm de diámetro y 300 um de apertura de malla, entre superficie y 20 m de profundidad durante 15 min, en una zona somera, con un máximo de 35 m de profundidad aproximadamente. Para la estimación del volumen de agua filtrada se utilizó un flujometro TSK equipado en la misma red. A las muestras obtenidas desde los copos se les aplicó una sobredosis de benzocaína (BZ-20) para un sacrificio bioético y luego se fijaron en formalina al 5% tamponeada en borato de sodio, todo dentro de la misma embarcación. Finalmente, y en menos de 24 h, las muestras fueron traspasadas a etanol al 96%.

Tabla 1. Rango de fechas correspondiente a cada periodo estacional.

Periodo	Fecha
Periodo frío	28/09/15 - 03/12/15
Periodo cálido	10/12/15 – 08/02/16

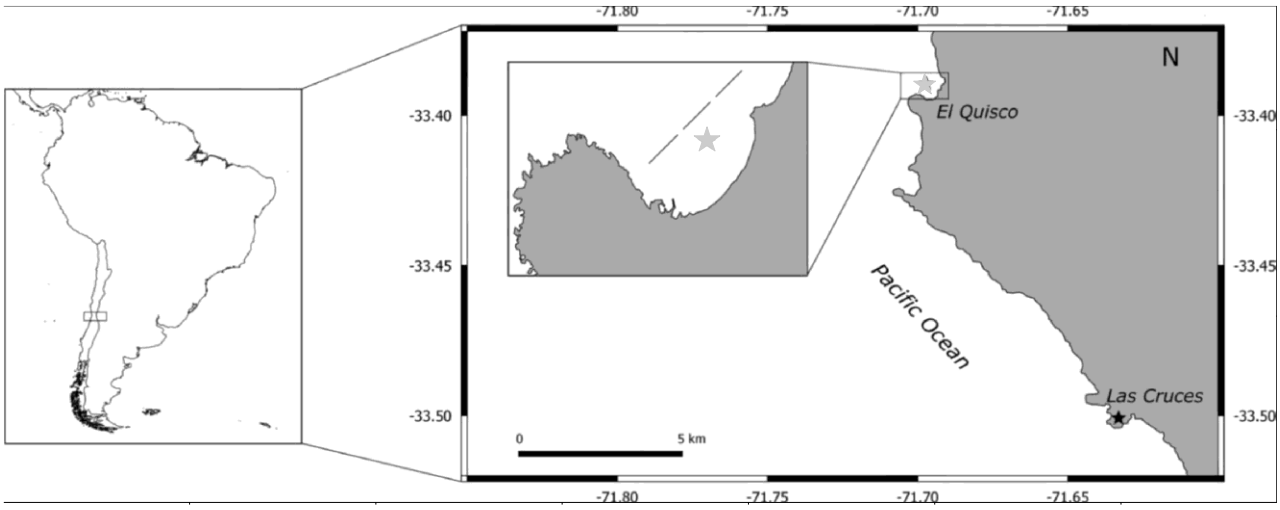

Figura 1. Mapa de la Bahía El Quisco, Chile central. La estrella gris corresponde a la zona de muestreo, tres líneas corresponden a arrastres. Estrella negra corresponde a la zona de ubicación de la estación meteorológica (Díaz-Astudillo *et al*. 2017).

- **Variables ambientales**

Para obtener un registro continuo de la temperatura y el nivel del mar, se instaló un sistema anclado, ubicado dentro de la misma bahía El Quisco. Este constó de termistores HOBO © water Temp modelo ProV2, situados a 5, 10 y 15 m de profundidad, y de un sensor de presión HOBO U20 ubicado a 20 m de profundidad. En el caso del viento, este fue obtenido desde una estación meteorológica HOBO modelo U30, ubicado en Las Cruces, que registró el vector a un intervalo de 10 min (Figura 1).

- **Trabajo en laboratorio**

Las muestras obtenidas se analizaron en el Laboratorio de Ictioplancton de la Facultad de Ciencias del Mar y de Recursos Naturales de la Universidad de Valparaíso. Se separó e identificó el ictioplancton utilizando una lupa estereomicroscópica Zeiss Stemi DV4. La especie en estudio se identificó en base a los melanóforos característicos ubicados en la zona ventral media y en la zona anal, según Landaeta (com. pers) (Figura 2).

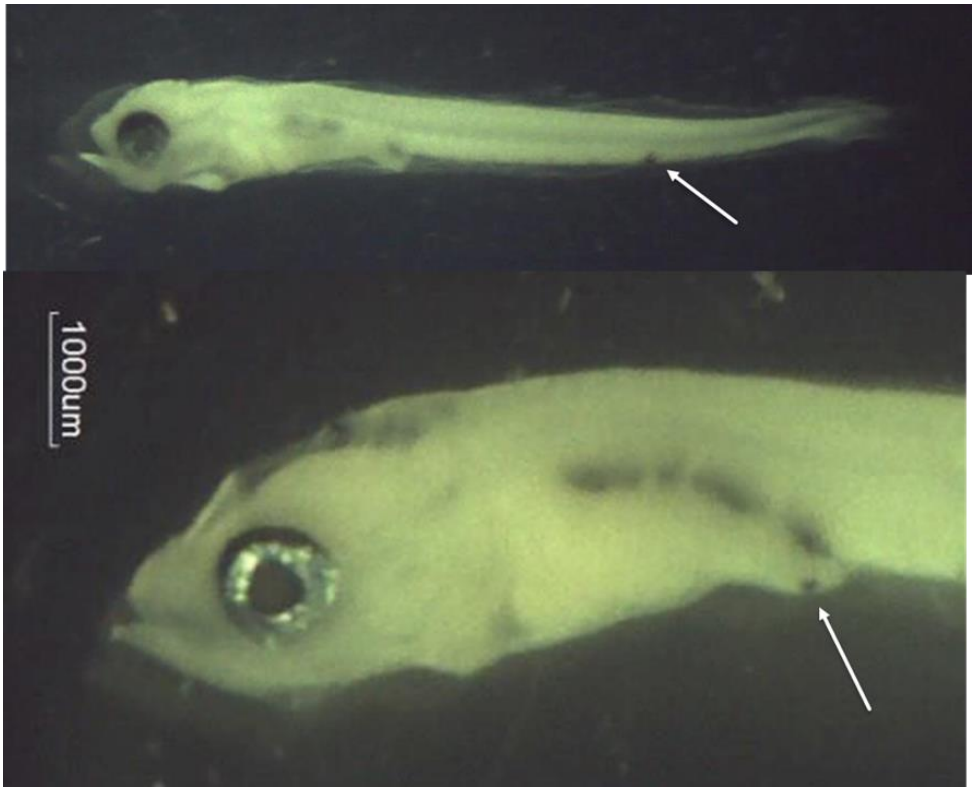

Figura 2. Larvas de *A. crinitus*, se observa los melanóforos ubicados en zona ventral y anal.

Tabla 2. Número total de larvas recolectadas por período y la fecha correspondiente.

Período	Fecha	Cantidad de larvas (n)
Periodo frío	28/09/15-03/12/15	882
Periodo cálido	10/12/15-08/02/16	286

Las larvas de *Auchenionchus crinitus* se observaron y fotografiaron con una lupa estereomicroscópica Olympus SZ-61 conectada a una cámara Moticam 2500 de 5.0 Mpx. Se les midió su longitud notocordal (desde la punta de la premaxila a la punta del notocordio), en caso de larvas en estado de preflexión, o su longitud estándar (punta de la premaxila hasta la base de los huesos hipurales), en caso de larvas en flexión y postflexión (Figura 3). Se utilizó el programa Motic Images Plus 2.0 para la medición.

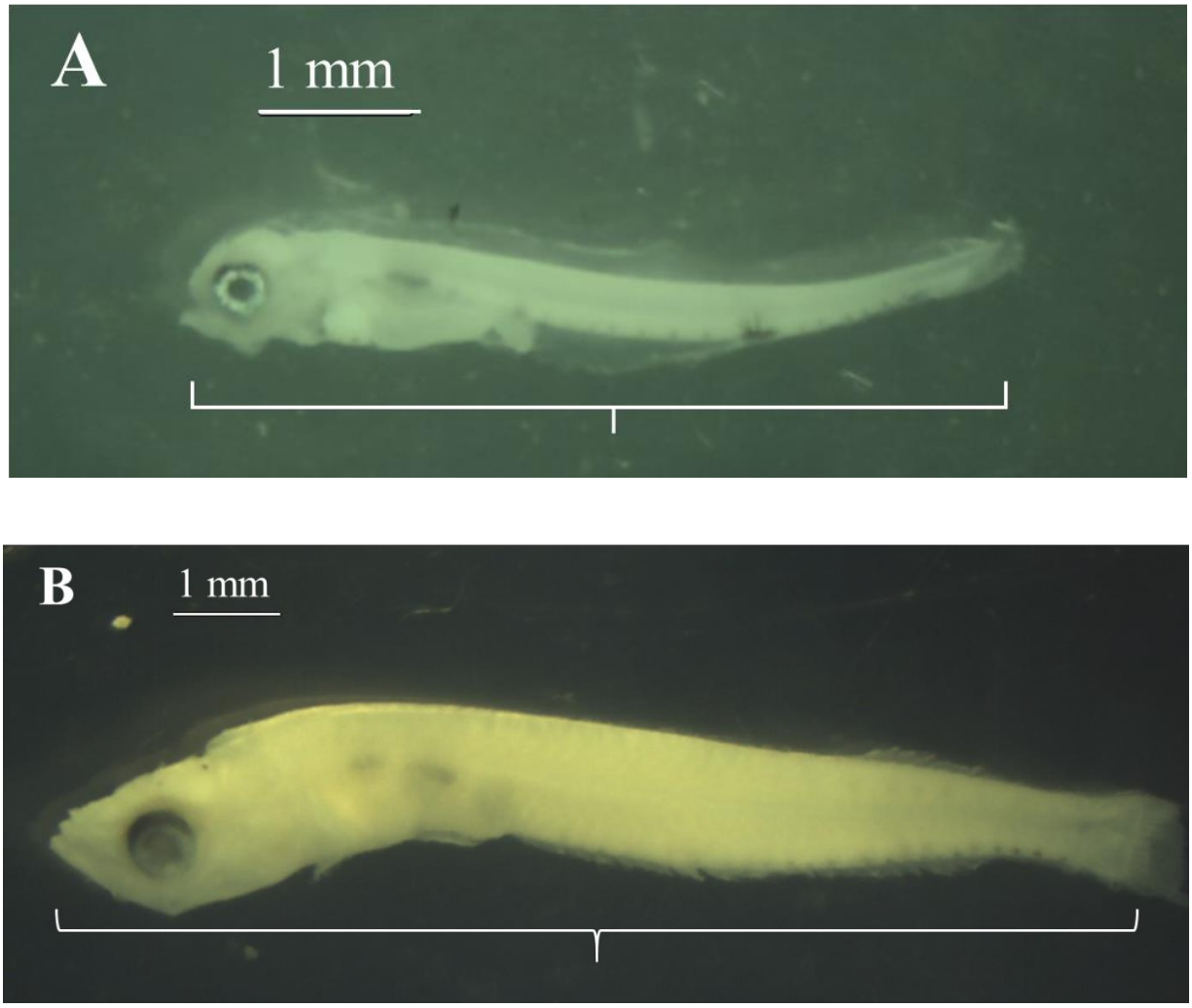

Figura 3. Larvas de *A. crinitus*. A: larva en preflexión con longitud notocordal. B: larva en postflexión con longitud estándar.

Posteriormente, se le extrajo los otolitos a un set de larvas de cada periodo (Tabla 3), según el procedimiento de Rodríguez-Valentino *et al*. (2015). Cada una de ellas se colocó individualmente en un portaobjeto ubicado sobre un filtro de luz polarizada en una lupa estereomicroscópica Olympus SZ-61, para distinguir los otolitos. Con ayuda de agujas de disección se procedió a extraer los otolitos sagittae, tanto izquierdo como derecho, para finalmente fijarlos con resina epóxica en el mismo portaobjeto. Los otolitos fijados se

observaron y fotografiaron bajo un microscopio Motic BA310 conectado a una cámara Moticam 2500 de 5 MPx. Se les midió el perímetro, el área y el radio por triplicado, utilizando el programa Motic Images Plus 2.0. Se contaron los microincrementos diarios de cada otolito desde la marca de eclosión, validados anteriormente por Mansur *et al.* (2013) (Figura 4). Por último, se les midió la distancia desde el núcleo hasta la marca de eclosión.

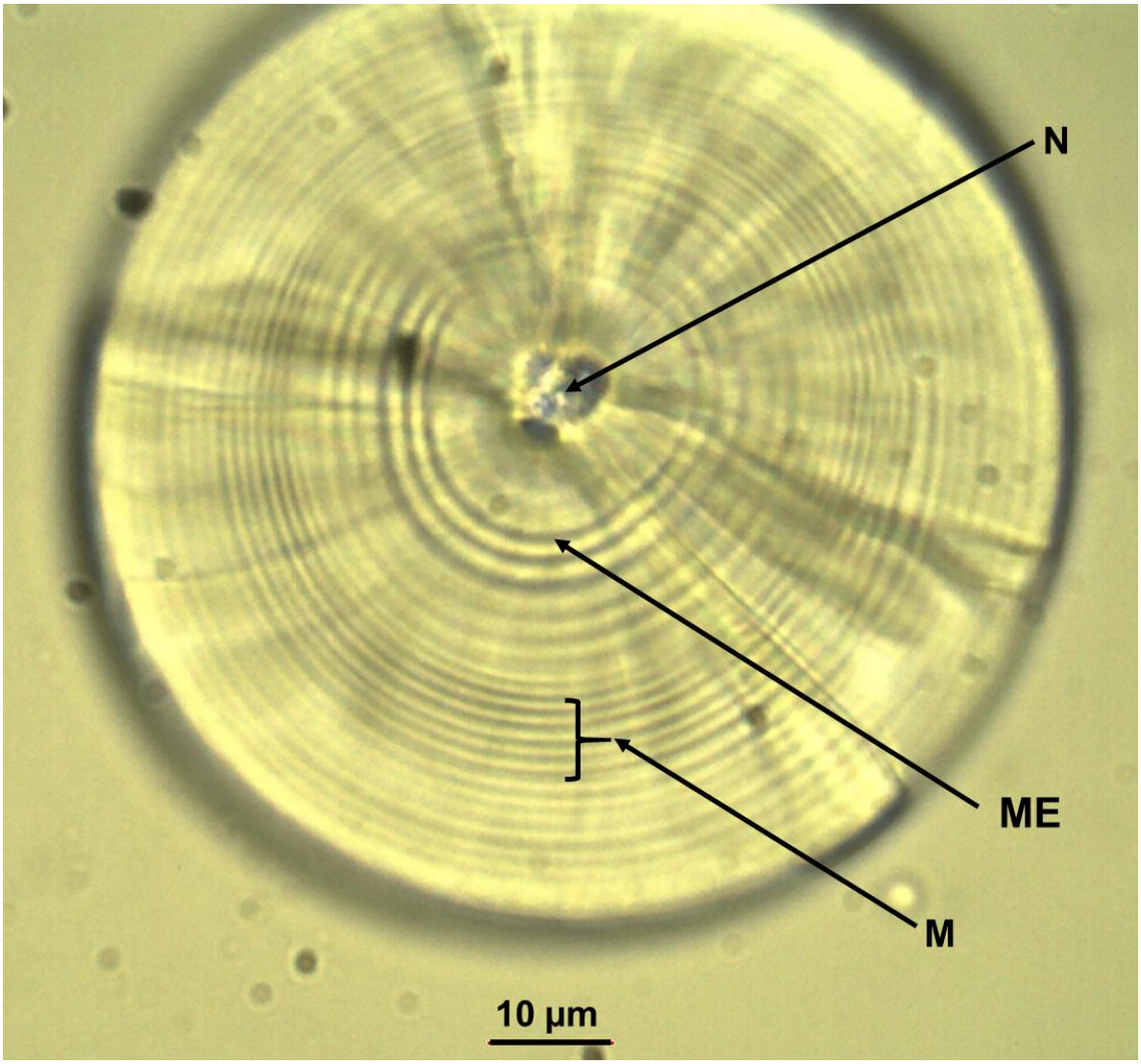

Figura 4. Otolito sagitta de *Auchenionchus crinitus*. N: núcleo, ME: marca de eclosión, M: microincrementos diarios.

Tabla 3. Numero de larvas total utilizadas por periodo estacional.

Periodo	Número de larvas
Periodo Frío	508
Periodo Cálido	282

- **Análisis de datos**

  - **Abundancia**

Se estandarizó la abundancia por 100 m^{-3}. Para eso se utilizó la cantidad de agua filtrada obtenida por el flujometro y el número total de larvas. Se determinó la normalidad de los datos mediante los test de normalidad de Kolmogorov-Sminov, Lilliefors y Shapiro-Wilk. Se realizó un test de Kruskal-Wallis para determinar si es que existen diferencias significativas en la abundancia entre las fechas de muestreo y se realizó un test de Mann-Whitney para ver si que existen diferencias significativas entre los periodos estacionales.

  - **Estructura de tamaño**

Con la longitud corporal de los 1168 individuos medidos se determinó la normalidad de los datos con los test de normalidad Kolmogorov-Smirnov, Lilliefors y Shapiro-Wilk. Luego se realizó un test de Mann-Whitney para determinar si es que existen diferencias en las estructuras de tamaño entre periodo frío y cálido.

- **Lecturas de los otolitos**

Obtenidas las 3 lecturas se les calculó el promedio, desviación estándar (DE), moda y coeficiente de variación (CV=(DE/promedio) *100). Las lecturas utilizadas para los análisis posteriores se determinaron mediante el coeficiente de variación. Cuando los otolitos con mayor a 10 microincrementos presentaron un CV menor al 10% se consideraron buenas mediciones, de lo contrario se realizó una medición más para disminuir el valor; si a pesar de eso no se redujo, se descartó la lectura. Para los otolitos con menos de 10 microincrementos que presentaron un CV menor a 7%, se consideraron buenas mediciones, de lo contrario se midió una vez más; si aun así no disminuyó el valor, la lectura se descartó. De las mediciones seleccionadas se trabajó con el valor repetido obtenido de los 3 conteos, la moda en caso del valor repetido 2 veces y el promedio cuando los 3 valores fueron distintos.

Para determinar si hubo diferencias significativas entre las lecturas del otolito derecho con el otolito izquierdo se realizó un test de Wilcoxon para datos pareados.

Tabla 4. Cantidad de otolitos extraídos, medidos y leídos por periodo. SD: sagitta derecho, SI: sagitta izquierdo.

Periodo	Otolitos extraídos	Otolitos medidos	Otolitos leídos
Frío	SD: 574	SD: 466	SD: 285
	SI: 586	SI: 451	SI: 281
Cálido	SD: 263	SD: 258	SD: 209
	SI: 266	SI: 259	SI: 213

- **Morfometría de los otolitos**

Para determinar si el crecimiento del otolito es un buen estimador del crecimiento somático de la larva se realizaron regresiones lineales múltiples en el programa STATISTICA 7, con el sagitta izquierdo y derecho. Se realizó entre la longitud corporal y el radio, la longitud corporal con el perímetro y la longitud corporal con el logaritmo natural del área. Además, se realizó un análisis de covarianza en el programa Past versión 3.0 para comparar posibles diferencias en el tamaño del otolito entre periodos estacionales, utilizando la longitud corporal como covariable.

- **Tasas de crecimiento larval**

Se estimaron las tasas de crecimiento larval para el periodo frío y periodo cálido, mediante regresiones lineales simples entre el número de microincrementos (edad) y la longitud corporal, utilizando el programa STATISTICA 7.

A continuación, se muestra la ecuación de la regresión lineal:

LC(d)=m*(d) + b

Donde:

LC(d): longitud corporal a la edad d

m: tasa de crecimiento (mm/día) representado por la pendiente.

d: Edad (días)

b: longitud larva recién eclosionada representado por el intercepto.

Luego se compararon los resultados obtenidos mediante un análisis de covarianza (ANCOVA) en el programa Past versión 3.0, para determinar si hubo diferencias significativas en las tasas de crecimiento (prueba de homogeneidad de pendientes) y tamaño de las larvas (media ajustada), entre ambos periodos estacionales.

- **Tasas instantáneas de mortalidad**

Se calculó la tasa instantánea de mortalidad para cada periodo con la abundancia estandarizada (ind*100m^{-3}) y la edad (días), mediante el siguiente modelo exponencial negativo:

$Nt = N_0 e^{-Zt}$

Donde:

Nt: abundancia estandarizada (ind. 100m^{-3}) de larvas en la clase de edad t (días)

N_0: abundancia inicial

z: tasa de mortalidad de instantánea (d^{-1})

Posteriormente, los modelos exponenciales negativos se linealizaron a la forma ln Nt=ln N_0-Zt. Finalmente, las pendientes (z) se compararon mediante un test de homogeneidad de pendiente entre ambos periodos.

El porcentaje perdida diaria estimada se calculó mediante:

$A = (1 – e^{-z\,t}) * 100$

Donde:

A = porcentaje de pérdida total por día.

- **Tasa de crecimiento individual**

Se estimó la tasa de crecimiento de cada uno de los individuos. Inicialmente, se ajustó un modelo potencial entre la longitud corporal (LC, mm) y el radio de los otolitos (RO, mm) de cada larva, obteniendo la forma:

$LC=aRO^b$

Luego, para cada individuo se estimó la longitud larval al momento de la eclosión (LE) utilizando la distancia entre el núcleo y la marca de eclosión de cada una de las larvas. Se estimó las tasas de crecimiento individual (TCI, mm dia^{-1}) como la diferencia entre el tamaño al momento de la captura (LC) y la longitud estimada a la eclosión (LE), dividido por la edad de la larva (días) (Takasuka *et al*. 2008):

$TCI= (LC-LE) /d$

- **Interacción física y biológica**

Se evaluó la influencia de la temperatura (5, 10, 15 y 20 m) y el esfuerzo del viento sobre el crecimiento individual (TCI) de las larvas de *Auchenionchus crinitus*. Se calculó el promedio y desviación estándar de estas variables, según el periodo de vida de las larvas (de fecha de eclosión a fecha de captura), utilizando el programa MATLAB R2017a. Debido a la alta dependencia de la edad que presenta la tasa de crecimiento individual (Figura 19), las larvas se separaron en dos rangos de edad, ≤15 días y >15 días. Se realizaron modelos lineales generalizados (GLM) para estimar la relación entre el TCI (variable dependiente) y cada

variable ambiental (variables predictoras), mediante la función de enlace “identity”. Para ver la significancia del efecto de cada variable sobre el TCI, se aplicó el estadístico de Wald.

- **Retrocálculo de fechas de eclosión**

Se retrocalculó la fecha de eclosión del total de individuos, mediante la resta entre la fecha de muestreo y la edad de las larvas. Se calculó la frecuencia de las larvas por fecha de eclosión y se graficó respecto al calendario juliano.

Para determinar la existencia de algún patrón lunar en la eclosión larval de *A. crinitus*, se aplicó estadística circular, donde la variable independiente es una representación angular del tiempo. El periodo angular se calculó considerando la luna nueva como grado 0º. Por último, se realizó el test de Rayleight y el test de Rao para determinar la existencia de una distribución uniforme de las eclosiones dentro del ciclo lunar, siendo este último más robusto frente a distribuciones bimodales y multimodales (García & Pérez 2008). Este análisis se realizó para ambos periodos y en el programa Past versión 3.0.

RESULTADOS

- **Abundancia**

La abundancia de larvas de *Auchenionchus crinitus* varió entre 1,25 a 432,28 individuos 100 m^{-3} (mediana: 103,47 inds $100m^{-3}$). Se encontraron diferencias significativas en la abundancia entre las fechas de muestreo (Figura 5), pero no se encontraron entre los periodos estacionales (Figura 6) ($H=56,226$; $p<0,0001$ y $U=891,5$; $p=0,056$, respectivamente). Las 4 fechas de muestreo más abundantes son parte del periodo frío, siendo el día 05 de octubre y 11 de noviembre donde se observa la mayor abundancia (432,28 inds $100m^{-3}$ y 430,62 inds $100m^{-3}$, respectivamente) (Figura 5). En periodo cálido, el día 23 de diciembre del 2015 donde se encontró la mayor abundancia con 209,99 inds $100m^{-3}$, siendo menor a las estaciones con más abundancia del periodo frío (Figura 5). La inexistencia de diferencia entre periodos puede ser explicado debido a la alta variabilidad dentro de cada periodo, no detectando realmente la diferencia entre grupos. Es por esto, que el periodo frío presenta mayor abundancia que el periodo cálido.

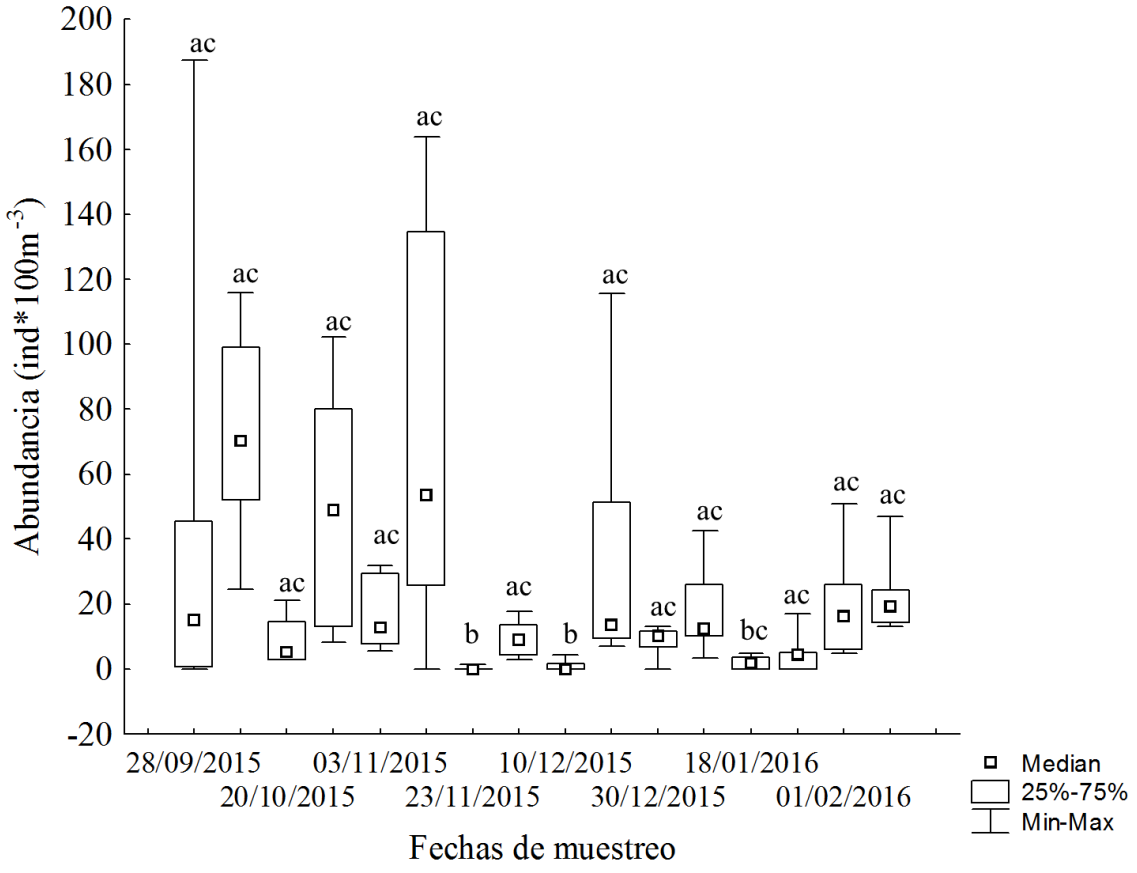

Figura 5. Variabilidad de la abundancia (ind 100 m^{-3}) por fechas de muestreo. Las letras corresponden a diferencias significativas entre las fechas.

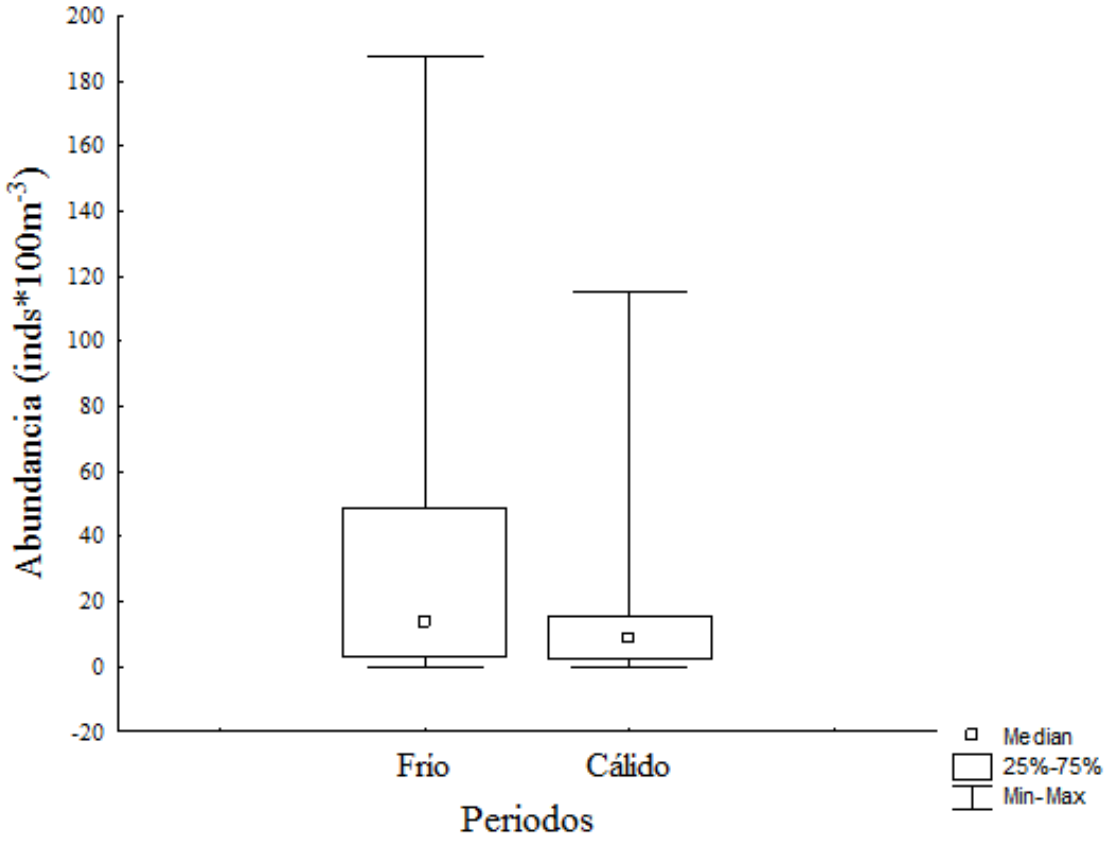

Figura 6. Variabilidad de la abundancia larval (ind 100 m^{-3}) en ambos periodos estacionales.

- **Estructura de tamaño**

Se midieron un total de 1168 larvas, de la cuales 882 corresponden a periodo frío con un rango de tamaño de 3,55 a 22,01 mm (promedio ± desviación estándar: 7,02 ± 2,05) y 286 se encontraron en periodo cálido con un rango de tamaño de 2,94 a 15,46 mm (5,64 ± 1,44). Los datos de longitud corporal resultaron no ser normales para periodo frío y cálido (Kolmogorov-Sminov d=0,61, p<0,05; Lilliefors p<0,01, Shapiro-Wilk W=0,87, p<0,001; Kolmogorov-Sminov d=0,11, p<0,01, Lilliefors p<0,01, Shapiro-Wilk W=0,87, p<0,001, respectivamente) (Figura 7). La distribución de la estructura de tamaño en el periodo frío muestra sesgo positivo (sesgo ± error estándar: 2,02 ± 0,11) y una distribución leptocúrtica (curtosis ± error estándar: 10,42 ± 0,22). En el periodo cálido se observa un resultado similar,

con una distribución con sesgo positivo (2,04 ± 0,15) y con distribución leptocúrtica (8,51 ± 0,29).

La distribución de tamaño entre periodo estacionales presentó diferencias significativas (test Mann-Whitney, Z=12,83, p<0,05), donde en el periodo frío se encontraron tamaños más grandes que en periodo cálido (Figura 8).

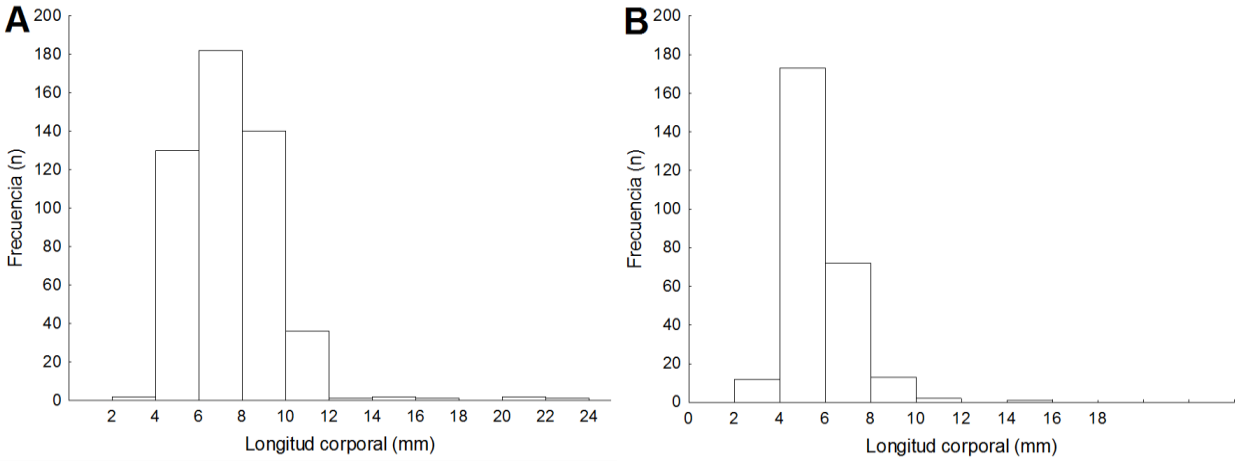

Figura 7. Estructura de tamaño de periodos estacionales. A: Periodo frío, B: Periodo cálido.

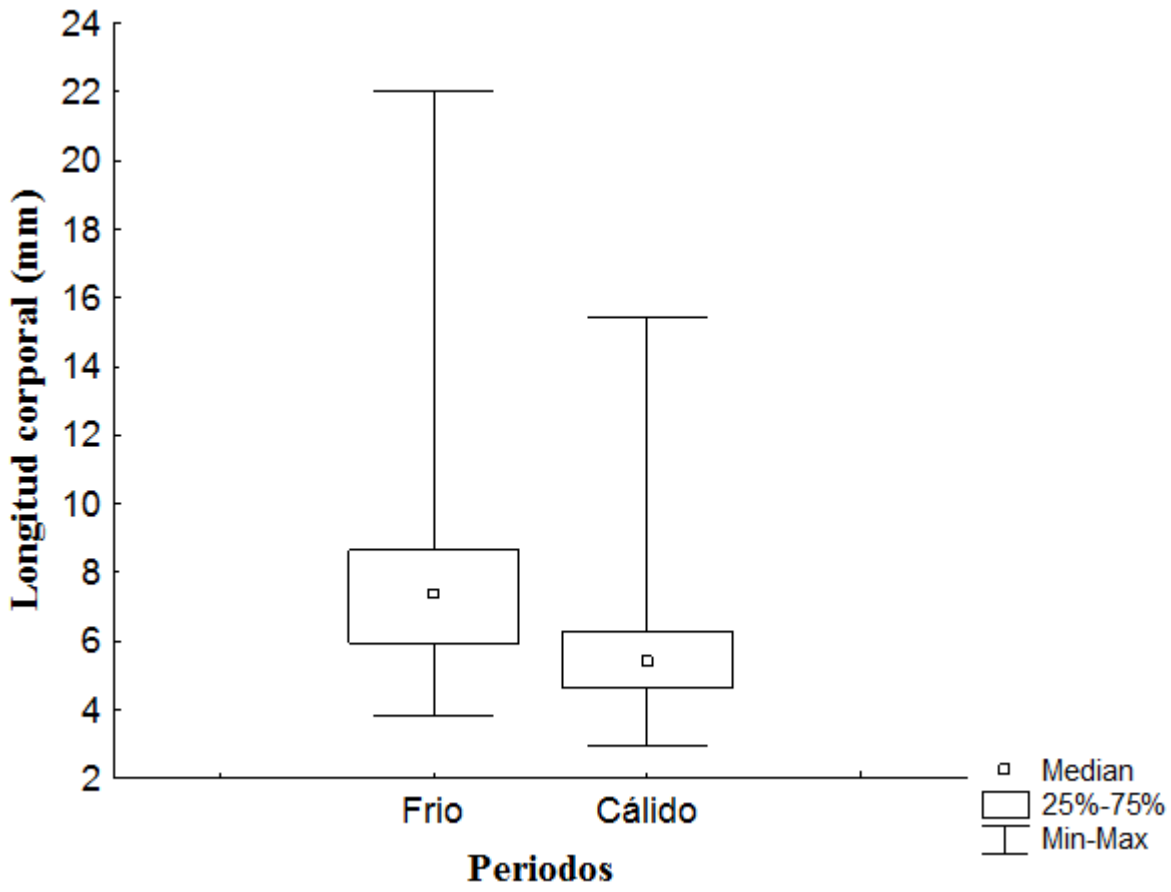

Figura 8.Variabilidad en la estructura de tamaño entre ambos periodos estacionales.

- **Morfometría de los otolitos**

En cuanto a las medidas morfométricas de los otolitos, en el periodo frío el perímetro varió entre 138,6 a 1034,06 um (promedio ± desviación estándar: 270,29 ± 102,93), el área entre 1514 a 81268,99 um^2 (6586,17 ± 6590,83) y el radio en 22,76 a 186,73 um (46,19 ± 46,19). Para el periodo cálido, el perímetro vario entre 124,64 a 802,99 um (198,56 ± 72,65), el área entre 1225,07 a 49997,52 um^2 (3519,98 ± 3979,7) y el radio entre 20,53 a 99,28 um (33,54 ± 10, 76).

En los modelos de regresiones entre la longitud corporal y las medidas morfométricas de sagitta izquierdo y derecho, se observó un alto nivel de significancia en cada una de ellas (Tabla 5 y 6), lo que indica que el crecimiento somático de las larvas se ve reflejado en el crecimiento de los otolitos (Figura 10).

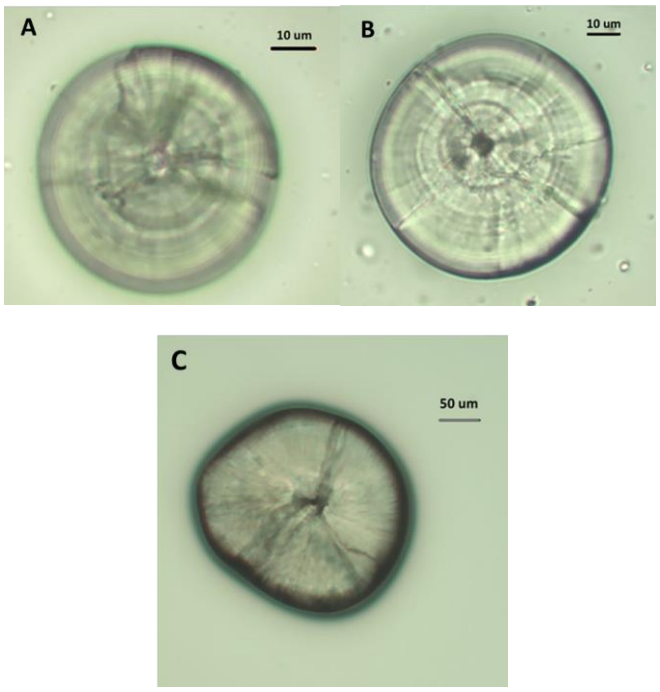

Figura 9. Morfología de distintos tamaños otolitos de *A. crinitus*. A: otolito derecho de larva con longitud corporal de 5,56 mm; B: otolito derecho de larva con longitud corporal de 7,48 mm; C: otolito derecho de larva con longitud corporal de 15,61 mm.

Tabla 5. Resumen de los parámetros de regresiones lineales del tamaño de los otolitos en radio, perímetro y logaritmo natural del área, en función de la longitud corporal (LC) de las larvas de *Auchenionchus crinitus* para periodo frío. RD: radio otolito derecho, RD: radio otolito izquierdo, PD: perímetro otolito derecho, PI: perímetro otolito izquierdo, AD: área otolito derecho, AI: área otolito izquierdo.

Periodo frío	**Intercepto**	**EE**	**Pendiente**	**EE**	**F**	**R^2**	**P**
LC vs RD	-15,6744	1,005	8,3721	0,1307	4103,1	0,9001	<0,001
LC vs RI	-14,8148	0,9592	8,2488	0,1257	4300,5	0,907	<0,001
LC vs PD	-90,0027	5,5362	48,746	0,7199	4584,7	0,909	<0,001
LC vs PI	-87,3412	5,4162	48,379	0,7111	4627,8	0,913	<0,001
LC vs AD	6,2563	0,041	0,309	0,005	3357,7	0,8806	<0,001
LC vs AI	6,254	0,0415	0,3088	0,005	3198,7	0,878	<0,001

Tabla 6. Resumen de los parámetros de regresiones lineales del tamaño de los otolitos en radio, perímetro y logaritmo natural del área, en función de la longitud corporal (LC) de las larvas de *Auchenionchus crinitus* para periodo cálido. RD: radio otolito derecho, RD: radio otolito izquierdo, PD: perímetro otolito derecho, PI: perímetro otolito izquierdo, AD: área otolito derecho, AI: área otolito izquierdo.

Periodo cálido	**Intercepto**	**EE**	**Pendiente**	**EE**	**F**	**R^2**	**P**
LC vs RD	-8,705	1,032	7,467	0,177	1778,7	0,877	<0,001
LC vs RI	-9,533	1,040	7,672	0,179	1824,8	0,879	<0,001
LC vs PD	-67,834	6,388	46,868	1,086	1862,1	0,881	<0,001
LC vs PI	-70,036	6,267	47,588	1,071	1973	0,886	<0,001
LC vs AD	5,929	0,045	0,355	0,007	2096,8	0,893	<0,001
LC vs AI	5,927	0,045	0,358	0,007	2129,9	0,894	<0,001

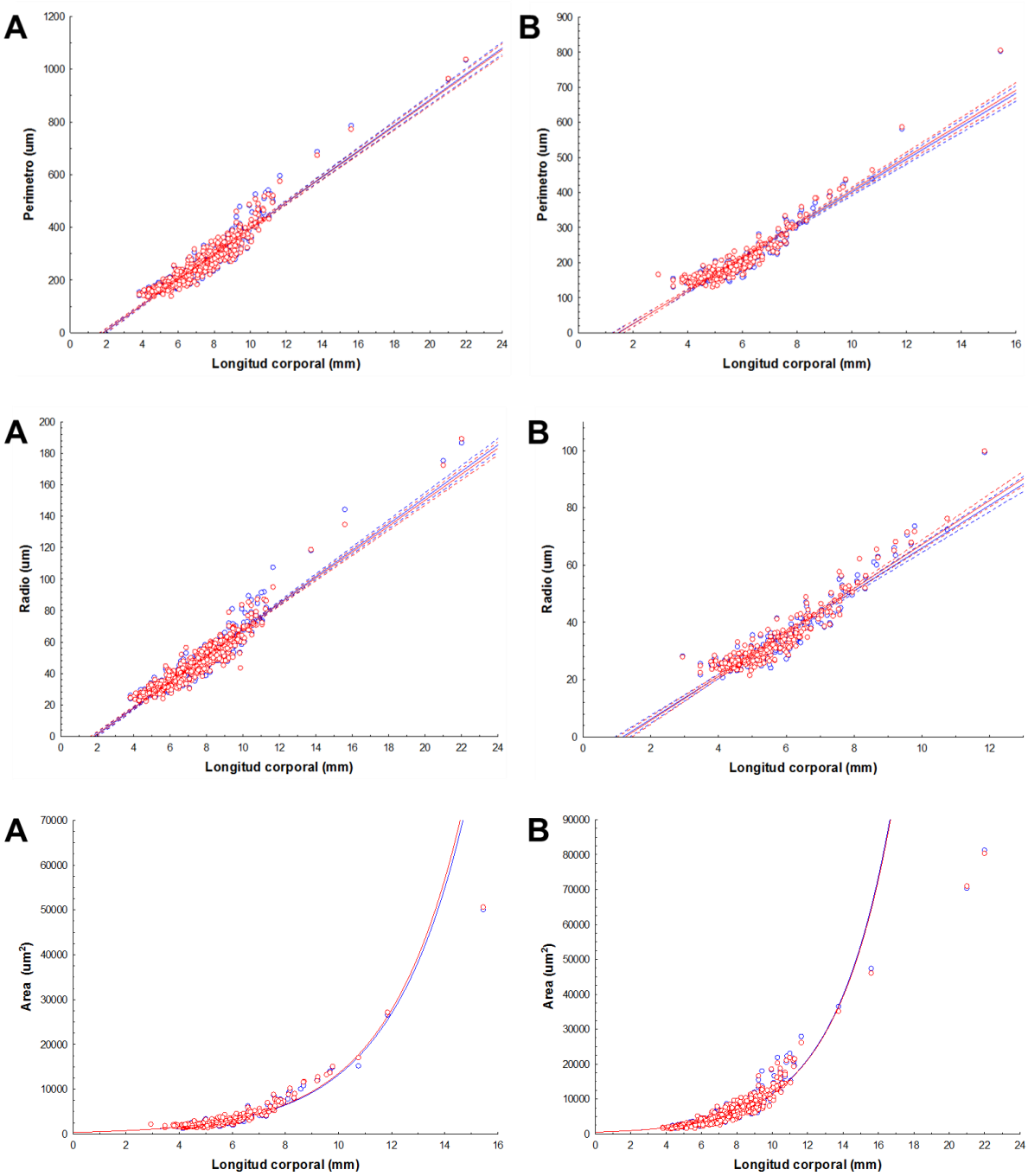

Figura 10. Relación entre las medidas morfométricas y la longitud corporal de las larvas. A: Periodo frío, B: Periodo cálido. Rojo: otolito izquierdo, Azul: otolito derecho.

- **Edad y crecimiento**

No se encontraron diferencias significativas en las lecturas entre ambos otolitos (Test de Wilcoxon, Z= 1,866, p>0,05), por lo que, se ocupó las lecturas del otolito izquierdo para la estimación de los distintos parámetros de crecimiento. En caso de que no estuviese este otolito, se utilizó las lecturas del otolito derecho.

A partir de la lectura de los microincrementos, el rango de edad estimada del total de larvas fue de 2 a 71 días de edad. En el periodo frío el rango de edad estimado fue de 3 a 71 días y en el periodo cálido estimado fue de 2 a 36 días. El modelo de crecimiento lineal de *Auchenionchus crinitus* para periodo frío arrojó un intercepto (tamaño de eclosión) de 3,261 mm (error estándar: 0,0885) y una pendiente (tasa de crecimiento larval) de 0,2011 mm día^{-1} (0,0039). Para periodo cálido se obtuvo un intercepto de 3,546 mm (0,0674) y una pendiente de 0,193 mm día^{-1} (0,0054) (Tabla 7, Figura 11)

Tabla 7. Modelos de regresiones lineales de la longitud larval versus el número de microincrementos para cada periodo. Se observa el intercepto con su error estándar, la pendiente con su error estándar, los valores de F, P y el R^2.

Periodo	Intercepto	EE.	Pendiente	EE.	F	R^2	P
Frío	3,261	0,0885	0,2011	0,0039	2576,5	0,881	P<0,001
Cálido	3,546	0,0674	0,193	0,0054	1265,5	0,842	P<0,001

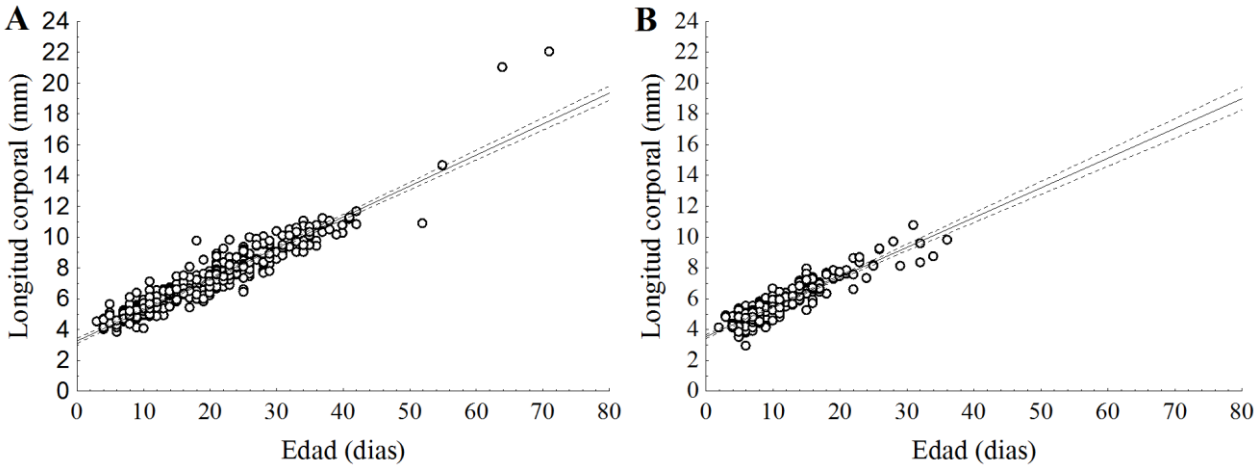

Figura 11. Modelo lineal de crecimiento de *Aucheniounchus crinitus* entre periodos. A: Periodo frío, B: Periodo cálido. Líneas punteadas corresponden al intervalo de confianza (95%)

Al comparar las tasas de crecimiento larval entre los periodos, no se encontraron diferencias significativas en las pendientes entre periodo frío y cálido (ANCOVA, F=0,3162; p>0,05), es decir, las larvas presentaron tasas de crecimiento similares. Para la media ajustada, se encontraron diferencias significativas entre periodos (ANCOVA, F=4,277; p=0,039), donde las larvas de la estación fría tuvieron un tamaño a la edad mayor que las de la estación cálida (Figura 12).

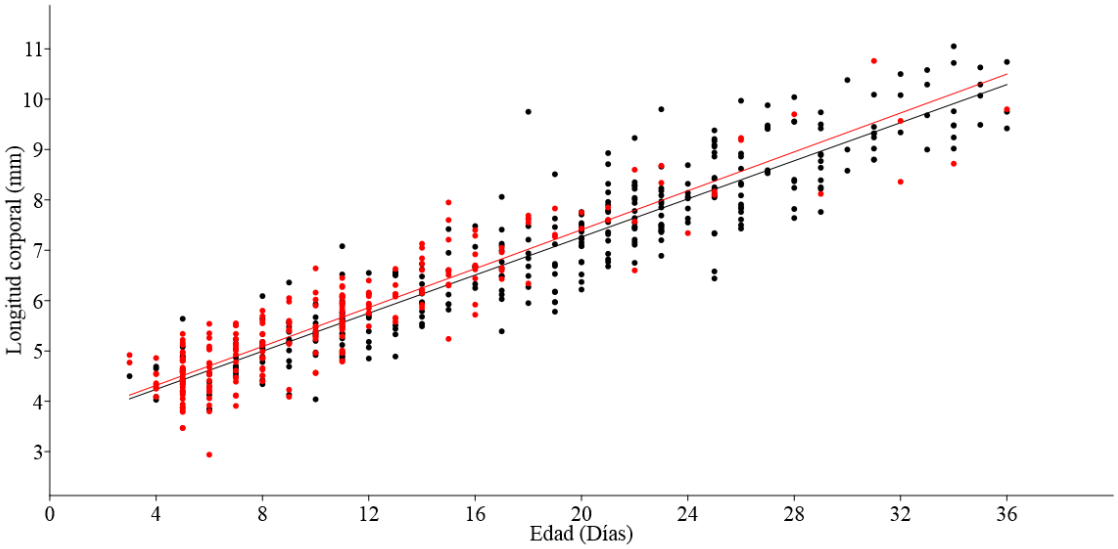

Figura 12. Modelo lineal de test de igualdad de medias ajustadas y homogeneidad de pendientes (ANCOVA de una vía). Negro: Periodo frio, Rojo: Periodo cálido.

- **Mortalidad**

El modelo exponencial negativo de mortalidad instantánea de *Auchenionchus crinitus* para periodo frío arrojó una pendiente (tasa de mortalidad instantánea) de -0,055 día^{-1}. Para periodo cálido se obtuvo una pendiente de -0,084 día^{-1} (Figura 13). Se encontraron diferencias significativas en las tasas de mortalidad instantánea entre periodos, donde el periodo cálido arrojo un 8% de pérdida diaria, en contraste con el 5% de pérdida diaria encontrado en el periodo frío (ANCOVA, F=4,277; p=0,039) (Figura 14).

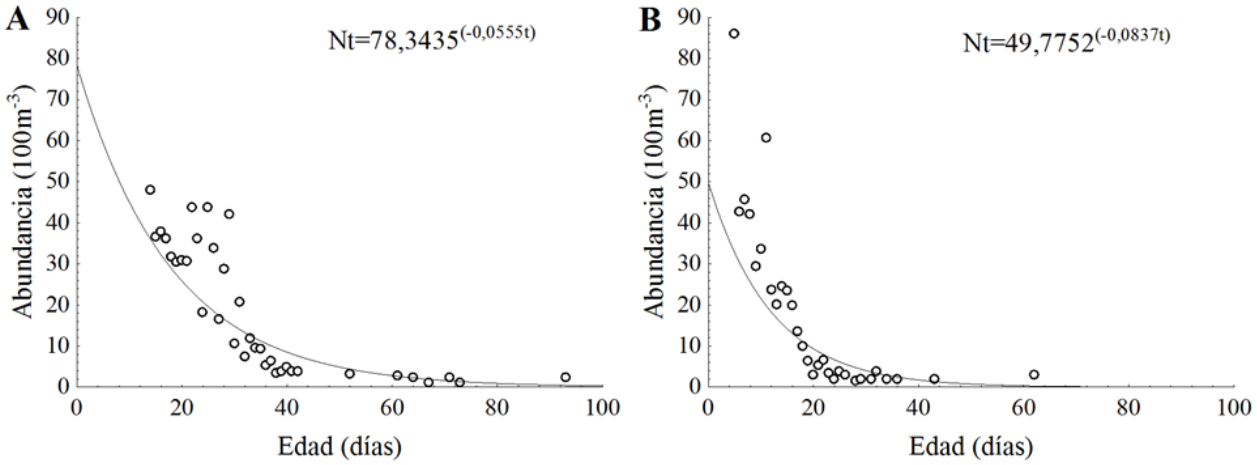

Figura 13. Modelo exponencial negativo de mortalidad instantánea para ambos periodos. A: Periodo frío, B: Periodo cálido.

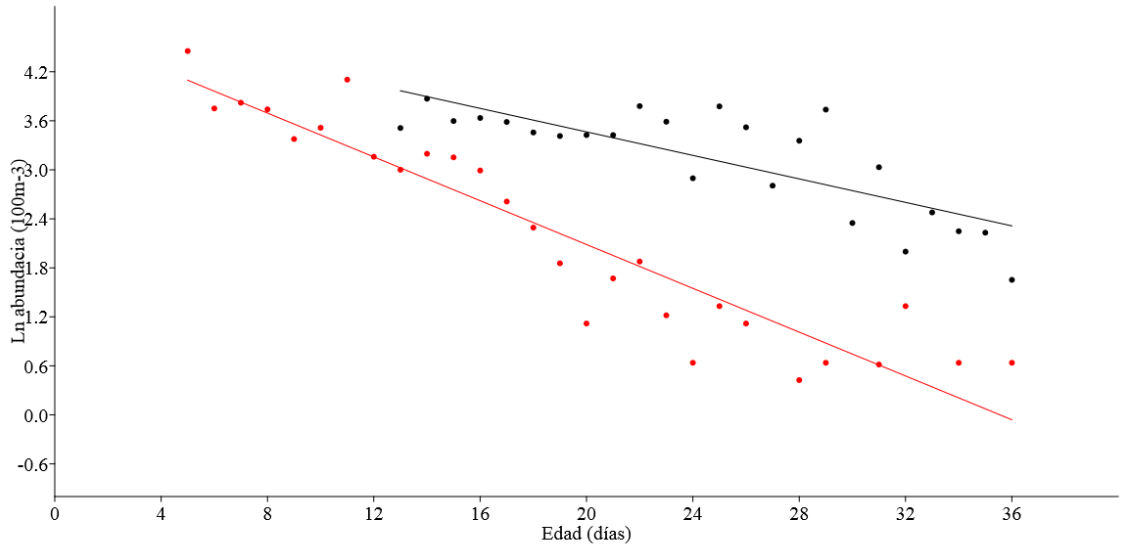

Figura 14. Modelo lineal de test de igualdad de medias ajustadas y homogeneidad de pendientes (ANCOVA de una vía). Negro: Periodo frio, Rojo: Periodo cálido.

- **Retrocálculo de fechas de eclosión**

Se observaron cuatro pulsos de eclosión en el periodo completo de muestreo, con dos pulsos en el periodo frío y dos en el periodo cálido. En periodo frío se observaron los pulsos de mayor magnitud, el primero ocurrió entre el 1 de septiembre del 2015 y 3 de octubre del 2015, y el segundo entre el 4 de octubre del 2015 y 4 de noviembre del 2015 (Figura 15). En cambio, en periodo cálido se registraron pulsos de menor magnitud. El primer pulso ocurrió entre el 8 de diciembre del 2015 y el 28 de diciembre del 2015, y el segundo entre el 13 de enero del 2016 y el 4 de febrero del 2016 (Figura 15).

Los análisis de estadística circular indican que en el periodo frío el patrón de eclosión no se distribuyó de forma uniforme (Rayleigh, $r=0,1268$, $p<0,01$; Rao, $U=348,4$, $p=0$). En cambio, considerando que ambos test presentaron resultados contradictorios, al ser el test de Rao mas robusto para distribuciones bimodales o multimodales, consideramos que el patrón de eclosión en el periodo cálido se distribuyó de forma uniforme (Rayleigh, $r=0,03216$, $p>0,05$; Rao, $U=324,1$, $p=0$). En periodo frío, se observó un pulso importante entre luna nueva y luna creciente, donde en la primera se observó una mayor frecuencia de eclosión (Figura 16). En cambio, para el periodo cálido, se observó pequeños pulsos intermitentes dentro del ciclo lunar, ninguno asociado a una fase lunar en especifico.

Considerando todo lo anterior, *Auchenionchus crinitus* no presentaría un patrón de eclosión asociado al ciclo lunar.

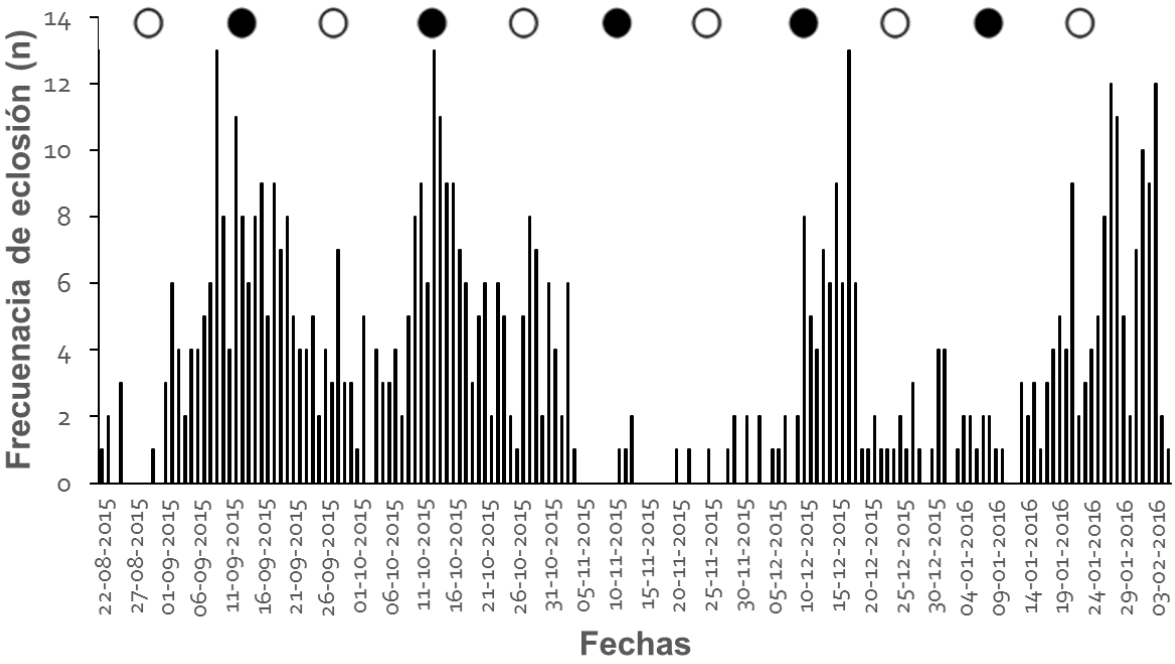

Figura 15. Frecuencia de eclosión por fechas de *Auchenionchus crinitus*.

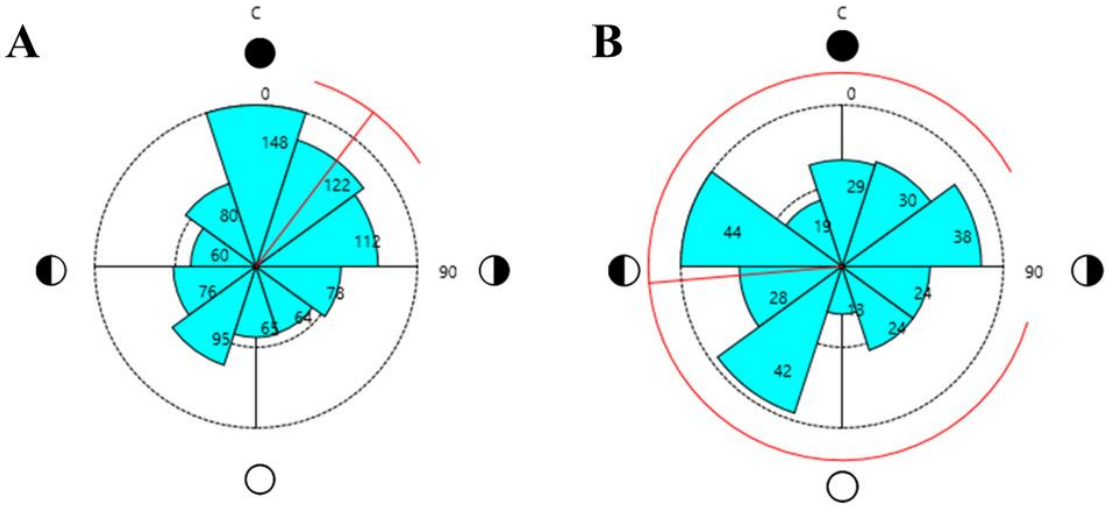

Figura 16. Frecuencias de eclosión en el ciclo lunar. La línea vertical roja corresponde a la media angular y la línea horizontal roja al intervalo de confianza (95%). A: Periodo frío; B: Periodo cálido.

- **Variables ambientales en la zona costera de El Quisco**

Las variables ambientales presentaron un claro patrón estacional y diario. En el caso del viento, se observa un patrón diario dado por la brisa marina, donde en horas de la tarde hay mayor intensidad del viento oeste, a diferencia de la noche y madrugada donde se observan vientos menos intensos en dirección sureste (Figura 18). A escala estacional, el periodo frío se contempló una intensificación de los vientos suroeste, con 4 eventos de vientos intensos, 2 ocurridos en el mes octubre y 2 en noviembre (Figura 17). En cambio, para el periodo cálido, se observa vientos menos intensos de la misma componente (Figura 17). La temperatura, en cambio, presentó una disminución en primavera, llegando a un mínimo de 11,6 °C a principios de octubre (Tabla 8), a consecuencia de la predominancia e intensidad de los vientos provenientes del suroeste, que genera el descenso de la temperatura y una columna de agua más mezclada. Al contrario, en verano, se observó el claro aumento de la temperatura, alcanzando un máximo de 18,68 °C (Tabla 8) a principios de enero, debido a vientos menos intensos, generando una mayor estratificación de la columna de agua (Figura 17).

Tabla 8. Datos promedio, mínima y máxima de temperatura de cada profundidad de la columna de agua.

Temperatura	Periodo	Media ± DE	Mínima	Máxima
5m	Frío	13,17 ± 0,89	11,83	16,68
	Cálido	14,90 ± 1,54	11,95	18,68
10m	Frío	12,84 ± 0,82	11,73	16,42
	Cálido	14,18 ± 1,39	11,83	18,60
15m	Frío	12,42 ± 0,66	11,64	15,49
	Cálido	13,39 ± 1,09	11,71	17,70
20m	Frío	12,36 ± 0,61	11,63	15,28
	Cálido	13,21 ± 0,96	11,72	17,48

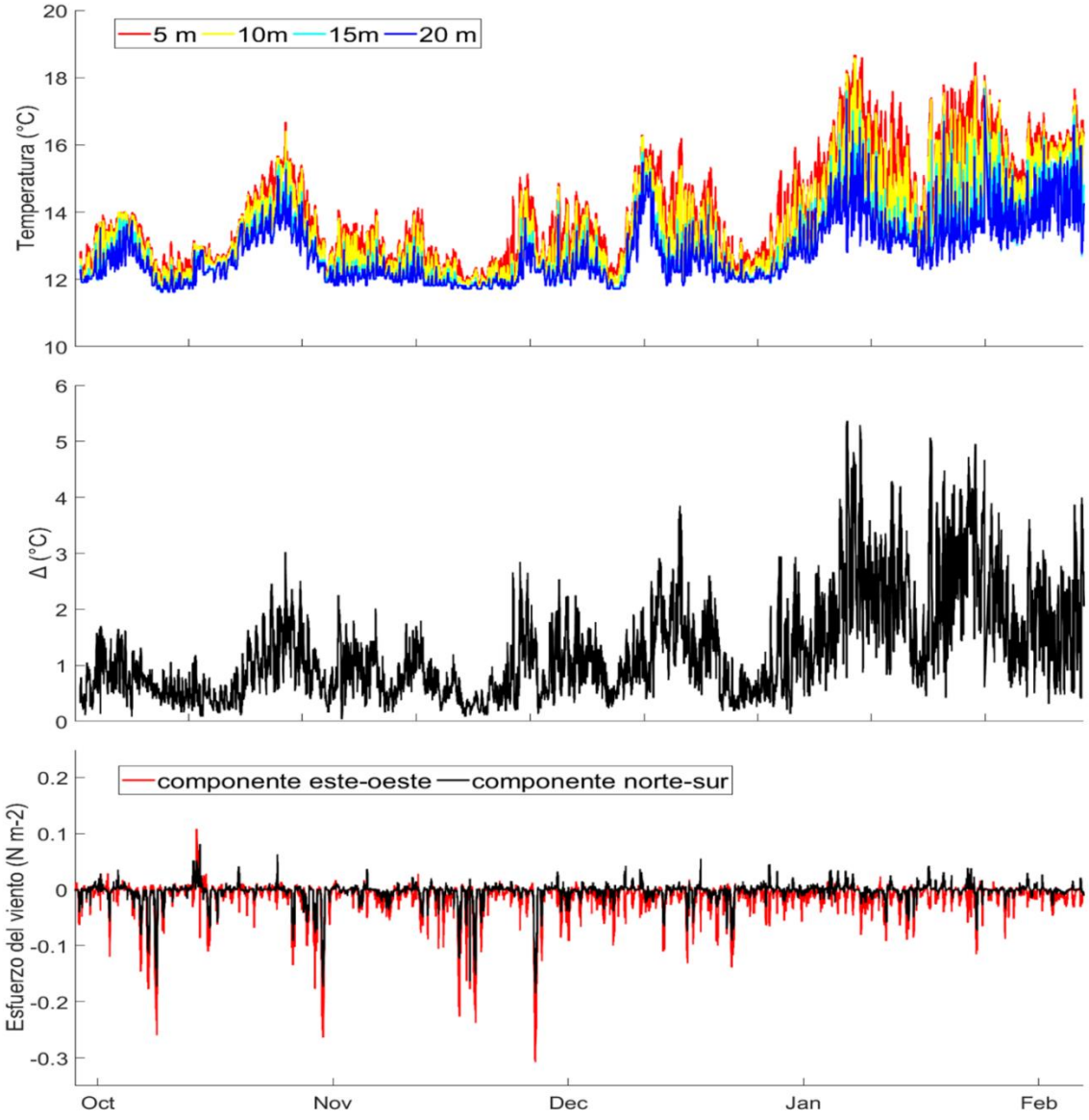

Figura 17. Condiciones hidrográficas y meteorológicas para el período total de muestreo 2015-2016 en bahía El Quisco.

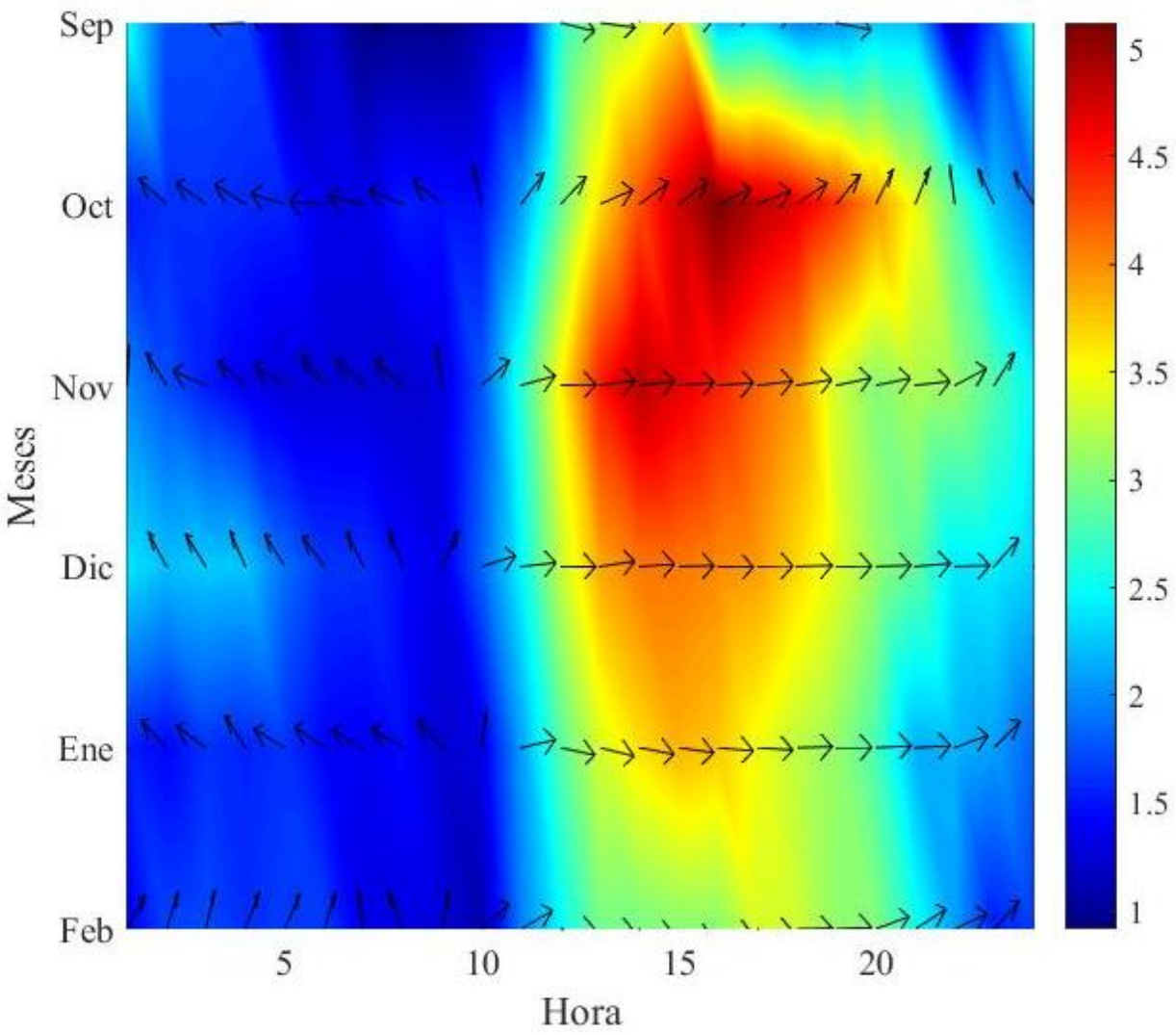

Figura 18. Magnitud y dirección del viento a escala diaria y mensual. Flechas indican la dirección hacia dónde va el viento.

- **Interacción física y biológica**

Las larvas se separaron en 2 rangos de edad, < a 15 días y ≥ a 15 días, debido a la dependencia de la edad sobre el TCI (Figura 19). El crecimiento en las larvas menores a 15 días fue influido negativamente por la temperatura superficial (5m) y por la variabilidad de la temperatura de la columna de agua hasta los 15m (Figura 20) (Tabla 9). Además, el

esfuerzo del viento en la componente este-oeste (viento zonal) influyó positivamente sobre TCI en las larvas pequeñas, es decir, vientos más intensos en esta componente favorecerían las tasas de crecimiento (Tabla 9) (Figura 20). En las larvas mayores a 15 días, solo el estrés del viento zonal y la variabilidad en ambas componentes (zonal y meridional), estarían influyendo positivamente sobre las tasas de crecimiento, vale decir, vientos menos intensos en estas componentes favorecerían el TCI (Tabla 10) (Figura 21).

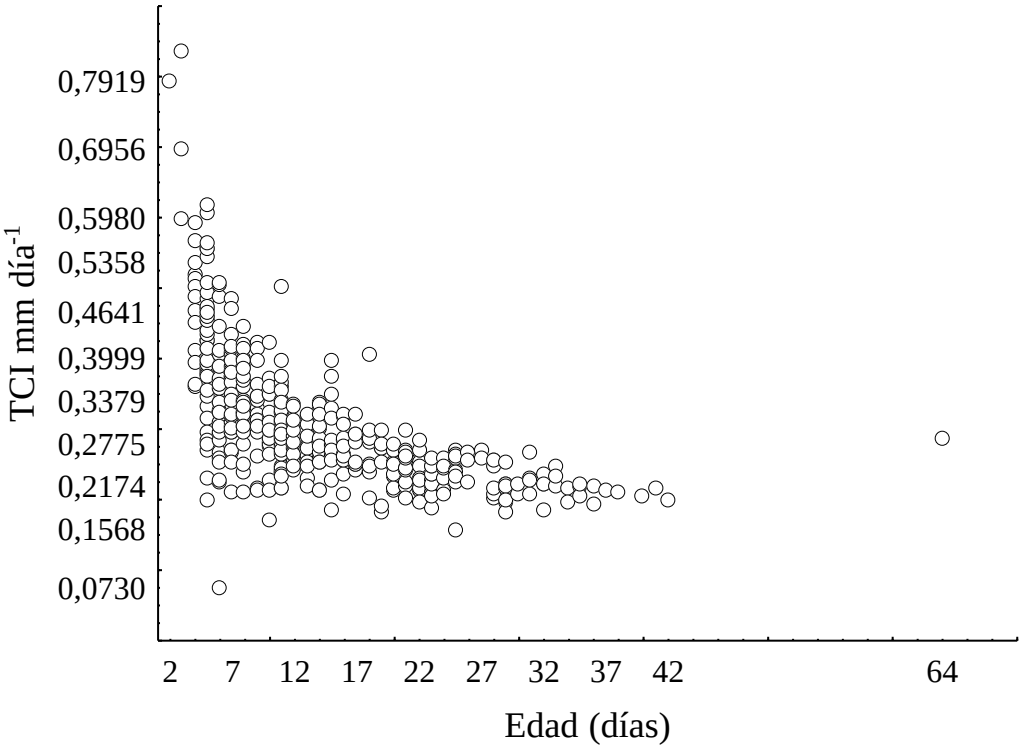

Figura 19. Regresión lineal entre las tasas de crecimiento individual (TCI) y la edad.

Tabla 9. Resumen de parámetros de modelos lineales generalizados entre tasas de crecimiento individual y variables ambientales para larvas <15 días. EW: estadístico de Wald. En rojo valores significativos.

Variable	EW	P
T5	7,71071	0,005489
Dt5	20,46823	0,000006
T10	3,43705	0,063749
DT10	17,17635	0,000034
T15	0,79738	0,371877
DT15	3,97769	0,046107
T20	0,18732	0,665160
DT20	1,19074	0,275181
TU	17,08609	0,000036
DTU	0,34788	0,555313
TV	0,72812	0,393494
DTV	3,58634	0,058257

Tabla 10. Resumen de parámetros de modelos lineales generalizados entre tasas de crecimiento individual y variables ambientales para larvas >15 días. EW: estadístico de Wald. En rojo valores significativos

Variable	EW	P
T5	1,58223	0,208440
Dt5	0,01009	0,919969
T10	0,58797	0,443206
DT10	0,05721	0,810963
T15	0,15194	0,696689
DT15	0,04780	0,826940
T20	0,08146	0,775330
DT20	0,18705	0,665384
TU	4,97632	0,025697
DTU	11,30385	0,000773
TV	0,09400	0,759156
DTV	7,55438	0,005986

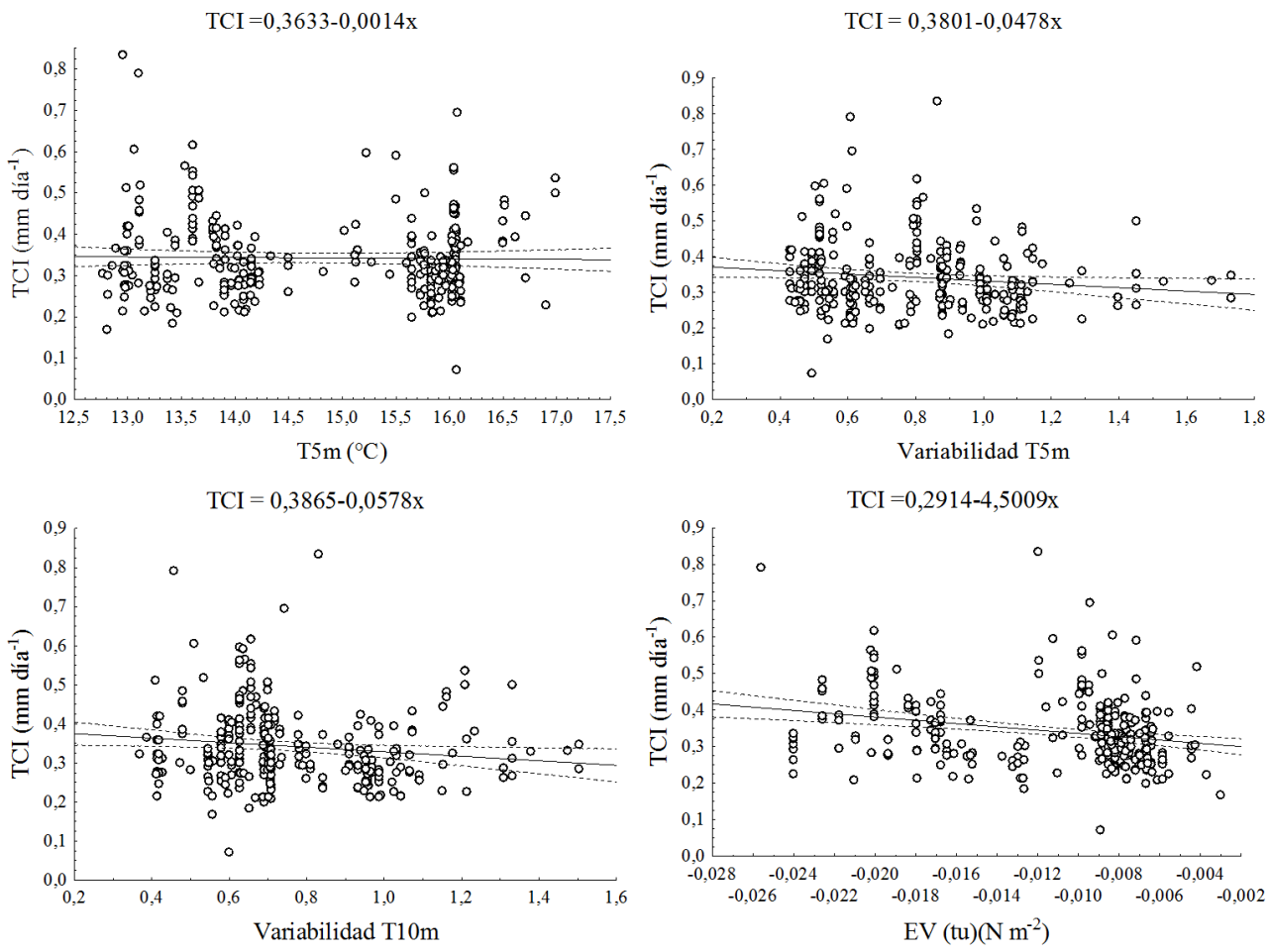

Figura 20. Regresiones lineales entre la tasa de crecimiento individual y las variables ambientales para larvas <15 días. T5m: temperatura 5m, T10: temperatura 10m, EV: esfuerzo del viento, tu: componente este-oeste.

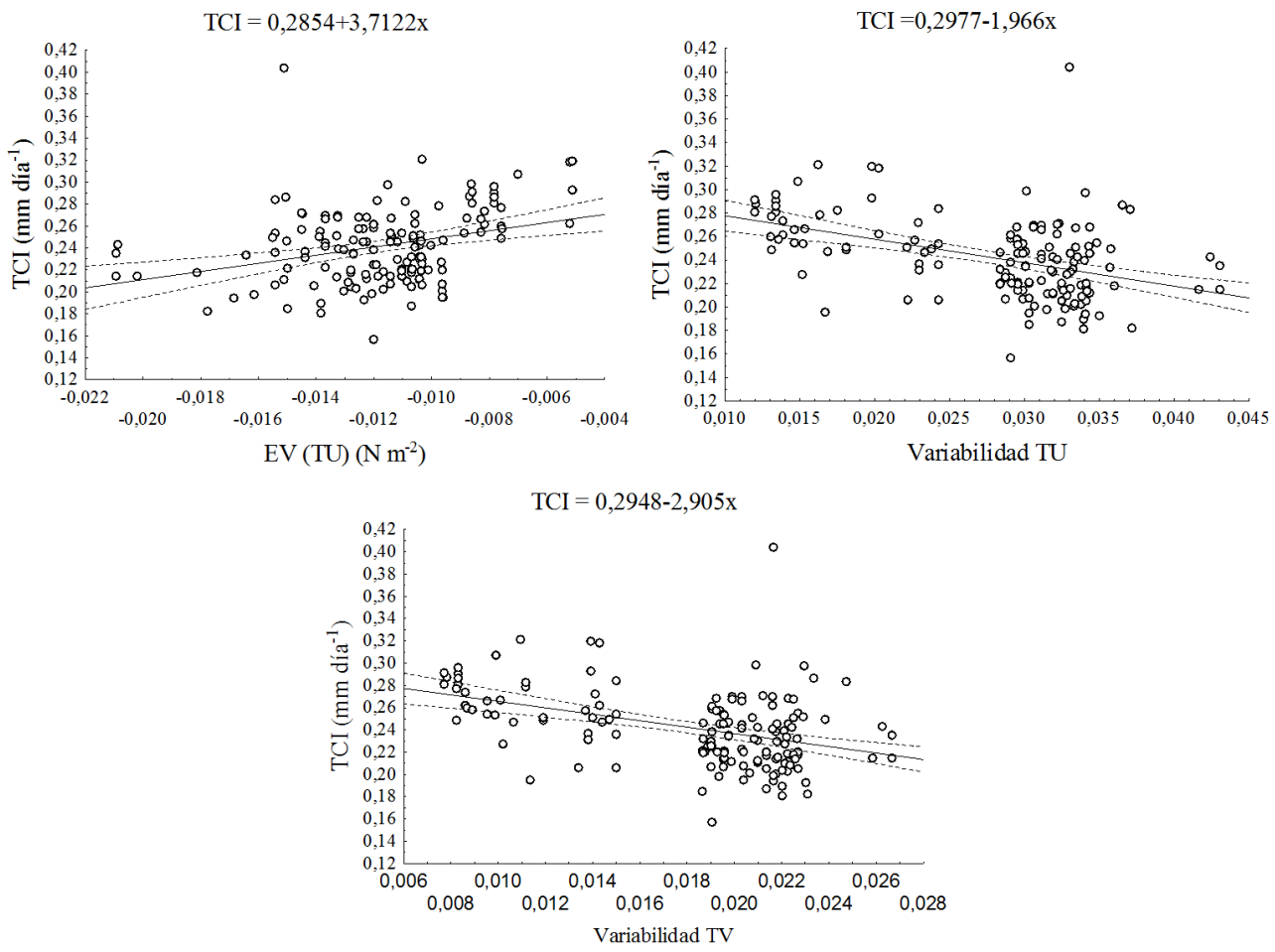

Figura 21. Regresiones lineales entre la tasa de crecimiento individual y las variables ambientales para larvas >15 días. EV: esfuerzo del viento, TU: componente zonal este-oeste, TV: componente meridional norte-sur.

DISCUSIÓN

La tasa de crecimiento larval de *Auchenionchus crinitus* fue similar en ambos periodos, con 0,20 mm día^{-1} en el periodo frío (primavera) y 0,19 mm día^{-1} en el periodo cálido (verano). Por el contrario, las tasas de mortalidad larval fueron significativamente diferentes entre periodos, con un 5% de pérdida diaria en el periodo frío y un 8% de pérdida diaria en el periodo cálido. A escala individual, la temperatura y el esfuerzo del viento influyeron significativamente sobre las tasas de crecimiento. En larvas <15 días de edad, la temperatura del agua a 5m y la variabilidad de la temperatura en toda la columna de agua influyó negativamente sobre la TCI, mientras que el viento zonal influye positivamente sobre las tasas de crecimiento. En larvas >15 días, solo el viento zonal y la variabilidad de ambas componentes (zonal y meridional) influyeron negativamente sobre las tasas de crecimiento. Con respecto al periodo de eclosión, *A. crinitus* no presentó un patrón asociado al ciclo lunar.

Tasa de crecimiento y mortalidad larval

Los procesos que ocurren durante la etapa larval de los peces tienen implicancias importantes para el crecimiento y supervivencia de las especies en etapas posteriores, tanto en juveniles (Vigliola & Meekan 2002, Gagliano *et al*. 2007) como en adultos (Grorud-Colvert & Sponaugle 2011). Estos procesos no solo están asociados a factores ambientales (temperatura, disponibilidad de alimento, etc.) (Hernández-Miranda & Ojeda 2006, Takahashi *et al*. 2012), sino que también a factores biológicos como el crecimiento, tamaño de eclosión o duración pelágica larval (Bergenius *et al*. 2002, Sponaugle & Grorud-Colvert 2006).

La interacción entre las tasas de crecimiento y la mortalidad ha sido el marco teórico para las investigaciones de la historia de vida temprana de los peces (hipótesis crecimiento-mortalidad). La hipótesis de crecimiento-mortalidad supone que los organismos de mayor tamaño ("the bigger the better", Miller *et al*. 1988) y/o con tasas de crecimiento más rápidas ("stage duration hypothesis", Houde 1987), tienen más probabilidades de sobrevivir que larvas más pequeñas y/o de crecimiento más lento (Anderson 1988). Sin embargo, este paradigma ha sido cuestionado y se ha encontrado en otros trabajos evidencia contradiciendo las postulaciones de esta hipótesis (Raventos & McPherson 2005, Gagliano *et al*. 2007). Por ejemplo, en la castañeta *Pomacentrus amboinensis* se encontró un patrón totalmente contrario, donde las larvas más pequeñas presentaron mayor supervivencia que las larvas más grandes ("menor es mejor" Gagliano *et al*. 2007). En este estudio, *A. crinitus* no mostró una relación entre el crecimiento y la mortalidad, ya que en ambos periodos el crecimiento fue similar, a diferencia de la variación de la mortalidad. Sin embargo, hay que realizar un análisis más exhaustivo y a nivel individual para contestar esta pregunta, ya que la población

en ambos periodos está incluyendo larvas de distintas cohortes o pulsos de desove, lo que puede estar sesgando el resultado.

El crecimiento de *A. crinitus* descrito en este estudio (0,20 ± 0,005 mm día^{-1}) es similar a lo encontrado en otros peces criptobentónicos de Chile Central y durante el periodo de primavera-verano semejante a este trabajo. Por ejemplo, las larvas de trombollito *Helcogrammoides chilensis* presentaron una tasa de crecimiento de 0,15 mm día^{-1} (Palacios-Fuentes *et al*. 2014), las larvas del pez astrónomo *Sindoscopus australis* varían entre 0,09-0,21 mm día^{-1} (Rodríguez-Valentino *et al*. 2015) y las larvas de los pejesapos *Gobiesox marmuratus* y *Sicyases sanguineus* con 0,24 mm día^{-1} y 0,14 mm día^{-1}, respectivamente (Contreras *et al*. 2013).

Si se comparan con el crecimiento larval de pequeños pelágicos a lo largo de Chile, que presentan un desarrollo completamente pelágico, estas tasas son relativamente lentas. Es el caso de la anchoveta *Engraulis ringens* (0,45-0,47 mm día^{-1}, Herrera *et al*. 1985, Hernández & Castro 2000; respectivamente), la sardina común *Strangomera bentincki* (0,32-0,42 mm día^{-1}, Rodríguez-Valentino *et al*. *2018*), la sardina fueguina *Sprattus fuegensis* (0,448 mm día^{-1}, Landaeta *et al*. 2012) y la sardina española *Sardinops sagax* (0,40-0,66 mm día^{-1}, Castillo *et al*. 1985).

Los parámetros de historia de vida temprana de los peces pueden variar ampliamente a distintas escalas temporales (estacionales y/o anuales) en base a los cambios de variables ambientales importantes (como temperatura y/o disponibilidad de alimento) (Anderson 1988, Houde 1989, Meekan *et al*. 2003, Takasuka & Aoki 2006, Landaeta *et al*. 2015). La mayor abundancia y tamaños larvales de *A. crinitus* coinciden con el periodo de mayor actividad de surgencia (primavera), los cuales fueron disminuyendo hacia el verano de 2015-2016. Sin embargo, cobra especial relevancia que no se encontraran diferencias significativas en las

tasas de crecimiento larval entre los periodos, a pesar de las diferencias en las condiciones oceanográficas descritas en cada uno de ellos. Palacios-Fuentes *et al*. (2014) describieron que las tasas de crecimiento larval de *H. chilensis* no variaron a una escala semanal, no obstante, hay que tener en consideración que es una escala más corta que la de este trabajo. Diferente es el resultado encontrado en larvas de *Sindoscopus australis*, donde las tasas de crecimiento no solo variaron estacionalmente (Castillo-Hidalgo *et al*. 2017), sino que interanualmente (Rodríguez-Valentino *et al*. 2015). En ese sentido, se sugiere que el crecimiento larval presenta una respuesta especie-específica a las distintas influencias de los factores hidrográficos.

Recientemente, Núñez-Acuña (2017) encontró que las larvas de *A. crinitus* presentaron diferencias significativas en la alometría ontogenética, siendo mayor en primavera que en verano. Es posible sugerir que en las larvas de *A. crinitus* los cambios de formas son más importantes que un crecimiento longitudinal, más aún considerando que esta especie presenta un cambio de hábitat al finalizar la etapa larval, donde a lo largo de la ontogenia ocurren cambios funcionales para preparar su vida bentónica luego del asentamiento (Núñez-Acuña 2017).

Por otro lado, es plausible pensar que esta especie pueda mantener estable su crecimiento larval, a pesar de las variaciones en las condiciones ambientales. Landaeta *et al*. (2018), en la zona norte de Chile (Antofagasta), encontró que en tres cohortes larvales distintas de *A. crinitus*, las tasas de crecimiento fueron similares (0,19-0,22 mm día^{-1}) a las estimadas en este trabajo. Alternativamente, es posible que los análisis estadísticos no detecten diferencias entre periodos, debido a la alta variabilidad que pueda existir entre individuos, teniendo en cuenta que dentro de cada grupo estacional se están considerando larvas pertenecientes a distintas cohortes.

Con respecto a la mortalidad, se encontró que la tasa de mortalidad instantánea más alta fue en el periodo cálido. Son variadas las explicaciones que se pueden dar frente a este resultado, tomando en cuenta las características oceanográficas de tal periodo. El aumento de la estratificación y de la temperatura de la columna de agua, podrían ser condiciones desfavorables para las larvas. Además, considerando que a escala individual la temperatura influyó negativamente sobre las tasas de crecimiento. En el trabajo de Pepin (1991), una recopilación bibliográfica sobre estudios de larvas de peces, encontró que un aumento de temperatura condujo a un incremento en las tasas de mortalidad diaria. Complementando, McGurk (1986) postuló que la disminución de la formación de parches o agregaciones de larvas podía generar un aumento en la mortalidad, ya que las larvas eran más susceptibles a los depredadores.

La hipótesis "más grande es mejor" (bigger is better) considera que la mortalidad es selectiva por tamaño, o sea, los peces pequeños son más propensos a la mortalidad que peces grandes a la misma edad (Anderson 1988, Bergenius *et al*. 2002). Si bien no se encontró diferencias en las tasas de crecimiento entre periodos, si se encontró en el tamaño a la edad, donde las larvas en periodo cálido fueron más pequeñas a la misma edad que en el periodo frío. Puede que las larvas del periodo cálido hayan eclosionado con un tamaño menor, proveniente de huevos más pequeños, ya sea por un incremento del metabolismo dado por aumento de la temperatura y/o una menor calidad de los padres (Blaxter 1990, Raventos & Macpherson 2005, Fontes *et al*. 2011, Robertson & Collin 2015). Entonces, ¿es plausible pensar que se esté observando mortalidad selectiva por tamaño? La vulnerabilidad de las larvas de peces a la depredación depende del tamaño de estas, y ya se ha demostrado que la depredación es uno de los principales factores que influyen en la supervivencia en las larvas de peces (Pepin 1991, Shima & Findlay 2002 & Pepin *et al*. 2003). Sumando a esto, Raventos

& Macpherson (2005) encontraron en 2 especies de labridos que el tamaño de eclosión predijo la presencia de mortalidad selectiva por tamaño en etapas posteriores, más aún, cuando el tamaño es acumulativo y se propaga por el crecimiento a lo largo de la ontogenia (Vigliola & Meekan 2002, Fontes *et al*. 2011).

|Periodo de eclosión

La asociación de los procesos reproductivos de los peces y liberación larval (i.e., eclosión) a los ciclos lunares se ha encontrado en muchas especies costeras de Chile central (Contreras *et al*. 2013, Palacios-Fuentes *et al*. 2014, Castillo-Hidalgo *et al*. 2018). Contreras *et al*. (2013) evidenció que *Gobiesox marmuratus y Sicyases sanguineus* presentaron un patrón de eclosión lunar (un pulso de eclosión por ciclo lunar) y semilunar (dos pulsos de eclosión por ciclo lunar), respectivamente. *Helcogrammoides chilensis* presentó un periodo de eclosión semilunar (Palacios-Fuentes *et al*. 2014).

El ciclo lunar proporciona un conjunto de señales ambientales que permitiría que los peces puedan sincronizar el desove, asentamiento o eclosión, en base a las mareas y/o intensidad lumínica principalmente (Campana 1984, deBruyn & Meeuwig 2001). Las especies buscarán las condiciones propicias para el desarrollo y sobrevivencia de la descendencia. En este trabajo, no se encontró un patrón de eclosión asociado al ciclo lunar. A pesar de eso, el patrón temporalmente espaciado que se encontró en *A. crinitus*, podría permitir la disminución de la competencia intraespecífica, ya que evitaría el encuentro entre las distintas cohortes larvarias (Robertson *et al*. 1990).

Hay que considerar que este patrón puede variar temporal y espacialmente. En *S. australis* se encontró que el periodo de eclosión varió de un patrón asociado a las mareas de cuadratura en invierno, a un patrón asociado a las mareas de sicigia en primavera (Castillo-Hidalgo *et*

al. 2018). Además, en esta misma especie se encontró que los pulsos de eclosión variaron interanualmente (Rodríguez-Valentino *et al*. 2015). *S. australis* podría presentar plasticidad fenotípica a diferentes señales ambientales, dependiendo de lo que el organismo estaría privilegiando para poder asegurar la descendencia (Castillo-Hidalgo *et al*. 2018). Considerando lo anterior, es que la relación entre las variables biológicas y físicas deben ser examinadas a lo largo de series temporales más largas, más aún cuando la periodicidad de las variables puede ser mensual, como el caso del ciclo lunar (Kingsford & Fin 1997).

Factores biológicos y ambientales

Las condiciones oceanográficas son determinantes para el crecimiento larval de los peces (Bergenius *et al*. 2002, Takasuka & Aoki 2006, Pattrick & Strydom 2014). Pueden influir en distintas magnitudes dependiendo de la respuesta de los organismos. En este estudio se encontró que la temperatura del agua y el esfuerzo del viento zonal influyen significativamente sobre las tasas de crecimiento larval de *A. crinitus*. Además, la respuesta de las larvas difirió ontogénicamente.

En la zona costera, los eventos de afloramiento se han convertido en un factor importante en la dinámica local de las poblaciones marinas (Cury & Roy 1989, Pulgar *et al*. 2011). El ascenso e intrusión de las aguas subsuperficiales, después de los vientos intensos del sur y suroeste, aumenta la producción primaria y secundaria (Avaria *et al*. 1989, Kuznar *et al*. 2009), lo cual podría favorecer el éxito de alimentación de las larvas de peces (Galeano-Chavarría & Landaeta 2017). Según Narváez *et al*. (2015), El Quisco presenta una respuesta rápida a los vientos favorables a la surgencia, pudiendo tener un impacto mayor sobre estadios tempranos de los peces. En ese sentido, los eventos de afloramiento podrían influir sobre las larvas de *A. crinitus*. Pulgar *et al*. (2011) encontró que en zonas de afloramiento

(Chile central), el pez *Scartichthys viridis* presentó mayores indicadores de condición (ARN: ADN) y mayor tasa de crecimiento que en zonas de no afloramiento. A pesar de no haber sido incluida la dieta en este trabajo, debido a que se encontraron estómagos vacíos en gran parte de las larvas, en otra especie de labrisómido, *Calliclinus geniguttatus* estudiado en la Bahía El Quisco, se encontró una mayor respuesta alimentaria en primavera (periodo de mayor afloramiento) que en verano (Galeano-Chavarría & Landaeta 2017)

El régimen de vientos costeros presentó una variación estacional y diaria definida, impulsados principalmente por el componente de la brisa marina. Estos vientos presentan un patrón diario, el cual es generado por la diferencia de temperatura entre la tierra y el océano, siendo más intensos durante el día y más débiles durante la noche (Hyder *et al*. 2002, Narváez *et al*. 2015). Este patrón puede generar movimiento de aguas hacia la costa o mezcla vertical de la columna de agua, dependiendo de la intensidad del viento (Kaplan *et al*. 2003, Bonicelli *et al*. 2014, Narváez *et al*. 2015). Teniendo en cuenta, que el aumento del estrés del viento en la componente de brisa marina aumentó el TCI en larvas menores a 15 días, este factor podría estar actuando como un mecanismo de retención de larvas pequeñas y recién eclosionadas, y de organismos zooplanctónicos pequeños (microzooplancton como estadios larvales de copépodos, Galeano-Chavarría & Landaeta 2016, Vera-Duarte & Landaeta 2016) cerca de la costa (Patrick & Strydom 2014), habiendo mayor disponibilidad de alimento, lo cual podría influir positivamente en las tasas de crecimiento. En la bahía El Quisco se ha encontrado que las larvas de peces intermareales con huevos bentónicos (como *Auchenionchus crinitus*), muestran un claro patrón de distribución cerca de la costa, favoreciendo su alimentación y auto reclutamiento (Hernández-Miranda *et al.* 2003). Por otro lado, la migración vertical diaria podría actuar, junto con la periodicidad del viento (brisa marina) como mecanismo para la retención larval. Por ejemplo, en la misma zona de estudio

Poulin *et al*. (2002), hallaron que, en periodos de afloramiento, las larvas epineustónicas de *Concholepas concholepas* migraban evitando la advección y se mantenían retenidas en la costa. Un patrón similar se encontró en larvas de crustáceos estudiadas en el norte de California (Morgan *et al*. 2009).

Vientos más intensos en la componente zonal pueden generar disminución de la temperatura del agua dado por la mezcla vertical de la columna de agua, favoreciendo las tasas de crecimiento en larvas menores a 15 días de *A. crinitus*. Gran parte de los estudios han encontrado que la temperatura del agua de mar influye positiva y significativamente sobre las tasas de crecimiento larvales, siendo unos de los factores principales en el desarrollo de los organismos (Sponaugle *et al*. 2006, Grorud-Colvert & Sponaugle 2011). Sin embargo, en este trabajo se encontró un patrón totalmente contrario. Una de las posibles explicaciones ante este resultado, es que la temperatura al actuar sobre las tasas metabólicas podría influir negativamente sobre el crecimiento, considerando que a altas temperaturas se destina mayor energía al mantenimiento de estructuras más que a otra actividad (McCormick & Molony 1995). Además, incrementos de la temperatura pueden sostener aumentos en las tasas de crecimiento, solo si el suministro de alimento es suficiente para mantener optimamente el metabolismo del organismo (Anderson 1988, Blaxter 1992).

En otros trabajos han encontrado respuestas distintas ante la variabilidad de la temperatura, tanto en zona tropicales como templadas. Por ejemplo, en zonas tropicales las larvas de *Pomacentrus moluccensis* (McLeod *et al*. 2015) presentaron una baja correlación entre la temperatura y el crecimiento, a diferencia de *Thalassoma bifasciatum* (Sponaugle *et al*. 2006), donde la temperatura explicó alrededor del 70% de la variación del crecimiento. En zonas templadas, se observa un patrón similar, es el caso de larvas de *Engraulis ringens* (Contreras *et al*. 2017), donde la temperatura presentó una baja influencia en el crecimiento,

en cambio, en *Sebastes oculatus* (Landaeta *et al*. 2015), se encontró una alta correlación entre estas dos variables.

En el caso de las larvas mayor a 15 días, se encontró que menor variabilidad en las componentes zonal y meridional, y vientos menos intensos en la componente de brisa marina, favoreció la tasa de crecimiento individual. Según Lasker (1975) vientos menos intensos, generarían estratificación de la columna de agua, lo cual permitiría la agregación de organismos y las larvas tendrían mayores posibilidades de alimentación. Además, según la tríada de Bakun (1996), los procesos de enriquecimiento, concentración y retención deberían ser fundamentales para el reclutamiento de los peces. Aunque, la agregación podría permitir que las larvas estén más propensas a la depredación, al ser larvas más grandes, tiene la capacidad de natación más desarrollada que larvas pequeñas, evitando a los depredadores (Grorud-Colvert & Sponaugle 2011)

Considerando que solo se incluyó la temperatura y el esfuerzo del viento, hay que enfatizar en otros factores que podrían influir en el crecimiento larval y que no se pudieron considerar en este trabajo. Variables como el efecto parental, pueden jugar un rol importante en la determinación del potencial de crecimiento de las larvas y ya estudios han estimado su influencia sobre el crecimiento (McCormick 1998, Pepín *et al.* 2003, Green & McCormick 2005). Por ejemplo, Green & McCormick (2005) encontraron que la influencia de los padres explicaba el 52% de la varianza en las tasas de crecimiento en *Amphiprion melanopus*. Teniendo en cuenta, que *A. crinitus* presenta cuidado parental sobre los huevos depositados, es que la influencia de los padres puede ser determinante para el crecimiento larval de esta especie, por lo que, sería importante incluirlo en un futuro trabajo.

Finalmente, en este trabajo nos da cuenta de la importancia de las zonas costeras en las poblaciones de peces, en especial en la historia de vida temprana de especies

criptobentónicas. Por otro lado, se muestra la importancia de como procesos locales pueden tener mayor trascendencia que los eventos de mayor escala (mesoescala) en la ecología larval de los peces. En ese sentido, cobra relevancia que para trabajos posteriores se tengan en consideración variables locales, para determinar con mayor certeza la influencia del ambiente sobre la biología de los organismos.

CONCLUSIONES

- A nivel poblacional, la mortalidad larval de *A. crinitus* fue más alta en el periodo cálido (verano), pero el crecimiento larval se mantuvo constante entre las estaciones primavera-verano.

- A escala individual, existe una respuesta diferente durante la ontogenia temprana. Las larvas pequeñas (<15 días) presentaron un crecimiento positivo ante esfuerzo del viento zonal y negativo ante la temperatura del agua.

- En larvas grandes (>15 días), el esfuerzo del viento zonal y meridional influyen negativamente sobre el crecimiento larval de *Auchenionchus crinitus*.

- En *Auchenionchus crinitus* no se observa un patrón de eclosión asociado a las fases lunares.

- Considerando los enunciados señalados anteriormente, es que la hipótesis de este trabajo se acepta parcialmente, ya que se encontró que la variabilidad en las condiciones ambientales generó diferencias a nivel individual, pero no a escala poblacional.

LITERATURA CITADA

Anderson J. 1988. A Review of Size Dependent Survival During Pre-Recruit Stages of Fishes in Relation to Recruitment. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science 8: 55-66.

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.

Azocar C, G Claramunt, F Yáñez & M Futagawa. 2014. Efecto de la temperatura sobre el desarrollo embrionario y larval de *Graus nigra* (Kyphosidae) del norte de Chile. Revista de Biología Marina y Oceanografía 49 (1): 111-122.

Bakun A. 1996. Patterns in the Ocean. Ocean Processes and Marine Population Dynamics. University of California Sea Grant, California, USA, in cooperation with Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, La Paz, Baja California Sur, México. 323 pp.

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

Bergenius M, M Meekan, D Robertson, M McCormick. 2002. Larval growth predicts the recruitment success of a coral reef fish. Oecología 131: 521-525.

Blaxter J. 1992. The effect of temperature on larval Fishes. Netherlands Journal of Zoology 42 (2-3): 336-357.

Bonicelli J, C Moffat, S Navarrete, J Largier & F Tapia. 2014. Spatial differences in thermal structure and variability within a small bay: Interplay of diurnal winds and tides. Continental Shelf Research 88: 72-80.

Campana S. 1984. Lunar cycles of otolith growth in the juvenile starry flounder Platichthys stellatus. Marine Biology 80: 239-246.

Castillo G, E Aguilera, G Herrera, P Bernal, J Butler, L Chong, H González, C Oyarzún & C Veloso. 1985. Tasa de crecimiento larvario de la sardina española *Sardinops sagax* frente a Chile central, determinada por conteo de anillos diarios de otolitos. Biología Pesquera 14: 3-10.

Castillo-Hidalgo G, G Plaza, M Díaz-Astudillo & M Landaeta. 2017. Seasonal variations in early life traits of Sindoscopus australis (Blennioidei: Dactyloscopidae): hatching pattern, larval growth and bilateral asymmetry of otoliths. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 98(6): 1477-1485.

Clady M. 1976. Influence of temperature and wind on the survival of early stages of yellow perch, *Perca flavescens*, Journal of the Fisheries Research Board of Canada 33:1887-1893.

Contreras J, C Rodríguez-Valentino, M Landaeta, G Plaza, M Castillo & M Alvarado-Niño. 2017. Growth and mortality of larval anchoveta Engraulis ringens, in northern Chile during winter and their relationship with coastal hydrographic conditions. Fisheries Oceanography 1-12.

Contreras J, M Landaeta, G Plaza, F Ojeda & C Bustos. 2013. The contrasting hatching patterns and larval growth of two sympatric clingfishes inferred by otolith microstructure analysis. Marine and Freshwater Research 64: 157–167.

Cury P & C Roy. 1989. Optimal Environmental Window and Pelagic Fish Recruitment Success in Upwelling Areas. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 46: 670-680.

deBruyn A & J Meeuwig. 2001. Detecting lunar cycles in marine ecology: periodic regression versus categorical ANOVA. Marine Ecology Progress Series 214:307-310.

Díaz-Astudillo M, M Castillo, M Cáceres, G Plaza & M Landaeta. 2017. Oceanographic and lunar forcing affects nearshore larval fish assemblages from temperate rocky reefs. Marine Biology Research, DOI: 10.1080/17451000.2017.1335872.

Escribano R & W Schneider. 2007. The structure and functioning of the coastal upwelling system off central/southern Chile. Progress in Oceanography 75(3): 343–347.

Fontes J, R Santos, P Alfonso & J Casselle. 2011. Larval growth, size, stage duration and recruitment success of a temperate reef fish. Journal of Sea Research 65: 1-7.

Gagliano M, M McCormick & M Meekan. 2007. Survival against the odds: ontogenetic changes in selective pressure mediate growth-mortality trade-offs in a marine fish. Proceeding of The Royal Society 274: 1575-1582.

Galeano-Chavarría A & M Landaeta. 2017. Variación estacional en la ecología trófica de larvas de *Calliclinus geniguttatus* (Teleostei: Labrisomidae), en Chile central. Libro resumen 17° Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar, COLACMAR, Camboriú, Brasil.

García P & F Pérez. 2008. Propuesta de metodología para el análisis del error de posición en bases de datos espaciales mediante estadística circular y mapas de densidad. GeoFocus 8: 281-296.

Green B & M McCormick. 2005. Maternal and paternal effects determine size, growth and performance in larvae of a tropical reef fish. Marine Ecology Progress Series 289: 263-272.

Green B & 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.

Grorud-Colvert K & S Sponaugle. 2011. Variability in water temperature affects trait-mediated survival of newly settled coral reef fish. Oecología 165: 675-686.

Hader D, E Helbling, C Williamson & R Worrest. 2011. Effects of UV radiation on aquatic ecosystems and interactions with climate change. Photochemical & Photobiological Sciences 10: 242-260.

Hernández E & L Castro. 2000. Larval growth of the anchoveta *Engraulis ringens* during the winter spawning season off central Chile. Fisheries Bulletin 98: 704-710.

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

Hernández-Miranda E & P Ojeda. 2006. Inter-annual variability in somatic growth rates and mortality of coastal fishes off central Chile: an ENSO driven process? Marine Biology 149 (4): 925-936.

Hernández-Miranda E, A Palma & F Ojeda. 2003. Larval fish assemblages in nearshore coastal waters off central Chile: temporal and spatial patterns. Estuarine Coastal and Shelf Science 56: 1074-1092.

Herrera G, E Aguilera, G Castillo, & P Bernal. 1985. Growth of anchovy larvae *Engraulis ringens* in central Chile, determined by daily increment counts in otoliths. Biología Pesquera 14: 11-15.

Houde E. 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. American Fisheries Society Symposium 2: 17–29.

Houde E. 1989. Comparative Growth, Mortality, and Energetics of Marine Fish Larvae: Temperature and Implied Latitudinal Effects. Fishery Bulletin 87: 471-495.

Hunt Jr. G, P Stabeno, G Walters, E Sinclair, R Brodeur, J Napp & N Bond. 2002. Climate change and control of the southeastern Bering Sea pelagic ecosystem. Deep-Sea Research II 49: 5821-5853.

Hyder P, J Simpson & S Christopoulos. 2002. Sea-breeze forced diurnal surface currents in the Thermaikos Gulf, North-west Aegean. Continental Shelf Research 22: 585-601.

Kaemingk M, B Graeb & D Willis. 2014. Temperature, Hatch Date, and Prey Availability Influence Age-0 Yellow Perch Growth and Survival. Transactions of the American Fisheries Society 143: 845–855.

Kaplan D, J Largier, S Navarrete, R Guiñez & J Castilla. 2003. Large diurnal temperature fluctuations in the nearshore water column. Estuarine Coastal and Shelf Science 57: 385-398.

Karjalainen J, O Urpanen, T Keskinen, H Huuskonen, J Sarvala, P Valkeajarvi & T Marjomaki. 2016. Phenotypic plasticity in growth and fecundity induced by strong population fluctuations affects reproductive traits of female fish. Ecology and Evolution 6 (3): 779-790.

Kingsford M & M Finn. 1997. The influence of phase of the moon and physical processes on the input of presettlement fishes to coral reefs. Journal of Fish Biology 5: 176-205.

Kohn Y & K Clements. 2011. Pelagic larval duration and population connectivity in New Zealand triplefin fishes (Tripterygiidae). Environmental Biology of Fishes 91(3): 275-286.

Landaeta M, C Bustos, J Contreras, F Salas-Berríos, P Palacios-Fuentes, M Alvarado-Niño, J Letelier & F Balbontín. 2015. Larval fish feeding ecology, growth and mortality from two basins with contrasting environmental conditions of an inner sea of northern Patagonia, Chile. Marine Environmental Research 106: 19-29.

Landaeta M, G López, N Suarez-Donoso, C Bustos & F Balbontín. 2012. Larval fish distribution, growth and feeding in Patagonian fjords: potential effects of freshwater discharge. Environmental Biology of Fishes 93: 73-87.

Landaeta M, J Contreras, C Bustos & A Pérez-Matus. 2015. Growth and condition of larval rockfish in a Patagonian fjord-type inlet: role of hydrographic conditions and food availability. Aquatic Ecology 49: 573-584.

Landaeta M, V Nowajewski, L Paredes & C Bustos. 2018. Early life history traits of the blenny *Auchenionchus crinitus* (Teleostei: Labrisomidae) off northern Chile. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 1-6.

Lasker R. 1975. Field criteria for survival of anchovy larvae: the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. Fishery Bulletin 73 (3): 453-462.

Leta H & A Keim. 1982. Lectura de edades en otolitos de peces teleósteos. Instituto Nacional de Pesca. Proyecto FAO, Montevideo.

Mansur L, D Catalán, G Plaza, M Landaeta & P Ojeda. 2013. Validations of the daily periodicity of increment deposition in rocky intertidal fish otoliths of the south-eastern Pacific Ocean. Revista de Biología Marina y Oceanografía 48 (3): 629-633.

Mansur L, G Plaza, M Landaeta & P Ojeda. 2014. Planktonic duration in fourteen species of intertidal rocky fishes from the south-eastern Pacific Ocean. Marine and Freshwater Research 65: 901-909.

McCormick M & B Molony. 1995. Influence of water temperature during the larval stage on size, age and body condition of a tropical reef fish at settlement. Marine Ecology Progress Series 118: 59-68.

McCormick M. 1998. Behaviorally induced maternal stress in a fish influences progeny quality by a hormonal mechanism. Ecology 79 (6): 1873–1883.

McGurk M. 1986. Natural mortality of marine pelagic fish eggs and larvae: role of spatial patchiness. Marine Ecology Progress Series 34: 227-242.

McLeod I, R Jones, G Jones, M Takahashi & M McCormick. 2015. Interannual variation in the larval development of a coral reef fish in response to temperature and associated environmental factors. Marine Biology 162 (12): 2379-2389.

Meekan M, J Carleton, A McKinnon, K Flynn & M Furnas. 2003. What determines the growth of tropical reef fish larvae in the plankton: food or temperature? Marine Ecology Progress Series. 256: 193-204.

Miller T, L Crowder, J Rice & E Marschall. 1988. Larval Size and Recruitment Mechanisms in Fishes: Toward a Conceptual Framework. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 45: 1657-1670.

Miner B, S Sultan, S Morgan, D Padilla & R Relyea. 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. TRENDS in Ecology and Evolution 20 (12): 685-692.

Morales, C, H González, S Hormazábal, G Yuras, J Letelier & L Castro 2007. The distribution of chlorophyll-a and dominant planktonic components in the coastal transition zone off Concepción, central Chile, during different oceanographic conditions. Progress in Oceanography 75(3): 452–469.

Morales-Nin B. 1992. Determinación del crecimiento de peces óseos en base a la microestructura de los otolitos. FAO: Documento técnico de pesca 322, Roma, 58 pp.

Morgan S, J Fisher, S Miller, S McAfee & J Largier. 2009. Nearshore larval retention in a region of strong upwelling and recruitment limitation. Ecology 90 (12): 3489-3502.

Moser H. 1996. The Early Stages of Fishes in the California Current Region, CalCOFI Atlas 33”. 1505 pp. National Marine Fisheries Service, California.

Muñoz G & R Castro. 2012. Comunidades de parásitos eumetazoos de peces labrisómidos de Chile Central. Revista de Biología Marina y Oceanografía 47 (3): 565-571.

Narváez D, E Poulin, G Leiva, E Hernández, J Castilla & S Navarrete. 2004. Seasonal and spatial variation of nearshore hydrographic conditions in central Chile. Continental Shelf Research 24:279–92.

Núñez-Acuña P. 2017. Cambios morfológicos y alometría ontogenética en larvas de chalaco, *Auchenionchus crinitus* (Jenyns, 1842) asociado a la variabilidad ambiental costera, utilizando morfometría geométrica. Tesis pregrado, Facultad de Ciencias del Mar y de Recursos Naturales, Universidad de Valparaíso, 84 pp.

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

Patrick P & N Strydom. 2014. Larval fish variability in response to oceanographic features in a nearshore nursery area. Journal of Fish Biology 85: 857-881.

Pepin P, J Dower & F Davidson. 2003. A spatially explicit study of prey–predator interactions in larval fish: assessing the influence of food and predator abundance on larval growth and survival. Fisheries Oceanography 12 (1): 19-33.

Pepin P. 1991. Effect of temperature and size on development, mortality and survival rates of the pelagic early life history stages of marine fish. Journal of Fisheries and Aquatic Science. 48: 503-518.

Poulin E, A Palma G Leiva, D Narváez, R Pacheco, S Navarrete & J Castilla. 2002. Avoiding offshore transport of competent larvae during upwelling events: The case of the gastropod *Concholepas concholepas* in Central Chile. Limnology and Oceanography 47 (4): 1248-1255.

Pulgar J, M Álvarez, J Morales, M García-Huidobro, M Aldana, F Ojeda & V Pulgar. 2011. Impact of oceanic upwelling on morphometric and molecular indices of an intertidal

fish Scartichthys viridis (Blenniidae). Marine and Freshwater Behaviour and Physiology 44 (1): 33-42.

Raventos N & E Macpherson. 2005. Effect of pelagic larval growth and size-at-hatching on post-settlement survivorship in two temperate labrid fish of the genus *Symphodus*. Marine Ecology Progress Series 285: 205-211.

Robertson D & R Collin. 2015. Inter- and Intra-specific variation in egg size among reef fishes across the Isthmus of Panama. Frontiers in Ecology and Evolution 2: 1: 15.

Robertson D, C Petersen & J Brawn. 1990. Lunar reproductive cycles of benthic brooding reef fishes: reflections of larval biology or adult biology? Ecological Monographs 60(3): 311-329.

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

Rodríguez-Valentino C, M Landaeta, G Castillo-Hidalgo, C Bustos, G Plaza & P Ojeda. 2015. Interannual variations in the hatching pattern, larval growth and otolith size of a sand-dwelling fish from central Chile. Helgoland Marine Research 69: 293-303.

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

Russell G. 2013. The Conservation and Ecology of Cryptobenthic Fishes on Rocky Reefs in the Gulf of California, México. Doctoral thesis, University of California, San Diego, 171 pp.

Sáez S & G Pequeño. 2009. Updated, illustrated and annotated taxonomic key for fishes of the family labrisomidae from Chile (Perciformes: Blennioidei). Gayana 73(1): 130-140.

Shima J & A Findlay. 2002. Pelagic larval growth rate impacts benthic settlement and survival of a temperate reef fish. Marine Ecology Progress Series 235: 303-309.

Sifa L & J Mathias. 1987. The critical period of high mortality of larvae fish - a discussion based on current research*. Chinese Journal of Oceanology and Limnology 5 (1): 80-96.

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

Sponaugle S, K Grorud-Colvert & D Pinkard. 2006. Temperature-mediated variation in early life history traits and recruitment success of the coral reef fish *Thalassoma bifasciatum* in the Florida Keys. Marine Ecology Progress Series 308: 1-15.

Takahashi M, M McCormick, P Munday & G Jones. 2012. Influence of seasonal and latitudinal temperature variation on early life-history traits of a coral reef fish. Marine and Freshwater Research 63 (10): 856-864.

Takasuka A & I Aoki. (2006). Environmental determinants of growth rates for larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in different waters. Fisheries Oceanography 15: 139–149.

Takasuka A, Y Oozeki, I Aoki, R Kimura H Kubota, H Sugisaki & T Akamine. 2008. Growth effect on the otolith and somatic size relationship in Japanese anchovy and sardine larvae. Fisheries Science 74: 308-313.

Takemura A, M Rahman & J Park. 2010. External and internal controls of lunar-related reproductive rhythms in fishes. Journal of Fish Biology 76: 7-26.

Tapia F, J Largier, M Castillo, E Wieters & S Navarrete. 2014. Latitudinal discontinuity in thermal conditions along the nearshore of Central-Northern Chile. Plos One 9(10): e110841.

Vigliola L & M Meekan. 2002. Size at hatching and planktonic growth determine post-settlement survivorship of a coral reef fish. Oecología 131: 89-93.

Zaniolo F, F Borges, H Figueiredo & J Sabino. 2004. Courtship behavior and spawning of the hairy blenny Labrisomus nuchipinnis (Labrisomidae) in southeastern Brazil. Neotropical Ichthyology 2(3):163-166.