Research Article

Distribución del ictioplancton en la Patagonia austral de Chile: potenciales efectos del deshielo de Campos de Hielo Sur

Mauricio F. Landaeta¹, Claudia A. Bustos², Pamela Palacios-Fuentes¹, Pablo Rojas³ & Fernando Balbontín¹

 ¹Facultad de Ciencias del Mar y de Recursos Naturales, Universidad de Valparaíso P.O. Box 580, Reñaca, Viña del Mar, Chile
²Programa Doctorado en Acuicultura, Universidad Católica del Norte, P.O. Box 117, Coquimbo, Chile
³División de Investigación en Acuicultura, Centro de Maricultura Hueihue

Instituto de Fomento Pesquero, Ancud, Chile

RESUMEN. Durante octubre-noviembre de 2009 se realizó un crucero oceanográfico entre 50 y 53°S de Chile austral, en las cercanías del glaciar Campos de Hielo Sur. Las estaciones cercanas al glaciar presentaron baja temperatura (1-3°C) y salinidad (< 25), y alta estabilidad (frecuencia de Brunt-Väisälä N > 0,1 ciclos s⁻¹). Los principales taxa del ictioplancton fueron huevos y larvas de sardina fueguina *Sprattus fuegensis*, pez hacha *Maurolicus parvipinnis*, Macrouridae y merluza austral *Merluccius australis*. El desove principal de *S. fuegensis* (~ 8000 huevos 10 m⁻²) ocurrió en zonas mezcladas de la plataforma continental adyacente, mientras que el desove de *M. parvipinnis* ocurrió en canales intermedios asociado a valores intermedios de estabilidad (*N*~0,06 ciclos s⁻¹). Se observó una nula o baja abundancia de huevos y larvas de peces en las cercanías del glaciar, y la abundancia de huevos de *M. parvipinnis* estuvo relacionada positivamente con la temperatura y salinidad del agua de mar y el diámetro de los huevos de *S. fuegensis*. La relación entre deshielo e ictioplancton podría tener consecuencias en el transporte advectivo y mortalidad masiva de huevos y larvas de peces y el acople pelágico-bentónico en la Patagonia austral de Chile. Como el cambio climático global ha incrementado los deshielos de glaciares en latitudes altas, y el aumento del ingreso de aguas de baja temperatura y salinidad podría tener consecuencias en el ictioplancton de la Patagonia chilena.

Palabras clave: estratificación, distribución, ictioplancton, Campo de Hielo Sur, sur de Chile.

Ichthyoplankton distribution in South Patagonia, Chile: potential effects of ice melting from the Southern Ice Field

ABSTRACT. In October-November 2009, an oceanographic survey was carried out between 50 and 53°S off southern Chile, near the Southern Ice Field. The stations near the glacier showed low temperatures (1-3°C) and salinity (< 25), and high stability (Brunt-Väisälä frequency N > 0.1 cycles s⁻¹). Main ichthyoplankton taxa were eggs and larvae of southern sprat *Sprattus fuegensis*, lightfish *Maurolicus parvipinnis*, Macrouridae, and southern hake *Merluccius australis*. The main spawning area of *S. fuegensis* (~8000 eggs 10 m⁻²) occurred in mixed zones of the adjacent continental shelf, whereas the spawning of *M. parvipinnis* occurred in intermediate channels associated with medium stability values (*N*~0.06 cycles s⁻¹). Fish egg and larval abundances were null or scarce near the glacier, and the abundance of *M. parvipinnis* eggs was positively related to the temperature and salinity of the water column, and negatively related to water column stability. Moreover, a negative relationship was observed between seawater density and the diameter of *S. fuegensis* eggs. The relation between ice melting and ichthyoplankton may have consequences for advective transport and mass mortality of fish eggs and larvae, as well as pelagic-benthic coupling in the Chilean South Patagonia. Global climate change has increased glacier ice melting at high latitudes, and the increased entry of colder, less saline waters in coastal areas may have consequences for the ichthyoplankton in the Chilean Patagonia.

Keywords: stratification, distribution, ichthyoplankton, Southern Ice Field, southern Chile.

Corresponding author: Mauricio F. Landaeta (mauricio.landaeta@uv.cl)

INTRODUCCIÓN

La zona sur austral de Chile (41°30'S-56°S) se caracteriza por presentar una geometría costera compleja, caracterizada por fiordos, islas, canales y archipiélagos, con una longitud de 1600 km y un área superficial de aproximadamente 240.000 km² (Palma & Silva, 2004). A lo largo de esta zona también hay numerosos aportes de agua dulce, provenientes de descargas de ríos de régimen pluvial, nival y mixto (Dávila *et al.*, 2002), de lluvias (2000-5000 mm año⁻¹). Strub et al., 1998) y deshielos de glaciares, que generan una capa superficial de agua de baja densidad con una fuerte picnoclina a aproximadamente 20-30 m de profundidad y una capa profunda de mayor densidad. Como consecuencia de esto, el sistema se comporta como un estuario, con una capa superficial de mayor velocidad que se mueve hacia fuera de la costa y una capa profunda que ingresa al sistema con menor velocidad (Silva et al., 1997).

Este sistema estuarino presenta fuertes variaciones estacionales en la incidencia de radiación solar que afectan significativamente la variabilidad de la biomasa fitoplanctónica y la producción primaria en la capa de mezcla (Iriarte et al., 2007), produciendo cambios en la estructura del ecosistema desde una clásica trama trófica pelágica en primavera a una trama microbiana en invierno (González et al., 2010). Acoplado al aumento de fitoplancton coincide una mayor actividad reproductiva en primavera de crustáceos decápodos (Mujica & Medina, 2000; Mujica & Nava, 2010) y peces marinos (Landaeta & Castro, 2006a; Landaeta et al., 2009), cuando se presenta mayor oferta alimenticia y menor cantidad de predadores gelatinosos (p.e., Chaetognatha, Sagitta spp., Eukrohnia hamata, Villenas et al., 2009).

Por otra parte, a lo largo de Chile austral ocurren cambios en los aportes de agua dulce, que generan dos zonas de muy baja salinidad cerca de 44º-46ºS (por aportes de ríos de alto caudal) y alrededor de 52°-53°S (por efecto de deshielos, Dávila et al., 2002) y que no sólo incrementan la estabilidad de la columna de agua, sino que aumentan los gradientes verticales y horizontales de densidad. De esta forma ocurre agregación de partículas en estas zonas frontales, desde parches de alimento planctónico (Landaeta & Castro, 2006b) hasta macroalgas flotando a la deriva (i.e., Macrocystis pyrifera y Durvillaea antarctica, Hinojosa et al., 2010). Aunque se han postulado relaciones positivas significativas entre la abundancia de estados tempranos de peces y la estabilidad en la zona norte de la Patagonia Chilena (Bustos et al., 2007, 2008a, 2008b), que podrían tener consecuencias positivas para la alimentación larval (Landaeta &

Castro, 2006b), recientemente, se ha detectado que en zonas donde ocurren deshielos (i.e., baja temperatura y salinidad), tanto la diversidad como la abundancia de huevos y larvas de peces es baja (Bustos *et al.*, 2010).

Los deshielos de glaciares pueden causar mortalidad masiva de zooplancton, particularmente durante verano, con estimaciones de biomasa muerta de 0,17 gC m⁻² (Węslawski & Legezyńska, 1998). Los mecanismos que generan mortalidad asociados a una fuente de agua dulce se deben a la incapacidad del zooplancton de evadir el agua de baja salinidad por la mezcla turbulenta y morir por estrés osmótico (Kaartvedt & Aksnes, 1992; Eiane & Daase, 2002). Por lo tanto, es posible hipotetizar que la distribución espacial y la abundancia de estados tempranos de peces para aquellas especies que usan esta área como zona de desove y crianza larval temprana podrían ser afectados por los deshielos de Campo de Hielo Sur en la zona austral de Chile (50°-53°S). El objetivo del presente trabajo es establecer la distribución espacial del ictioplancton en la zona de influencia del glaciar Campos de Hielo Sur durante la época de primavera austral, relacionar la abundancia con variables ambientales y sugerir posibles consecuencias del incremento del deshielo producto del cambio climático global en la Patagonia Chilena.

MATERIALES Y MÉTODOS

Durante octubre y noviembre de 2009 se realizó un crucero oceanográfico entre 50°06'S y 52°45'S a bordo del buque científico AGOR Vidal Gormaz (Fig. 1), que comprendió el muestreo de 40 estaciones. En cada una de ellas se midieron las variables hidrográficas de la columna de agua con un CTD Seabird SB-19 desde la superficie hasta 500 m de profundidad o hasta 10 m por sobre el fondo. El zooplancton fue capturado mediante lances doble oblicuos con una red Tucker trawl (1 m^2 de boca, mallas de 300 µm de apertura), con sistema de dos redes y flujómetro para estimar el volumen filtrado de cada red. Una vez a bordo, las redes fueron lavadas y las muestras de los lances de bajada (p.e., 0-200 m) fueron preservadas en formalina al 4% tamponeada con borato de sodio, y las muestras de los lances de subida (p.e., 200-0 m) fueron fijados con etanol al 75%, para análisis de otolitos (no incluidos). Los volúmenes filtrados variaron entre 22,74 y 897,20 m³ lance⁻¹ (promedio \pm desviación estándar, 221,94 \pm $150.94 \text{ m}^3 \text{ lance}^{-1}$).

En laboratorio, se separaron los huevos y larvas de peces de las muestras preservadas en formalina. El



Figura 1. Zona de estudio, indicando la posición de las estaciones de muestreo y transectas. Figure 1. Study area, showing location of sampling stations and transects.

ictioplancton fue identificado hasta el nivel taxonómico más bajo posible basado en las descripciones de Ciechomski (1971); Moser (1996); Balbontín et al. (2004); Uribe & Balbontín (2005); Bustos & Landaeta (2005) y Landaeta et al. (2008). Los huevos fueron contados y separados en tres estados: (a) estado I, sin embrión, (b) estado II, con embrión temprano y (c) estado III, pre-eclosión. Se tomaron aleatoriamente huevos de sardina fueguina Sprattus fuegensis para medir su diámetro. Se realizaron tres medidas de diámetro de cada huevo independiente de su estado de desarrollo- bajo una lupa estereomicroscópica Olympus SZ-61 con cámara digital Moticam 2000 (2.0M Píxel), usando el software Motic Images Plus 2.0 y se calculó el promedio de las tres mediciones de tamaño de cada huevo. Se comprobó la normalidad de los datos de tamaño de los huevos con una prueba de Shapiro-Wilks. La abundancia de huevos y larvas de peces fue estandarizada en individuos por 10 m² (ind 10 m⁻²).

Con la información del CTD, se calculó como estimador de la estabilidad de la columna de agua para cada una de las estaciones oceanográficas, la frecuencia de Brunt-Väisälä ($N = [(g/\rho) \ge (\partial \rho/\partial z)]^{1/2}$), donde g es la gravedad (9,8 m s⁻²), ρ es la densidad del agua de mar, y z es la profundidad, que es la frecuencia a la cual oscilará una partícula desplazada verticalmente dentro de un ambiente estáticamente estable.

Se realizaron regresiones lineales simples por mínimos cuadrados entre las variables ambientales (temperatura, salinidad, estabilidad), el diámetro de los huevos de *S. fuegensis* y la abundancia estandarizada de huevos y larvas de algunos taxa seleccionadas, calculando el 95% de intervalo de confianza de los modelos lineales. Los valores de temperatura y salinidad correspondieron al promedio de los datos recolectados por el CTD en la columna de agua muestreada por la red. El valor de estabilidad corresponde al valor máximo obtenido en la columna de agua de cada una de las estaciones oceanográficas. Los valores de abundancia del ictioplancton y frecuencia de Brunt-Väisälä fueron transformados con logaritmo en base 10.

Para investigar la relación entre las variables oceanográficas con la abundancia del ictioplancton se utilizó el Análisis de Componentes Principales (ACP) (Jongmann *et al.*, 1995). Este análisis permite identificar un mínimo de componentes funcionales (variables oceanográficas) que pueden explicar la distribución de las variables dependientes (huevos y larvas de peces). Adicionalmente, se utilizó la prueba de correlación R de Spearman (Hays, 1981) para investigar la relación entre las diferentes variables oceanográficas con la abundancia de larvas y huevos de las diferentes taxa.

RESULTADOS

Características hidrológicas y estabilidad de la columna de agua

Las condiciones hidrológicas de la columna de agua en la zona de estudio estuvieron influidas por los deshielos del glaciar Campos de Hielo Sur (CHS) (Tabla 1, Figs. 2 y 3). Se detectaron bajas temperaturas (1,4°C) y bajas salinidades (14,62) en las cercanías al glaciar, generando aguas de baja densidad del agua ($\sigma_t = 11,47 \text{ kg m}^{-3}$) y alta estabilidad de la columna de agua $(0,16 \text{ ciclos s}^{-1})$ (Tabla 1). Espacialmente, se observó que en el seno Europa ocurrió una inversión térmica entre 5 a 20 m de profundidad, con aguas de baja temperatura (1-3°C) y baja salinidad (< 25) provenientes de deshielos de CHS, y un gradiente horizontal de densidad entre seno Europa y canal Concepción. Esto provocó una columna de agua altamente estratificada y estable en los primeros 40 m de la columna de agua del seno Europa, con valores de frecuencia de Brunt-Väisälä mayores a 0,1 ciclos s^{-1} (Fig. 2). En cambio, en la boca del canal Concepción y en la plataforma continental advacente, se detectaron valores de temperatura $> 8^{\circ}$ C, salinidad > 31 y una columna de agua altamente mezclada (N < 0.025 ciclos s⁻¹) (Fig. 2).

En el golfo Almirante Montt, con cierta influencia de CHS, se detectaron aguas de baja temperatura (~7°C), salinidad (< 25), densidad (< 20 kg m⁻³) y mayor estabilidad (N > 0,025 ciclos s⁻¹) (Fig. 3). Se observó que el Paso M. Vicuña, una morrena que reduce la profundidad máxima a ~55 m, impidió la intrusión de aguas de origen oceánico (> 8°C, > 31, > 24 kg m⁻³) al interior del golfo Almirante Montt. Además, a lo largo de los canales Smyth y Unión (Fig. 1), la picnoclina y la mayor estabilidad se encontraron aproximadamente a 50 m de profundidad (Fig. 3). Para el área y periodo de estudio hubo una relación significativa entre la temperatura promedio de la columna de agua muestreada y el valor máximo estimado de la frecuencia de Brunt-Väisälä (F = 15,88; g.l. 1, 33; P < 0,001), al igual que con la salinidad (F = 6,72; g.l. 1, 33; P = 0,014). Es decir, las zonas que presentaron baja temperatura y baja salinidad (i.e., zonas de deshielo) fueron altamente estables, y por tanto, N es un buen estimador del efecto de deshielo en la zona de estudio.

Composición y distribución del ictioplancton

Durante el crucero oceanográfico realizado en primavera de 2009 se recolectó un total de 5511 huevos y 676 larvas de peces, correspondientes a 22 y 19 taxa, respectivamente (Tablas 2 y 3). Los huevos de sardina fueguina Sprattus fuegensis y el pez hacha Maurolicus parvipinnis fueron los más importantes durante el periodo de estudio, con 64,6 y 28,1% de dominancia, respectivamente. Otros taxa importantes en el área de estudio fueron los huevos de merluza austral Merluccius australis, pejerrata (familia Macrouridae) y lenguado austral (Hippoglossina sp., probablemente H. mystacium) (Tabla 2). Entre las larvas de peces, los taxa más importantes fueron M. parvipinnis, S. fuegensis, Bathylagichthys parini, Macrouridae, Sebastes oculatus y M. australis (Tabla 3). Cabe destacar la recolección por primera vez en aguas chilenas de una postlarva de 12,4 mm de Psychrolutes marmoratus (Psychrolutidae), caracterizada por un cuerpo globoso, fuertemente pigmentado, con presencia de estructuras espinosas en la zona frontal de la cabeza, supraocular y dorsalmente a la altura de la inserción de la aleta pectoral¹.

Los huevos recientemente desovados (estado I) de S. *fuegensis* fueron recolectados a lo largo del canal Concepción y en la plataforma continental adyacente, a lo largo del estero Las Montañas (que no tiene conectividad con CHS) y en el golfo Almirante Montt (Fig. 4). Los huevos más desarrollados y las larvas se recolectaron en estas mismas áreas, destacando las mayores abundancias (~8000 huevos 10 m⁻²) sobre la plataforma continental y su ausencia en las estaciones más cercanas al glaciar. Se detectaron bajas abundancias (< 100 ind 10 m⁻²) de huevos y larvas en las cercanías del Estrecho de Magallanes (Fig. 4). Un patrón totalmente diferente presentó la distribución espacial de los estados tempranos del pez hacha M. parvipinnis. En general, los canales (Concepción, Sarmiento, Unión, Smyth) fueron utilizados como

¹http://ictioplanctonenchile.blogspot.com/2010/05/postlarvade-psychrolutidae.html



Table 1. Summary of hydrographic conditions found during the cruise CIMAR 15 in October-November 2009.

	Temperatura (°C)	Salinidad	$\sigma_t (kg m^{-3})$	Brunt-Väisälä (ciclos s ⁻¹)
Mínimo	1,428	14,626	11,479	0
Máximo	9,472	33,484	26,073	0,165
Promedio	8,260	31,586	24,549	0,012
Desviación estándar	0,861	3,148	2,386	0,013
Mediana	8.595	33.017	25,595	0.007



Figura 2. Secciones verticales de condiciones oceanográficas de la transecta con línea continua indicada en la Figura 1. Los puntos indican los datos extraídos de los lances de CTD.

Figure 2. Vertical sections of oceanographic conditions of continuos line transect showed in Figure 1. Dots correspond to data from CTD casts.

zonas de desove (Fig. 5), con abundancias totales de los huevos entre 40 y 897 huevos 10 m⁻² (Tabla 2), y con una distribución espacial similar de las larvas. La abundancia fluctuó entre 3 y 293 larvas 10 m⁻² (Tabla 3). No obstante, en las estaciones más cercanas al glaciar no se detectaron huevos de esta especie y se recolectaron bajas densidades (0-13 ind 10 m⁻²) de larvas de *M. parvipinnis* (Fig. 5).

Aguas de deshielo y su relación con el ictioplancton Los huevos de sardina fueguina presentaron un rango amplio de tamaños, variando entre 0,922 y 1,361 mm

(*n* = 127), con distribución normal de los diámetros (prueba de Shapiro-Wilks, W = 0,992, *P* = 0,719) (Fig. 6a). Los huevos de mayor tamaño (> 1,25 mm) fueron recolectados en aguas de menor temperatura (< 7°C) y salinidad (< 21), producto de los deshielos, que generaron aguas de baja densidad (σ_t = 16-17 kg m⁻³, Fig. 6b). De hecho, el diámetro de los huevos de *S*. *fuegensis* tuvo una relación negativa y significativa (*P* < 0,001) con la densidad del agua de mar (Fig. 6b).

De los otros componentes del ictioplancton, sólo la abundancia de los huevos del pez hacha *Maurolicus*



Figura 3. Secciones verticales de condiciones oceanográficas de la transecta con línea segmentada indicada en la Figura 1. Los puntos indican los datos extraídos de los lances de CTD.

Figure 3. Vertical sections of oceanographic conditions of dotted line transect showed in Figure 1. Dots correspond to data from CTD casts.

Tabla 2. Composición y abundancia (ind 10 m^{-2}) de huevos de peces capturados durante primavera de 2009. DE: desviación estándar. Dominancia es el porcentaje de abundancia del taxon con respecto a la abundancia total. Ocurrencia es el porcentaje de estaciones oceanográficas con presencia positiva del taxon con respecto al total de estaciones muestreadas.

Table 2. Composition and abundance (ind 10 m^{-2}) of fish eggs collected in spring 2009. DE: standard deviation. Dominance is the percentage of taxon abundance in relation to the whole abundance. Occurrence is the percentage of oceanographic stations with positive presence of taxon respective to total sampled stations.

Taxa	Media	DE	Mediana	Dominancia	Ocurrencia	Rango de abundancia	
				(%)	(%)		
Sprattus fueguensis	946,60	2613,10	21,54	64,60	45,00	2,23 - 8163,38	
Maurolicus parvipinnis	246,70	267,90	126,85	28,06	75,00	8,34 - 897,03	
Merluccius australis	63,07	165,89	11,94	3,35	35,00	2,23 - 634,81	
Normanichthys crockeri	15,87	-	15,87	0,06	2,50	15,87	
Genypterus blacodes	7,47	0,51	7,54	0,08	7,50	6,93 - 7,94	
Macroronus magellanicus	6,47	1,80	6,47	0,05	5,00	5,19 - 7,75	
Lampanyctodes hectoris	4,46	-	4,46	0,02	2,50	4,46	
Prolatilus jugularis	3,11	-	3,11	0,01	2,50	3,11	
Hippoglossina sp.	25,98	22,56	24,02	0,30	7,50	4,46 - 49,45	
Macrouridae	26,18	36,77	12,01	1,29	32,50	3,40 - 118,83	
Pinguipedidae	6,18	-	6,18	0,02	2,50	6,18	
Huevos no identificados	21,12	45,38	11,84	2,16	67,50	2,22 - 243,84	

Tabla 3. Composición y abundancia (ind 10 m^{-2}) de larvas de peces capturadas durante primavera de 2009. DE: desviación estándar. Dominancia es el porcentaje de abundancia del taxon con respecto a la abundancia total. Ocurrencia es el porcentaje de estaciones oceanográficas con presencia positiva del taxón con respecto al total de estaciones muestreadas.

Table 3. Composition and abundance (ind 10 m⁻²) of fish larvae collected in spring 2009. DE: standard deviation. Dominance is the percentage of taxon abundance in relation to the whole abundance. Occurrence is the percentage of oceanographic stations with positive presence of taxon respective to total sampled stations.

Taxa	Media	DE	Mediana	Dominancia	Ocurrencia	Rango de abundancia
				(%)	(%)	
Sprattus fuegensis	54,61	70,19	23,39	18,09	42,50	3,77 - 249,40
Bathylagichthys parini	53,91	75,41	15,09	17,86	42,50	5,68 - 222,79
Maurolicus parvipinnis	66,06	69,59	44,56	42,47	82,50	3,11 - 293,72
Merluccius australis	17,75	19,28	9,21	4,15	30,00	5,19 - 73,35
Macruronus magellanicus	24,02	-	24,02	0,47	2,50	24,02
Macrouridae	23,38	25,55	12,01	5,01	27,50	3,11 - 89,12
Genypterus blacodes	19,78	13,48	19,11	1,54	10,00	7,52 - 33,36
Cataetyx messieri	9,85	2,13	9,85	0,38	5,00	8,34 - 11,35
Sebastes oculatus	15,63	16,92	11,78	4,87	40,00	4,97 - 74,18
Helicolenus lenguerichi	3,11	-	3,11	0,06	2,50	3,11
Agonopsis chiloensis	3,11	-	3,11	0,06	2,50	3,11
Leptonotus blainvilleanus	10,16	-	10,16	0,20	2,50	10,16
Psychrolutes marmoratus	3,78	-	3,78	0,07	2,50	3,78
Notothenia sp. 1	9,49	5,43	9,33	0,92	12,50	3,78 - 17,03
Notothenia sp. 2	8,85	0,90	8,89	0,52	7,50	7,94 - 9,73
Seriolella caerulea	7,56	6,29	7,56	0,29	5,00	3,11 - 12,01
Sp. A	6,18	-	6,18	0,12	2,50	6,18
Sp. B	5,32	0,50	5,32	0,21	5,00	4,97 - 5,68
Sp. C	6,93	-	6,93	0,14	2,50	6,93
No identificado	16,45	13,20	14,14	2,57	20,00	5,29 - 44,28

parvipinnis se relacionó significativamente con las variables ambientales de la columna de agua (Fig. 7). Se encontró una reducción significativa de la abundancia de sus huevos en zonas con menor temperatura (relación positiva, Fig. 7a, P = 0,0060), menor salinidad (relación positiva, Fig. 7b, P = 0,0007) y mayor estabilidad de la columna de agua (relación negativa, Fig. 7c, P = 0,0063), correspondientes a las estaciones cercanas a CHS.

Los dos primeros componentes principales (ACP) explicaron el 70% de la varianza. La contribución de las estaciones con mayor abundancia de ictioplancton con las variables oceanográficas de los dos primeros componentes fue utilizada para realizar asociaciones estadísticas entre ambos tipos de variables. Se detectaron tres tipos de asociaciones entre las diferentes estaciones de muestreo y las variables oceanográficas (Fig. 8). El primer grupo compuesto por el 63% de las estaciones se asoció positivamente con valores intermedios de estabilidad vertical (~ 0,06 ciclos s^{-1}) de la columna de agua. Una importante proporción de la abundancia total del ictioplancton (34% huevos; 51% larvas) se concentró en este grupo. Un segundo conjunto, compuesto por diez estaciones (25%) se asoció negativamente con valores de temperatura del mar cercanos a 7°C. A diferencia del grupo anterior, éste congregó la mayor abundancia de huevos de peces (66%) y, a un 47% del total de larvas de peces. Finalmente, el tercer grupo compuesto por cuatro estaciones (10%) se asoció positivamente con valores de densidad del mar cercanos a 23 kg m⁻³. Esta agrupación sólo representó a un 2% de la abundancia total de larvas y, menos del 1% de la abundancia total de huevos de peces (Fig. 8).

El análisis de correlación R de Spearman realizado con las larvas de peces, mostró relaciones positivas



Figura 4. Distribución espacial de huevos por estado de desarrollo y larvas de sardina fueguina *Sprattus fuegensis* durante primavera de 2009. Abundancia estandarizada a ind 10 m⁻².

Figura 4. Spatial distribution of eggs by developmental stage and larval southern sprat *Sprattus fuegensis* during austral spring 2009. Standardised abundance in ind 10 m⁻².

estadísticamente significativas con un bajo coeficiente de correlación (r = ~ 0,4) entre los estadios tempranos de *M. parvipinnis* y las condiciones hidrológicas de la columna de agua (Tabla 4). Las larvas de *Seriolella caerulea* (cojinoba del sur) presentaron relaciones positivas significativas con la salinidad y densidad de la columna de agua. Cabe destacar que solo los estadios tempranos de *B. parini* (Bathylagidae) mostraron relaciones positivas significativas con la frecuencia de Brunt-Väisälä. Finalmente, el total de larvas de peces mostró relaciones positivas significativas con un bajo coeficiente de correlación (r = ~0,4) sólo con valores de temperatura, salinidad y densidad (Tabla 4).



Figura 5. Distribución espacial de huevos por estado de desarrollo y larvas de pez hacha *Maurolicus parvipinnis* durante primavera de 2009. Abundancia estandarizada en ind 10 m^{-2} .

Figura 5. Spatial distribution of eggs by developmental stage and larval lightfish *Maurolicus parvipinnis* during austral spring 2009. Standardised abundance in ind 10 m⁻².

Para los huevos de peces, el análisis de correlación mostró relaciones positivas significativas entre los huevos de *Hippoglossina* sp. y *M. parvipinnis* con valores de temperatura, salinidad y densidad de la columna de agua. Los huevos de merluza austral (*M. australis*) mostraron relaciones positivas con un bajo coeficiente de correlación (r = ~0,3) con los valores de salinidad y densidad. Los huevos de peces de la familia Macrouridae mostraron relaciones positivas significativas con las variables físicas, al igual que el total de huevos colectados en el ara de estudio (Tabla 4).

DISCUSIÓN

El análisis del ictioplancton presente en la zona sur austral de Chile cercana a uno de los glaciares más grandes del Hemisferio Sur, permitió establecer que en primavera de 2009 las aguas de baja temperatura y



Figura 6. a) Histograma de tamaño de huevos (mm) de sardina fueguina *Sprattus fuegensis*. b) Regresión lineal entre diámetro (mm) de huevos de *S. fuegensis* y σ_t (kg m⁻³). Las líneas punteadas corresponden al intervalo de confianza del 95%.

Figure 6. a) Histogram of southern sprat *Sprattus fuegensis* egg size (mm). b) Linear regression between *S. fuegensis* egg diameter (mm) and σ_t (kg m⁻³). Dotted lines correspond to 95% confidence level.

salinidad, y alta estabilidad provenientes de los deshielos del glaciar afectan significativamente la composición y distribución espacial de los estados tempranos de peces marinos, el tamaño de los huevos de sardina fueguina *S. fuegensis* y la abundancia de huevos de pez hacha *M. parvipinnis*.

Tanto los análisis multivariados como el análisis individual de distribución espacial de los taxa mostraron que el ictioplancton se concentró en las estaciones oceanográficas con valores intermedios de estabilidad (~0,06 ciclos s⁻¹), y que hubo ausencia o una baja abundancia de huevos y larvas en las zonas cercanas al glaciar Campo de Hielo Sur. Los valores de los datos ambientales (temperatura y salinidad)



Figura 7. Regresiones lineales entre el logaritmo de la abundancia de huevos del pez hacha *Maurolicus parvipinnis* y a) temperatura (°C), b) salinidad y c) el logaritmo de la frecuencia de Brunt-Väisälä (ciclos s⁻¹). Las líneas punteadas corresponden al intervalo de confianza del 95%.

Figure 7. Linear regressions between logaritm of lighfish *Maurolicus parvipinnis* egg abundance and a) temperature (°C), b) salinity and c) logaritm of Brunt-Väisälä frequency (cycles s⁻¹). Dotted lines correspond to 95% confidence level.



Figura 8. Proyección de las variables físicas con la abundancia del ictioplancton mediante el análisis de componentes principales (ACP) en Chile austral durante primavera de 2009.

Figure 8. Projection of physical variables and ichthyoplankton abundance in the Principal Component Analysis (PCA) in southern Chile during austral spring 2009.

utilizados en los análisis de regresión correspondieron a promedios de la columna de agua muestreada por la red de plancton, por lo que los efectos directos de intrusiones de aguas de baja salinidad y temperatura están suavizados por los valores ambientales de aguas más profundas, y por lo tanto es esperable que la interacción de las aguas superficiales con el ictioplancton haya sido subestimada. No obstante, las relaciones fueron significativas.

La zona austral de Chile se caracteriza por amplios rangos de valores de estratificación vertical (N) de la columna de agua, entre 0,0003 y 0,539 ciclos s⁻¹ en la Patagonia norte (Bustos et al., 2008a) y entre 0,013 y 0,296 ciclos s⁻¹ en la Patagonia sur (Bustos et al., 2011), indicando una alta variabilidad espacial en las condiciones ambientales. En la Patagonia norte se han observado relaciones positivas entre la estratificación vertical y la abundancia de huevos y larvas de peces, mientras que en la Patagonia sur se han detectado relaciones negativas con el ictioplancton (Bustos et al., 2008a, 2011). Esto sugiere que hay mecanismos diferentes que generan la estratificación vertical (p.e., pluviosidad versus deshielo) y que a su vez producen diferentes respuestas en los estados tempranos de los peces marinos.

El aporte de aguas frías, de baja salinidad (i.e., de baja densidad) producto del deshielo del glaciar puede afectar la salinidad superficial de la columna de agua hasta 50 m de profundidad y hasta 75 km mar afuera, generando una anomalía positiva en salinidad cerca de la costa entre 48° y 53°S, e incrementa la circulación estuarina del sistema (Dávila et al., 2002), transportando el zooplancton presente en la capa de mezcla hacia los canales intermedios, ya sea en forma pasiva o activamente en estados larvales más desarrollados, como se ha planteado para larvas de cabrilla Sebastes oculatus (Landaeta & Castro, 2006b). Por otro lado, durante primavera en la zona austral de Chile dominan vientos con dirección norte, por lo que el transporte de Ekman resultante es hacia el este, desacelerando la advección superficial fuera de los canales (Dávila et al., 2002). Ambos mecanismos físicos podrían explicar parcialmente el aparente movimiento de los huevos de sardina fueguina desde la plataforma continental hacia canal Concepción (Fig. 4) o la mantención de huevos y larvas de M. parvipinnis dentro de los canales muestreados (Fig. 5). Si el desove ocurre subsuperficialmente (p.e., bajo 50 m de profundidad), como lo realiza M. parvipinnis en Chile central (Landaeta & Castro, 2002), el transporte neto sería hacia el interior de los canales, incrementando los tiempos de residencia de los estados tempranos en la zona de estudio. En el presente caso, es difícil establecer la posición vertical del desove, ya que los muestreos fueron integrados, y M. parvipinnis ha mostrado una amplia variabilidad en sus tácticas reproductivas en sistemas de fiordos (Bustos et al., 2008b, 2011; Landaeta et al., 2009).

En cuanto a composición del ictioplancton, ésta fue similar a la encontrada previamente durante la primavera austral en otros cruceros para la zona de estudio. Durante fines de la década de 1990, se recolectaron altas densidades de larvas de merluza de cola *Macruronus magellanicus*, pero sus abundancias se redujeron considerablemente después del 2008 (Bernal & Balbontín, 2003; Bustos *et al.*, 2011). Otros componentes del ictioplancton, como las larvas de *M. parvipinnis, S. fuegensis* y *Sebastes oculatus* mantuvieron su importancia relativa en ambos periodos de tiempo (Bustos *et al.*, 2011).

El tamaño de los huevos de *S. fuegensis* presentó un rango más amplio que el descrito previamente por Ciechomski (1971) para aguas argentinas (1,017-1,030 mm). Además, se observó que los huevos de mayor tamaño (> 1,25 mm) se recolectaron en áreas de baja salinidad y densidad. La salinidad donde ocurre el desove puede afectar varias propiedades de los huevos de peces, incluyendo el diámetro y la flotabilidad neutra (Kucera *et al.*, 2002). Los huevos desovados en **Tabla 4**. Coeficientes de correlación R de Spearman entre huevos y larvas de peces con valores promedio de temperatura (Temp), salinidad (Sal), densidad (σ_t) y Frecuencia Brunt-Väisälä (Frec. B-V) en Chile austral. *P < 0.05.

Table 4. Spearman R correlation coefficients between fish eggs and larvae with mean values of temperatura (Temp), salinity (Sal), density (σ_t) and Brunt-Väisälä frequency (Frec. B-V) in southern Chile. **P* < 0.05.

LARVAS				HUEVOS					
Taxa	Temp	Sal	σ_t	Frec. B-V	Таха	Temp	Sal	Dens	Frec. B-V
A. chiloensis	-0,0347	0,2707	0,2707	-0,2013	G. blacodes	0,1739	0,1323	0,1241	-0,1097
B. parini	0,0784	-0,0705	-0,0696	0,3363*	Hippoglossina sp.	0,3449*	0,4321*	0,4321*	-0,2294
C. messieri	-0,2393	-0,1578	-0,1578	0,0579	L. hectoris	0,2568	0,2291	0,2291	-0,0624
G. blacodes	-0,0752	-0,2136	-0,2136	0,1098	M. magellanicus	0,0531	0,0430	0,0430	-0,0221
H. lenguerichi	-0,0347	0,2707	0,2707	-0,2013	M. parvipinnis	0,5960*	0,5310*	0,5291*	-0,1234
L. blainvilleanus	0,0347	-0,0347	-0,0208	0,2013	M. australis	0,1265	0,3710*	0,3856*	-0,0857
M. magellanicus	0,2291	0,2568	0,2568	-0,1457	N. crockeri	-0,1735	-0,2013	-0,2013	-0,1041
M. parvipinnis	0,4720*	0,3534*	0,3492*	-0,1651	P. jugularis	-0,0347	0,2707	0,2707	-0,2013
M. australis	0,1942	0,2308	0,2382	0,1971	S. fuegensis	-0,0232	0,2157	0,2260	-0,1379
S. oculatus	0,2921	0,2300	0,2241	0,0439	Macrouridae	0,3668*	0,3377*	0,3497*	0,0557
S. caerulea	-0,1160	0,2359*	0,2483*	-0,1323	Pinguipedidae	0,1041	0,2429	0,2429	-0,1735
S. fuegensis	-0,0641	-0,1134	-0,1134	-0,0168	Sp. A	0,2291	0,2568	0,2568	-0,1457
Nothotenia sp. 1	0,1439	0,3775	0,3775	-0,2475	Sp. B	0,0976	0,0584	0,0584	0,1287
Macrouridae	-0,0763	-0,1319	-0,1319	0,1735	Sp. C	0,1180	0,0763	0,0763	0,1041
Nothotenia sp. 2	0,0322	0,2169	0,2216	-0,2570	Sp. D	0,2568	0,2291	0,2291	-0,0624
P. marmoratus	-0,1324	0,0688	0,0797	-0,1452	Sp. E	-0,0902	0,0208	0,0347	0,2152
Sp. A	0,1041	0,2429	0,2429	-0,1735	Sp. F	0,0134	0,1928	0,2025	0,0228
Sp. B	-0,1715	0,0748	0,0942	-0,0390	Sp. G	0,1874	0,1319	0,1319	-0,0347
Sp. C	0,0208	0,0069	0,0069	0,0763	Sp. I	0,0782	0,2439	0,2504	-0,1089
Sp. No identif.	0,0634	0,0264	0,0201	-0,0588	Sp. K	-0,0624	-0,0624	-0,0624	0,0485
Total larvas	0,4058*	0,4289*	0,4307*	-0,0923	Sp. L	-0,0208	0,0485	0,0485	0,0069
					Sp. M	0,1225	0,1048	0,1134	0,0394
					Total huevos	0,4628*	0,6111*	0,6207*	-0,1444

áreas de baja salinidad tienen mayor contenido de agua, y Thorsen et al. (1996) sugieren que estos huevos presentan mayor contenido de aminoácidos libres en su interior, que actúan como efectores osmóticos incrementando el contenido de agua del huevo durante la hidratación. Sin embargo, un mayor diámetro de los huevos asociados a zonas de baja salinidad no está correlacionado con un mayor tamaño de eclosión larval (Kucera et al., 2002). Entonces, el mayor diámetro de los huevos de S. fuegensis en zonas de baja salinidad (o cercana a los deshielos del glaciar) eventualmente no generaría ventajas adaptativas a las larvas recién eclosionadas (i.e., mayor tamaño de eclosión) y por lo tanto, no incrementaría las probabilidades de sobrevivencia en un área de alto stress ambiental.

La ausencia y escasa abundancia de algunos taxa en las zonas más cercanas al glaciar puede ser explicada por las consecuencias fisiológicas que generan aguas de baja densidad en el zooplancton. Durante la época de deshielo (primavera y verano) se incrementa el aporte de agua dulce al sistema, que aumenta la mezcla turbulenta en la capa de mezcla. Adicionalmente, procesos de vientos locales de fuerte intensidad a lo largo de fiordos y canales puede reducir la circulación estuarina y atrapar plancton en zonas cercanas a deshielos (Eiane & Daase, 2002). Aunque los zooplancteres intentan evadir esta zona de baja salinidad a través de migraciones verticales, la mezcla turbulenta puede reducir sus capacidades natatorias, produciendo stress osmótico (Kaartvedt & Aksnes, 1992) y muerte masiva (~ 1000 ind m⁻², Eiane & Daase, 2002), lo que parcialmente podría explicar la ausencia o escasa abundancia de ictioplancton en zonas cercanas a Campos de Hielo Sur.

Las mortalidades masivas de zoo e ictioplancton producto de los deshielos de glaciares generan como consecuencia un acople pelágico-bentónico. El zooplancton muerto (biomasa entre 0,01 y 2,8 g peso húmedo m⁻², 0,03-0,17 gC m⁻², Węslawski & Legezyńska, 1998) sirve como importante entrada de materia orgánica a excavadores bentónicos carnívoros; por ejemplo, en fiordos árticos la liberación de juveniles de anfipodos excavadores *Onisimicus caricus* está sincronizada con el máximo de mortalidad de zooplancton en la época de deshielos (Nygård *et al.*, 2009).

Los deshielos incrementan también la turbidez de la columna de agua (Bustos et al., 2011) e indirectamente podrían afectar las tasas de encuentro predador-presa, incrementando la mortalidad por inanición en larvas de peces. Según los patrones de distribución espacial y análisis multivariados, la mayoría de las larvas de peces estuvo asociada a valores intermedios de estratificación vertical de la columna de agua. Sólo las larvas de Bathylagichthys parini mostraron una correlación significativa y positiva con la frecuencia de Brunt-Vaisala, sugiriendo una adaptación a condiciones extremas de gradientes verticales presentes en fiordos patagónicos, donde se encuentran larvas, juveniles y adultos (Pequeño & Matallanas, 2003; Bustos et al., 2008b). Por lo tanto, la presencia de aguas lechosas en la cabecera de fiordos y cercanos a glaciares sugiere condiciones poco favorables para el desarrollo larval temprano de la mayoría de los peces marinos, por la reducción de la oferta ambiental de alimento, alimentación y crecimiento reciente.

Bajo este contexto, el presente estudio sugiere algunas posibles consecuencias del incremento de los deshielos en la Patagonia chilena producto del cambio climático global. Un aumento de la descarga de aguas muy frías y de baja salinidad podría aumentar la advección fuera de los canales del ictioplancton, transportando huevos y larvas de peces hacia zonas costeras más mezcladas, reduciendo el uso de los fiordos y canales del sur de Chile como áreas de desove y crianza larval temprana. También generaría mayores mortalidades de ictio- y zooplancton, que inicialmente podría beneficiar al bentos excavador carnívoro. Es necesario realizar investigaciones sobre las variaciones temporales (i.e., estacionales) de las consecuencias biológicas de los deshielos en esta zona austral de la Patagonia chilena, estimar flujos de carbono desde el pélagos al bentos, y establecer los efectos de las forzantes físicas sobre la historia de vida de algunos recursos de importancia comercial como la sardina fueguina y merluza austral.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a María Inés Muñoz y la tripulación del Vidal Gormaz por la toma de las muestras de plancton, a Carolina Rojas, quien apoyó en la separación del ictioplancton y a los tres evaluadores anónimos. Este trabajo fue financiado por el proyecto CIMAR C15F 09-03 adjudicado a C. Bustos y el proyecto Fondecyt 11090020 adjudicado a M. Landaeta. Durante el desarrollo del trabajo, C. Bustos fue financiada por una beca doctoral de CONICYT.

REFERENCIAS

- Balbontín, F., F. Uribe, R. Bernal & M. Braun. 2004. Descriptions of larvae of *Merluccius australis*, *Macruronus magellanicus*, and observations on a larva of *Micromesistius australis* from southern Chile (Pisces: Gadiformes). N.Z. J. Mar. Freshw. Res., 38: 609-618.
- Bernal, R. & F. Balbontín. 2003. Distribución y abundancia de las larvas de peces desde el Estrecho de Magallanes hasta el Cabo de Hornos. Cienc. Tecnol. Mar, 26: 85-92.
- Bustos, C.A. & M.F. Landaeta. 2005. Desarrollo de huevos y larvas tempranas de la merluza del sur, *Merluccius australis*, cultivados bajo condiciones de laboratorio. Gayana, 69: 402-408.
- Bustos, C.A., F. Balbontín & M.F. Landaeta. 2007. Spawning of the southern hake *Merluccius australis* (Pisces: Merluccidae) in Chilean fjords. Fish. Res., 83: 23-32.
- Bustos, C.A., M.F. Landaeta & F. Balbontín. 2008a. Spawning and early nursery areas of anchoveta *Engraulis ringens* Jenyns, 1842 in fjords of southern Chile. Rev. Biol. Mar. Oceanogr., 43: 381-389.
- Bustos, C.A., M.F. Landaeta & F. Balbontín. 2008b. Efectos ambientales sobre la variabilidad espacial del ictioplancton de Chile austral durante noviembre de 2005. Rev. Chil. Hist. Nat., 81: 205-219.
- Bustos, C.A., M.F. Landaeta & F. Balbontín. 2011. Ichthyoplankton spatial distribution and its relation with water column stratification in fjords of southern Chile (46°48'-50°09'S) in austral spring 1996 and 2008. Cont. Shelf Res., 31: 293-303.
- Ciechomski, J. de. 1971. Estudio sobre los huevos y larvas de la sardine fueguina *Sprattus fuegensis* y de *Maurolicus muelleri*, hallados en aguas adyacentes al sector patagónico argentino. Physis, 30: 557-567.
- Dávila, P.M., D. Figueroa & E. Müller. 2002. Freshwater input into the coastal ocean and its relation with the salinity distribution off austral Chile (35-55°S). Cont. Shelf Res., 22: 521-534.

- Eiane, K. & M. Daase. 2002. Observations of mass mortality of *Themisto libellula* (Amphipoda: Hyperidae). Polar Biol., 25: 396-39.
- González, H.E., M.J. Calderón, L. Castro, A. Clément, L.A. Cuevas, G. Daneri, J.L. Iriarte, L. Lizárraga, R. Martínez, E. Menschel, N. Silva, C. Carrasco, C. Valenzuela, C.A. Vargas & C. Molinet. 2010. Primary production and plankton dynamics in the Reloncaví Fjord and the interior Sea of Chiloé, Northern Patagonia. Mar. Ecol. Prog. Ser., 402: 13-30.
- Hays, W.L. 1981. Statistics. Holt, Rinehart & Winston. New York, 713 pp.
- Hinojosa, I.A., M. Pizarro, M. Ramos & M. Thiel. 2010. Spatial and temporal distribution of floating kelp in the channels and fjords of southern Chile. Estuar. Coast. Shelf Sci., 87: 367-377.
- Iriarte, J.L., H.E. González, K.K. Liu, C. Rivas & C. Valenzuela. 2007. Spatial and temporal variability of chlorophyll and primary productivity in surface waters of southern Chile (41.5-43°S). Estuar. Coast. Shelf Sci., 74: 471-480.
- Jongman, R.G.H., C.J.F. Braak Ter & O.R.F. Van Tongeren. 1995. Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge University Press, London, pp. 221-229.
- Kaartvedt, S. & D.L. Aksnes. 1992. Does freshwater discharge cause mortality of fjord-living zooplankton? Estuar. Coast. Shelf Sci., 34(3): 305-313.
- Kucera, C.J., C.K. Faulk & G.J. Holt. 2002. The effect of spawning salinity on eggs of spotted seatrout (*Cynoscion nebulosus*, Cuvier) from two bays with historically different salinity regimes. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 272: 147-158.
- Landaeta, M.F. & L.R. Castro. 2002. Spring spawning and early nursery zone of the mesopelagic fish *Maurolicus parvipinnis* at the coastal upwelling zone off Talcahuano, central Chile. Mar. Ecol. Prog. Ser., 226: 179-191.
- Landaeta, M.F. & L.R. Castro. 2006a. Variabilidad estacional en los patrones espaciales de las asociaciones ictioplanctónicas de la zona de fiordos de Chile austral. Cienc. Tecnol. Mar, 29: 107-127.
- Landaeta, M.F. & L.R. Castro. 2006b. Larval distribution and growth of the rockfish, *Sebastes capensis* (Sebastidae, Pisces) in the fjords of southern Chile. ICES J. Mar. Sci., 63: 714-724.
- Landaeta, M.F., F. Balbontín & G.A. Herrera. 2008. Larval development of the Patagonian brotula *Cataetyx messieri* (Pisces, Bythitidae) from fjords of southern Chile. J. Fish Biol., 73: 302-310.

Received: 24 June 2010; Accepted: 27 April 2011

- Landaeta, M.F., M.I. Muñoz & L.R. Castro. 2009. Variabilidad estacional y a pequeña escala en la distribución vertical del ictioplancton en un fiordo estratificado del sur de Chile. Cienc. Tecnol. Mar, 32: 27-42.
- Moser, H.G. 1996. The early stages of fishes in the California Current Region. CalCOFI Atlas 33. Allen Press., Kansas City, 1505 pp.
- Mujica, A. & M. Medina. 2000. Distribución y abundancia de larvas de crustáceos decápodos en el zooplancton de los canales australes. Proyecto Cimar-Fiordo 2. Cienc. Tecnol. Mar, 23: 49-68.
- Mujica, A. & M.L. Nava. 2010. Distribución espacial de larvas de crustáceos decápodos planctónicos en canales orientales de la isla Chiloé, Chile. Lat. Am. J. Aquat. Res., 38: 95-106.
- Nygård, H., M. Vihtakari & J. Berge. 2009. Life history of *Onisimus caricus* (Amphipoda: Lysianassoidea) in a high Arctic fjord. Aquat. Biol., 5: 63-74.
- Palma, S. & N. Silva. 2004. Distribution of siphonophores, chaetognaths, euphausiids and oceanographic conditions in the fjords and channels of southern. Deep-Sea Res., (2)51: 513-535.
- Pequeño, G. & J. Matallanas. 2003. Bathylagichthys parini (Osmeriformes: Bathylagidae) from Chilean fjords: new morphological data. Cybium, 27(3): 242-244.
- Silva, N., C. Calvete & H.A. Sievers. 1997. Características oceanográficas físicas y químicas de canales australes chilenos entre Puerto Montt y Laguna San Rafael (Crucero Cimar-Fiordo 1). Cienc. Tecnol. Mar, 20: 23-106.
- Strub, P.T., J.M. Mesías, V. Montecino, J. Rutllant & S. Salinas. 1998. Coastal ocean circulation off western South America. In: A.R. Robinson, & K.H. Brink (eds.). The Sea, 11: 273-313.
- Thorsen, A., O.S. Kjesbu, H.J. Fyhn & P. Solemdal. 1996. Physiological mechanisms of buoyancy in eggs from brackish water cod (*Gadus morhua* L.). J. Fish Biol., 48: 457-477.
- Uribe, F. & F. Balbontín. 2005. First description of larvae of *Bathylagichthys parini* (Pisces, Bathylagidae) from the southeastern Pacific. Bull. Mar. Sci., 77: 201-207.
- Villenas, F., D. Soto & S. Palma. 2009. Cambios interanuales en la biomasa y biodiversidad de zooplancton gelatinoso en aguas interiores de Chiloé, sur de Chile (primaveras 2004 y 2005). Rev. Biol. Mar. Oceanogr., 44: 309-324.
- Węslawski, J.M. & J. Legezyńska. 1998. Glaciers caused zooplancton mortality? J. Plankton Res., 20(7): 1233-1240.