

Research Article

Asentamiento diario de megalopas de jaibas del género *Cancer* en un estuario micromareal

Luis Miguel Pardo, Paulo Mora-Vásquez & José Garcés-Vargas

Instituto de Ciencias Marinas y Limnológicas, Laboratorio Costero Calfuco
Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile

RESUMEN. El asentamiento de crustáceos decápodos en ambientes estuarinos, es la última etapa de un complejo proceso en que las especies meroplanctónicas cierran la fase de vida pelágica. Este proceso tiene etapas sucesivas, que comienza con la formación de parches larvales frente a la costa, su transporte hacia las zonas de crianza, exploración de sustrato en busca de un lugar adecuado para el asentamiento y la metamorfosis a juvenil. Las interacciones entre los factores físicos y el comportamiento de las larvas competentes regulan las diversas etapas de este proceso, determinando finalmente las tasas de asentamiento locales. En este estudio se analiza la importancia relativa de las forzantes físicas que actúan a meso-escala (*i.e.* estrés del viento, nivel del mar y caudal del río) y micro-escala (condiciones locales de temperatura, salinidad y tipo de sustrato) sobre el asentamiento de megalopas de los braquiuros *Cancer edwardsii* y *C. coronatus*, principales jaibas comerciales en la pesca artesanal chilena. Para esto se instalaron colectores larvales pasivos de fondo por 73 días consecutivos en el periodo de máximo reclutamiento (*i.e.* abundancia de juvenil I), en la desembocadura del estuario del río Valdivia y se dispuso de arena gruesa y un simil de tapiz algal como sustrato. Los resultados mostraron que: a) el asentamiento está caracterizado por extensos periodos de escasos asentados alternados por pulsos de máximos, que no necesariamente coinciden entre las especies estudiadas, b) el asentamiento de *C. edwardsii* mostró estar relacionado con múltiples forzantes que generan la advección de aguas cálidas hacia la costa, c) el asentamiento de *C. coronatus* tuvo relación con las forzantes que generan la surgencia costera, d) las larvas de ambas especies no difieren en el asentamiento sobre sustratos heterogéneos. Este estudio mostró que los patrones de asentamiento larval son especie específicos, incluso en especies simpátricas y estrechamente emparentadas. Así, cualquier generalización por taxa debe ser bien soportada por estudios comparativos en la misma escala espacio-temporal.

Palabras clave: estuario, río Valdivia, *Metacarcinus*, Brachyura, reclutamiento, caudal, estrés del viento, Chile.

Daily settlement of *Cancer* crab megalopae in a microtidal estuary

ABSTRACT. The settlement of decapod crustaceans in estuarine environments is the last stage in a complex process in which meroplanktonic species close the pelagic life phase. This process has successive stages, beginning with the formation of larval patches offshore, their transport to nursery areas, the exploration of suitable substrates for settlement, and the metamorphosis into juveniles. The interactions between physical factors and the behavior of competent larvae regulate the diverse stages of this process, finally determining the rates of local settlement. This study analyzes the relative importance of physical forcings that act on the meso-scale (*i.e.* wind stress, sea level, river runoff) and micro-scale (local temperature conditions, salinity, substrate type) on the settlement of megalopae of the brachyurans *Cancer edwardsii* and *C. coronatus*, the principal species of the commercial crab fishery in Chile. Passive larval collectors were installed on the sea bottom for 73 consecutive days during the period of maximum recruitment (*i.e.* abundance of juvenile I) at the mouth of the Valdivia River estuary; the substrate consisted of coarse sand and something similar to an algal mat. The results showed that: a) the settlement was characterized by extended periods of a few settlers alternating with peaks that did not necessarily coincide for the studied species, b) the settlement of *C. edwardsii* was related to multiple forcings generated by the advection of warm waters toward the coast, c) the settlement of *C. coronatus* was related to forcings generated by coastal upwelling, d) the larvae of both species did not differ in the magnitude of settlement on heterogeneous substrates. This study shows that larval settlement patterns are species-specific, even in sympatric and closely related species. Thus, any generalization by taxa should be well supported by comparative studies on the same spatiotemporal scale.

Keywords: estuary, Valdivia River, *Metacarcinus*, Brachyura, recruitment, flow, wind stress, Chile.

Corresponding author: Luis Miguel Pardo (luisparado@uach.cl)

INTRODUCCIÓN

En términos ecológicos, la etapa larval es una fase clave en la regulación poblacional en invertebrados meroplanctónicos, ya que la frecuencia y magnitud del aporte de reclutas a la población determinará las futuras interacciones post-reclutamiento y finalmente el tamaño poblacional (Underwood & Keough, 2001; Wahle, 2003). El suministro de reclutas tempranos a un área (hábitat) determinada podría ser conceptualizado como una cascada de eventos en los cuales interactúan tanto factores físicos (*i.e.* vientos, mareas, surgencias costeras, configuración costera; Palma *et al.*, 2006; Queiroga *et al.*, 2007), como biológicos (*i.e.* migración vertical, depredación, disponibilidad de hábitat; Almeida *et al.*, 2006; Pardo *et al.*, 2007; Morgan & Anastasia, 2008).

La primera etapa de esta cascada es la agregación de larvas competentes sobre la plataforma continental (Jones & Epifanio, 2005). Luego las larvas son transportadas hacia la costa, proceso denominado suministro larval, para finalmente asentarse en hábitats apropiados. En esta última etapa, en muchos casos, existe una conducta selectiva de las larvas por hábitats que otorgan refugio y/o alimento.

Para organismos marinos que utilizan los estuarios como áreas de reclutamiento y crianza de juveniles, tales como crustáceos decápodos y peces (Beck *et al.*, 2001), las forzantes implicadas en la fase de suministro larval han sido descritas extensivamente (Queiroga *et al.*, 2006). El estrés del viento, al ser un importante forzante de la circulación superficial del mar y promotor de procesos de surgencia costera, ha sido bien establecido como un factor preponderante en el transporte larval, tanto en su componente zonal como meridional. Se han encontrado correlaciones entre el estrés del viento con las fluctuaciones en las tasas de asentamiento en *Carcinus maenas* (Queiroga *et al.*, 2006), *Cancer magister* (Miller & Shanks, 2004), *Callinectes sapidus* (Rabelais *et al.*, 1995) y *Panulirus argus* (Eggleston *et al.*, 1998). Típicamente, estas correlaciones están desfasadas en escala temporal, donde el efecto del estrés del viento tiene un retardo en sus efectos sobre los eventos de asentamiento larval, produciéndose un desacoplamiento entre el suministro y el asentamiento larval (Miller & Shanks, 2004; Amaral *et al.*, 2007).

También los ciclos mareales, aparecen implicados mediante el transporte mareal selectivo (Forward & Tankersley, 2001). Durante este proceso las larvas se mueven cerca del fondo durante la bajamar (marea vaciante), para evitar ser desplazadas hacia el mar y ascienden en la columna de agua durante la pleamar. Por otro lado, las corrientes mareales, han sido consideradas como importantes mecanismos de transporte hacia la costa, tanto en zonas costeras abiertas como en ambientes estuarinos, transportando las larvas a través de frentes de marea y ondas internas (Shanks, 1995; Zeng & Naylor, 1996). En ambos casos, la sincronía del comportamiento larval con las corrientes de marea permitiría el retorno a hábitats propicios para el asentamiento. Sin embargo, la importancia relativa de las corrientes de marea está dada por el tipo de régimen mareal de cada estuario. Así, en estuarios micromareales el control mareal del suministro y/o asentamiento larval es bajo o nulo en contraposición con estuarios meso o macromareales (Cardyn, 2009; Pardo *et al.*, en prensa).

Otros factores físicos han sido menos explorados. Por ejemplo, las variaciones de caudal en los estuarios tienen profunda influencia en la dinámica de estratificación de la columna de agua, donde los estuarios pueden pasar de ser de cuña salina a parcialmente mezclados, debido a cambios estacionales en la descarga de agua dulce de los tributarios (Ruiz, 2010). Estos cambios hidrodinámicos pueden tener profundas repercusiones en la capacidad de las larvas de llegar a zonas internas del estuario, donde las tolerancias fisiológicas a la salinidad o las barreras de densidad generadas por la homogenización de la columna de agua pueden influir directamente en su supervivencia y comportamiento.

Una vez que las megalopas ingresan a las zonas estuarinas, los patrones de asentamiento de braquiuros pueden estar determinados por tamaño, forma y naturaleza de los sustratos disponibles. En esta última etapa, la correcta selección de un sustrato adecuado para el asentamiento, podría aumentar la probabilidad de supervivencia, vía un buen suministro de alimento y refugio para evitar la depredación (Stevens, 2003). Así, el periodo de transición crítico de larva planctónica a juvenil bentónico requiere de un grado de selectividad por parte de las megalopas en los distintos sustratos potenciales para el asentamiento (Amaral & Paula, 2007).

Uno de los estuarios con mayor caudal en el sur de Chile es el sistema estuarino Valdivia-Tornagaleones (Perillo *et al.*, 1999). Este es un estuario micromareal descrito como de cuña salina pero donde la columna de agua se presenta parcialmente mezclada durante los periodos de menor precipitación (Ruiz, 2010). En este estuario, dentro de ensenadas tranquilas, se han registrado abundantes asentamientos de larvas de *Cancer edwardsii* y *C. coronatus* (Pardo *et al.*, 2010; Cardyn, 2009), ambas de gran interés económico para la pesca artesanal. Luego de un periodo larval que se extendería por cerca de tres meses (Quintana, 1983; Quintana & Saelzer, 1986), las megalopas retornan al sistema estuarino entre noviembre y enero, asentándose tanto en sustratos rocosos sobre el tapiz de algas como en fondos sedimentarios de fango o arena gruesa (Pardo *et al.*, en prensa).

Ambas especies de cáncridos habitan en su periodo juvenil simpátricamente pero con claras preferencias de hábitats, en especial *C. coronatus* que se encuentra casi exclusivamente en fondos arenosos. Por el contrario, *C. edwardsii* se asienta abundantemente sobre roca para luego utilizar los fondos blandos como refugio frente a periodos de hiposalinidad dentro del estuario, enterrándose en la arena (Pardo *et al.*, 2011).

Este estudio describe los patrones diarios de asentamiento larval de ambas especies de *Cancer*. Estos patrones son relacionados con las forzantes ambientales locales, para establecer la importancia relativa de los factores que controlan el asentamiento larval. En esta primera etapa, se espera que ambas especies estén sometidas a los mismos procesos hidrodinámicos de meso-escala (caudal del estuario, corrientes de marea y vientos dominantes), presentando patrones similares de asentamiento. Por el contrario, la etapa de exploración a micro-escala del sustrato estaría asociada a la disponibilidad de hábitats para las megalopas, las cuales presentarían preferencia por un tipo de sustrato particular (arena gruesa o símil de tapiz algal) para el asentamiento. Dada las diferencias en las preferencias de hábitats de los juveniles, se espera una selección de sustrato distinta entre las especies.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del área de estudio

El área de muestreo está ubicada en la desembocadura del estuario del Río Valdivia-Tornagaleones (39°51'S, 73°22'W). Este estuario está formado por dos subsistemas fluviales, el primero corresponde a los ríos San Pedro y Calle-Calle, que drenan un grupo de lagos andinos interconectados. El segundo, corres-

ponde al río Cruces que drena parte del valle central (Pino *et al.*, 1994). Ambos subsistemas se unen en la ciudad de Valdivia, donde dan origen al río Valdivia y el Tornagaleones que desembocan en la bahía de Corral (Fig. 1). El régimen mareal de esta bahía presenta un comportamiento semi-diurno, con un rango promedio de 0,8 m, variando entre 1,48 y 0,53 m (Pino *et al.*, 1994).

Captura e identificación de megalopas

Se diseñaron colectores larvales para obtener larvas de braquiuros en su último estadio de megalopa, los cuales se desplegaron diariamente en la localidad de Los Molinos (Fig. 1). Estos colectores son de tipo pasivo y bentónico, teniendo la ventaja de poder manipular distintos tipos de sustratos en su interior gracias a un sistema de cierre mecánico, que permite desplegarlos desde una embarcación sin pérdida de material biológico (Pardo *et al.*, 2010).

Los colectores fueron instalados diariamente a las 15:00 h durante la temporada de máximo reclutamiento de las especies (Cardyn, 2009), por un periodo de 73 días, desde el 8 de octubre hasta el 19 de diciembre 2008. En el diseño experimental se utilizó el factor sustrato en dos tratamientos; arena gruesa (0,5 a 1 mm de diámetro) y símil de tapiz algal (pasto sintético de polietileno de 55 mm de altura), además de un control que incluyó sólo una bandeja plástica. Se utilizó un total de cinco réplicas por cada tratamiento. La arena gruesa fue esterilizada en una mufla 24 h a 500°C. El tiempo de permanencia de los colectores fue de 24 h.

Las muestras colectadas se trasladaron al Laboratorio Costero de Calfuco donde se separaron las megalopas del sustrato. La identificación específica se realizó bajo la lupa de acuerdo a Pardo *et al.* (2009).

Variables físicas

Las variables hidrodinámicas se obtuvieron para los mismos periodos de tiempo en que se desplegaron los colectores. Se obtuvo las componentes zonal y meridional de estrés del viento del punto más cercano a la boca del estuario del río Valdivia (39°45'18"S, 73°45'00"W) procedente del sensor QuickSCAT de http://cersat.ifremer.fr/data/discovery/by_mission/quikscat/mwf_quikscat. El caudal se obtuvo a partir de datos diarios correspondientes a la estación río Calle Calle en Pupunahue (39°48'00"S, 72°54'00"W, aproximadamente a 40 km de Los Molinos), valores que fueron entregados por la Dirección General de Aguas (DGA). La temperatura, salinidad y nivel del mar se obtuvieron mediante un minisensor de registro continuo CTD Star Oddi™, ubicado en el fondo a 5 m

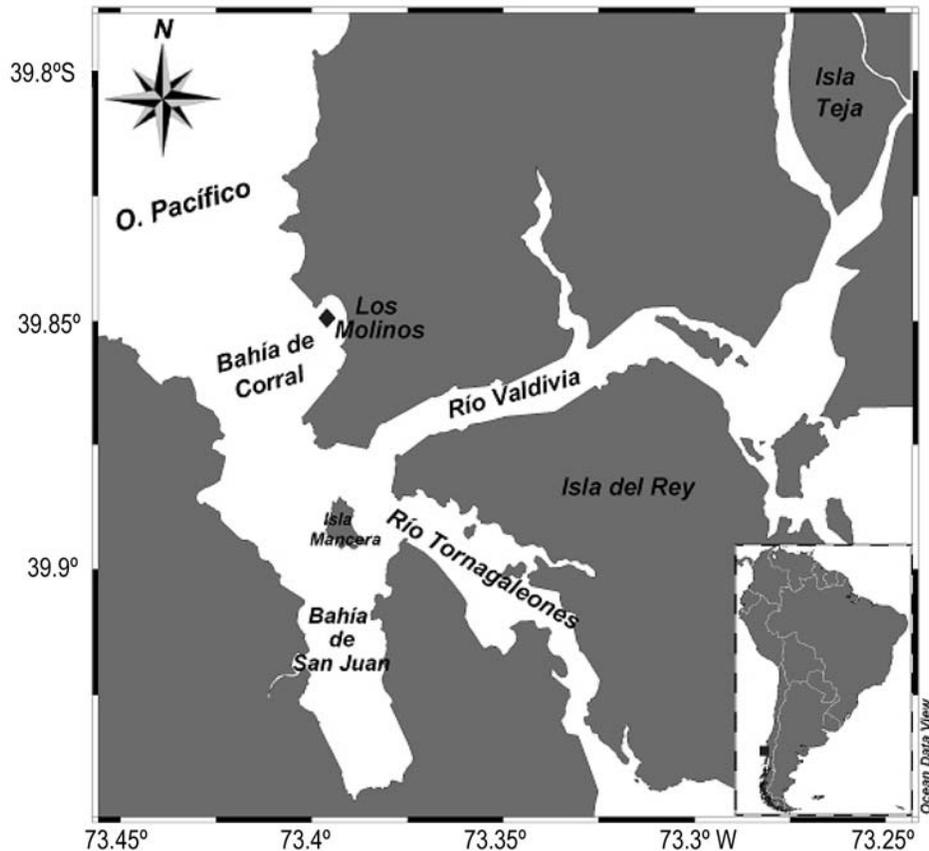


Figura 1. Área de muestreo correspondiente a la zona de la bahía de Corral. Los colectores larvales se desplegaron en la localidad de Los Molinos (octubre-diciembre 2008).

Figure 1. Corral bay study area. Larval collectors were deployed in Los Molinos (October-December 2008).

de profundidad frente a la playa de Los Molinos. Por último, el rango mareal se calculó de la diferencia entre el promedio de las dos máximas y dos mínimas alturas de los registros horarios del nivel del mar del CTD.

Análisis estadístico

Se calculó la abundancia media diaria de megalopas (tasas de asentamiento) registrada en cada sustrato y especie. Un ANDEVA de una vía fue realizado para detectar diferencias en la tasas de asentamiento con respecto al tipo de sustrato y control por especie. Como los postulados de homogeneidad de varianzas no se cumplieron, se realizó una transformación a la raíz 4^{ta} ($^4\sqrt{n}$) de los valores de asentamiento (Underwood, 1997). Para determinar las diferencias específicas entre los tratamientos y el control, posterior al ANDEVA, se efectuó una prueba de Tukey.

Para determinar las influencias de las variables físicas sobre la tasa de asentamiento de cada especie, se realizaron correlaciones cruzadas de estos valores

con las medias diarias de temperatura, salinidad, caudal, rango mareal, componentes del estrés del viento y nivel del mar con un desfase máximo de 5 días desde el día en que se retiraron los colectores (sin desfase, día 0). Para realizar estas correlaciones cruzadas, se procedió a normalizar las tasas de asentamiento para obtener una distribución Gausiana, usando una tabla de búsqueda adaptativa. Esta tabla permite en una simple transformación percentil, que consiste en establecer rangos (percentiles) y transformarlos a valores que tienen una distribución normal.

Debido a que se utilizó la misma unidad muestral (colector) para obtener las tasas de asentamiento de ambas especies de jaiba y por lo tanto los valores podrían no ser independientes, todos los análisis estadísticos se realizaron separadamente por especie. Además, para explorar la existencia de algunas interacciones biológicas negativas entre las megalopas, tales como una exclusión competitiva, se realizó una correlación simple entre las tasas de asentamiento de ambas especies.

RESULTADOS

Durante los 73 días de muestreo se obtuvo un total de 3.521 megalopas de braquiuros del género *Cancer*, asentadas en los sustratos ofrecidos. Del total, 2.214 correspondieron a *C. edwardsii* (63%) y 1.307 a *C. coronatus* (37%). Para la época de muestreo, las megalopas de otras especies de braquiuros fueron notoriamente escasas (<10 ind).

El asentamiento en los colectores larvales se caracterizó por periodos extensos de escasos asentados alternado con periodos cortos de abundante asentados (eventos de asentamiento). Ambas especies registraron una variabilidad temporal similar, pero sólo coincidiendo en algunos días de los periodos de máximos asentamientos (Fig. 2; Tabla 1). *Cancer coronatus* presentó tempranamente su primer evento (finales de octubre con un 6,5% de asentados respecto al total del periodo), mientras que *C. edwardsii* para la misma fecha mostró escasa presencia de megalopas con un asentamiento aproximado a 1% del total. Por otra parte, *C. edwardsii* presentó su primer evento de asentamiento masivo los primeros días de noviembre. En los cuatro eventos principales de máximo asentamiento se registraron 1.191 megalopas de *C. edwardsii* y 831 de *C. coronatus* en colectores de arena gruesa y símil de tapiz algal, lo que representó 64 y 54% respectivamente del asentamiento total de las megalopas de cada especie (Tabla 1).

La variación diaria del asentamiento dada por la distribución de las réplicas en el área de estudio (~1 km²), mostró una variación entre los colectores de un mismo día relativo a la magnitud del asentamiento diario, así los días con mayor asentamiento fueron también los días con mayores valores de dispersión (error estándar) entre las réplicas (Fig. 3). Esto indicaría que las larvas llegaron agregadas a los sitios del asentamiento.

Los resultados del análisis de ANDEVA de una vía sobre diferencias en las tasas de asentamiento por sustrato, indicaron que ambas especies presentaron diferencias significativas entre los sustratos heterogéneos (símil de tapiz algal y arena gruesa) y el control ($P < 0,001$), pero entre ellos no existieron mayores diferencias (Tabla 2). Como no se encontraron diferencias significativas entre sustratos de arena gruesa y el símil del tapiz de algas, se utilizó el promedio de ambos sustratos para los análisis de correlaciones cruzadas con los factores físicos.

Se encontró correlación positiva entre las tasas de asentamiento de ambas especies ($r = 0,52$; $n = 73$; $P < 0,001$), lo que indicó que no existe exclusión

competitiva y que hay cierto grado de sincronía en el asentamiento, pero débil.

Para el promedio diario de megalopas asentadas de *C. edwardsii*, la mejor correlación se obtuvo con la temperatura del agua en el fondo sin desfase ($r = 0,51$; $P < 0,05$) mostrando un efecto inmediato sobre las megalopas (Fig. 4). La correlación fue positiva, lo que indicó un aumento del asentamiento diario conjuntamente con el aumento de la temperatura. El caudal del estuario también mostró una asociación significativa con el asentamiento en esta especie, en este caso negativa, con un desfase de cuatro días ($r = -0,44$; $P < 0,05$) (Tabla 3). Otras variables, como las componentes del estrés del viento y la altura de marea, también fueron significativas pero con valores bajos de asociación entre las variables (Tabla 3).

En *C. coronatus* las correlaciones máximas se obtuvieron con la componente meridional del estrés del viento sin desfase ($r = 0,32$; $P < 0,05$), la cual mostró un efecto inmediato sobre el asentamiento (Fig. 5). La salinidad también mostró una asociación positiva y significativa con el asentamiento diario con tres días de desfase ($r = 0,3$; $P < 0,05$) (Tabla 3). Por otro lado, el caudal, la temperatura, la componente zonal del estrés del viento y el nivel del mar también presentaron correlaciones importantes con diferentes desfases, pero menores a las señaladas anteriormente (Tabla 3).

DISCUSIÓN

Este estudio muestra que *Cancer edwardsii* y *C. coronatus*, registraron un patrón de asentamiento larval en el estuario del río Valdivia altamente dependiente de procesos puntuales que generan máximos de asentamiento. Casi dos tercios del aporte de larvas para el reclutamiento en *C. edwardsii* y más de la mitad en *C. coronatus* se registraron en cuatro eventos (1-3 días) durante el periodo de asentamiento analizado (73 días). La alta variabilidad en la tasa de asentamiento diario en invertebrados marinos es común y muchas veces impredecible (Underwood & Keough, 2001). Esto ocurre principalmente por la gran cantidad de factores (y sus interacciones) involucrados tanto en la formación de parches de larvas competentes costa afuera, el transporte de larvas y el proceso de asentamiento como tal (Queiroga *et al.*, 2007).

Por ejemplo, en el caso de *C. edwardsii*, el asentamiento sería parcialmente dependiente del aumento de temperatura del agua, bajo caudal y condiciones de vientos favorables que soplan hacia el

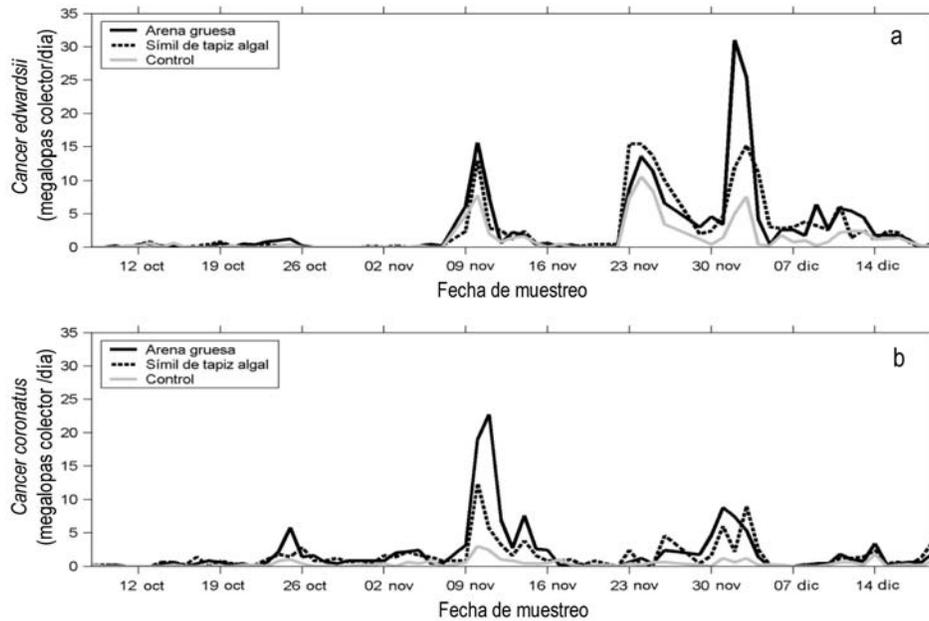


Figura 2. Tasa media diaria de asentamiento de megalopas de a) *Cancer edwardsii*, b) *C. coronatus* en colectores con diferentes sustratos experimentales (octubre-diciembre 2008).

Figure 2. Average daily rate of settlement of megalopae a) *Cancer edwardsii*, b) *C. coronatus* in different experimental substrates (October-December 2008).

Tabla 1. Eventos de asentamientos masivos de *Cancer edwardsii* y *C. coronatus* durante la temporada de reclutamiento 2008. Un evento corresponde a un periodo de tres días consecutivos.

Table 1. Maximum settlement events of *Cancer edwardsii* y *C. coronatus* during the 2008 recruiting season. An event corresponds to a period of three consecutive days.

Especie	Eventos de asentamiento				Total
	Primero	Segundo	Tercero	Cuarto	
Fecha	Nov 09-11	Nov 23-25	Dic 02-04	Dic 09-11	
<i>Cancer edwardsii</i>	9,4%	20,8%	26,3%	7,1%	63,6%
Fecha	Oct 24-26	Nov 10-12	Nov 13-15	Dic 01-03	
<i>Cancer coronatus</i>	6,5%	22,4%	8,4	16,5	53,8%

interior del estuario (componente zonal). La advección de aguas más cálidas asociada a la llegada de larvas competentes de invertebrados a la costa, también ha sido descrita en la costa centro-sur de Chile (Narvaez *et al.*, 2006). Esta advección es generada en circunstancias oceanográficas particulares durante el relajo de la surgencia costera, pero no siempre que esta ocurre (Narvaez *et al.*, 2006). En este estado, el frente de surgencia que ocurre frente a la costa de Valdivia (Atkinson *et al.*, 2002), permite postular que mecanismos similares de transporte larval están operando en el estuario, los cuales son relativamente más importantes que los factores relativos a las corrientes mareales, al menos en las zonas cerca a la

desembocadura (Cardyn, 2009; Pardo *et al.*, en prensa).

En el caso de *C. coronatus*, los factores ambientales con mayor asociación relativa (pero con débiles correlaciones) con las tasas de asentamiento fueron diferentes a los encontrados para *C. edwardsii*. Para esta especie, los vientos meridionales del sur que favorecen la surgencia costera se correlacionaron positivamente con la llegada de larvas y su asentamiento. También, el aumento en la salinidad y disminución de la temperatura registrada en el fondo del mar, los cuales son indicadores de surgencia costera, se asociaron con mayores asentamientos diarios. Sin embargo, estos factores adquieren mayor

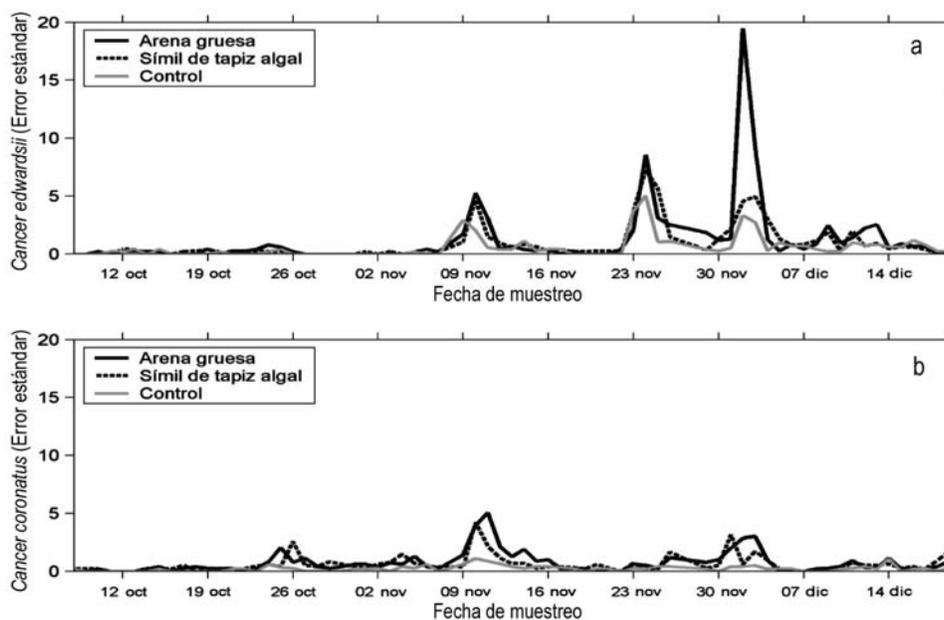


Figura 3. Error estándar de la tasa diaria de asentamiento de megalopas de a) *Cancer edwardsii*, b) *C. coronatus* en colectores con diferentes sustratos experimentales (octubre-diciembre 2008).

Figure 3. Standard error of the daily settlement rate (October-December 2008) of megalopae a) *Cancer edwardsii*, b) *C. coronatus* in different experimental substrates collectors.

Tabla 2. Análisis de varianza sobre las diferencias en tasas de asentamiento diario de *Cancer edwardsii* y *C. coronatus* por sustrato y comparación pareada de Tukey. AG: Arena gruesa, STA: Símil de tapiz algal, CTL: control (bandeja plástica sin sustrato).

Table 2. Analysis of variance of the differences of daily settlement rates of *Cancer edwardsii* y *C. coronatus* on different substrates and Tukey pair-wise comparison. AG: coarse sand, STA: simile of algal mat, CTL: control (plastic tray without substrate).

	ANDEVA sustrato				Test a posteriori de Tukey (P)		
	GL	MS	F	P	AG - STA	AG - CTL	STA-CTL
<i>Cancer edwardsii</i>	2	4,31	9,01	< 0,001	0,99	0,001	0,001
Error	1074	0,48					
<i>Cancer coronatus</i>	2	12,64	34,1		0,29	< 0,001	< 0,001
Error	1074	0,36					

significancia después de dos días. Este desfase no es fácil de explicar, ya que se esperaría un desfase mayor con el viento promotor de la surgencia que con el agua propia del afloramiento (baja temperatura y alta salinidad). La existencia de múltiples factores ambientales que se asocian débilmente al asentamiento larval, indicaría que el proceso de asentamiento de *C. coronatus* es mucho más complejo y probablemente dependa de interacciones entre los factores ambientales, los cuales no fueron evaluados en este estudio.

La discrepancia entre los factores que controlan el asentamiento diario es coincidente con la diferencia en

la fecha de la mayoría de los eventos de máximos asentamientos registrados para cada especie y la débil correlación entre las medias diarias de megalopas encontradas de cada especie en los colectores. Esto implica que a pesar que las especies están sometidas a las mismas forzantes hidrodinámicas y tienen morfologías muy similares (Pardo *et al.*, 2009), no se acoplan de igual forma a las corrientes de transporte de larvas para generar pulsos sincrónicos de asentamiento. Similares resultados fueron encontrados por Miller & Shanks (2004) en un estuario de la costa de Oregon con especies simpátricas de *Cancer*, mientras el suministro larval de *C. magister* era

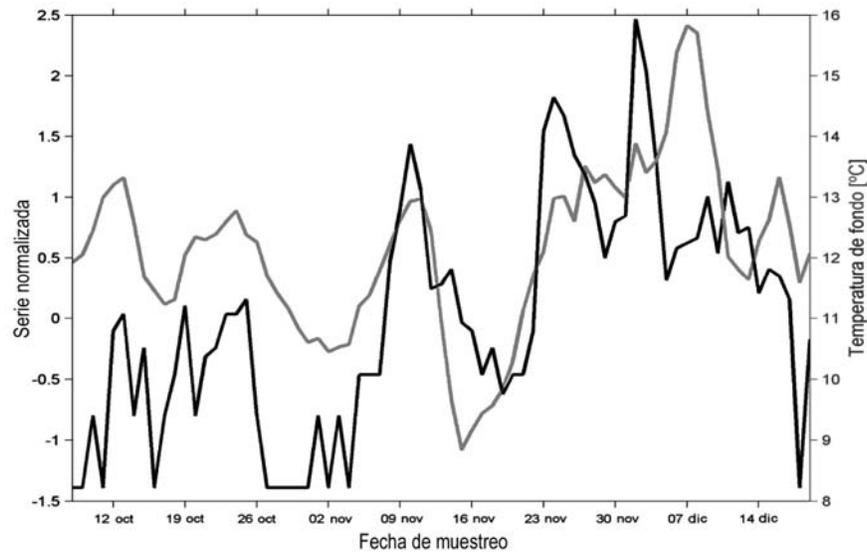


Figura 4. Serie normalizada de la tasa media diaria de asentamiento (octubre-diciembre 2008) de megalopas de *Cancer edwardsii* y la temperatura media diaria del fondo. Para efectos del análisis se agruparon los datos de los sustratos arena gruesa y símil de tapiz algal.

Figure 4. Normalized series of the average daily settlement rate (October-December 2008) of megalopae of *Cancer edwardsii* and average daily bottom temperature. For purposes of analysis, data were pooled from the coarse sand and simile of algal mat substrates.

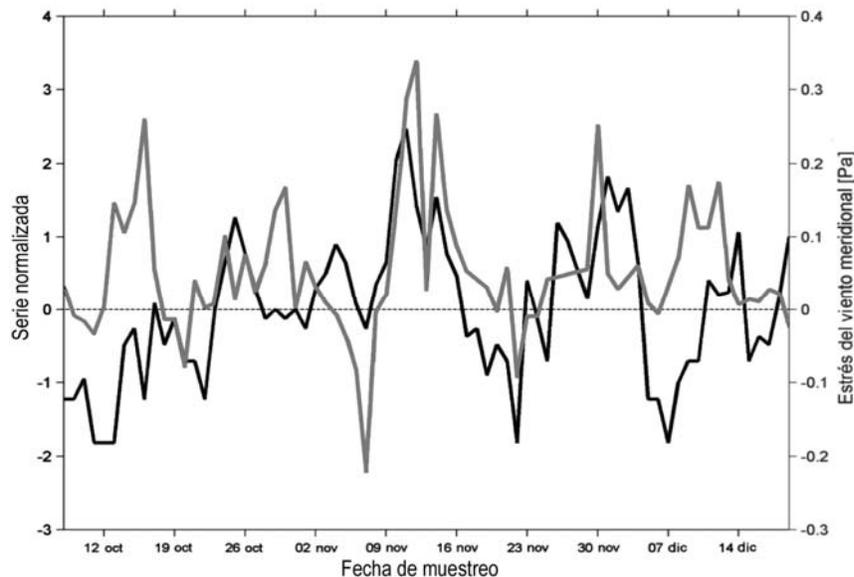


Figura 5. Serie normalizada de la tasa media diaria de asentamiento (octubre-diciembre 2008) de megalopas de *Cancer coronatus* y el componente meridional medio diario del estrés del viento. Para efectos del análisis se agruparon los datos de los sustratos arena gruesa y símil de tapiz algal.

Figure 5. Normalized series of the average daily settlement rate (October-December 2008) of megalopae of *Cancer coronatus*, and the average daily meridional component of wind stress. For purposes of analysis, data were pooled from the coarse sand and simile of algal mat substrates.

asociado a eventos de surgencia, *C. productus/oregonensis* fue correlacionado con su relajó.

Este tipo de diferencias pueden ser explicadas por variadas razones: a) la formación de parches fuera de

la desembocadura puede variar espacial y temporalmente entre especies (Jones & Epifanio, 2005), y, por lo tanto, generar distintos patrones de transporte hacia el estuario dependiendo de la circulación local y

Tabla 3. Correlaciones cruzadas entre las tasa de asentamiento diarias de jaibas (*Cancer* spp.) y forzantes ambientales con retardo de 0 a 5 días. Valores en negrita indican la mejor correlación significativa ($p < 0.05$) para cada variable.

Table 3. Cross-correlations between the daily settlement rate of crabs (*Cancer* spp.) and physical forcing lagged of 0 to 5 days. Bold values indicate the best significant correlation ($p < 0.05$) for each variable.

<i>Cancer edwardsii</i>							
Retardo	Temperatura	Salinidad	Caudal	Rango Mareal	Viento Zonal	Viento Meridional	Nivel del mar
	(°C)	(psu)	(m ³ s ⁻¹)	(m)	(Pascal)	(Pascal)	(m)
-5	0,32	-0,26	-0,43	0,2	-0,37	0,17	-0,11
-4	0,36	-0,27	-0,44	0,2	-0,32	0,2	-0,09
-3	0,38	-0,22	-0,43	0,19	-0,35	0,27	-0,11
-2	0,42	-0,21	-0,42	0,17	-0,23	0,24	-0,14
-1	0,48	-0,18	-0,38	0,14	-0,23	0,27	-0,31
0	0,51	-0,26	-0,39	0,04	-0,2	0,13	0,01
<i>Cancer coronatus</i>							
-5	-0,08	0,04	-0,11	-0,27	-0,08	-0,08	0,14
-4	-0,14	0,13	-0,11	-0,14	-0,06	-0,01	-0,07
-3	-0,2	0,22	-0,13	0	0	0	-0,04
-2	-0,21	0,31	-0,14	0,13	0,02	0,07	-0,07
-1	-0,19	0,26	-0,18	0,21	-0,05	0,24	0
0	-0,16	0,21	-0,21	0,22	-0,16	0,32	0,08

b) la conducta larval de cada especie puede generar acoplamientos diferenciales con las forzantes físicas (Ogburn & Forward, 2009). En otras áreas con fuertes frentes de surgencia, como la costa portuguesa, especies de braquiuros evaluados simultáneamente también muestran divergencias en su patrones de asentamiento (Flores *et al.*, 2002). El transporte de larvas a la costa en condiciones de surgencia o relajación estaría asociado principalmente a la ubicación de las larvas de cada especie en la columna de agua (Flores *et al.*, 2002). Más aún, últimamente se ha puesto en duda el rol clave de la surgencia costera en el transporte larval, ya que se ha detectado en algunas especies que sus larvas quedan muy cerca de la costa y el suministro larval hacia las zonas de asentamiento es más dependiente de procesos locales que de procesos oceanográficos de meso-escala (Shanks & Shearman, 2009). Así, el comportamiento larval (*i.e.* migración vertical), sería preponderante en la regulación del acoplamiento larval con las forzantes físicas de circulación, evitando que las larvas se alejen de la costa (Morgan & Anastasia, 2008; Morgan & Fisher, 2010), generando patrones especie-específicos de suministro y asentamiento larval dependiendo de la forzantes dominantes y/o la configuración costera (Palma *et al.*, 2006).

Una de las variables pocas veces consideradas en los estudio del asentamiento larval en estuarios, es el efecto de su caudal, el cual en este estudio se relacionó negativamente con el asentamiento de ambas especies pero con distinto desfase en su efecto. Una interpretación plausible para esta asociación, es que en primavera, cuando el caudal del río es aún alto y el estuario se comporta como un estuario de cuña salina (Ruiz, 2010), las megalopas, comúnmente de hábitos demersales, son fácilmente transportadas por las advección de aguas provenientes del mar hacia el fondo del estuario. Sin embargo, esta relación negativa entre los factores también es posible de explicar por una co-variación temporal del aumento del asentamiento hacia diciembre a medida que transcurre el periodo de reclutamiento y la disminución del caudal normal a medida que se acerca la temporada estival.

Factores relativos a las mareas también han sido descritos como controladores del asentamiento larval tanto en estuarios como en costas abiertas (Queiroga *et al.*, 2006, 2007; Amaral *et al.*, 2007). Sin embargo, variables tales como el rango mareal y el nivel del mar presentaron nula o escasa correlación para explicar la variación en las tasas de asentamiento de las jaibas del género *Cancer* dentro del estuario. La condición

micromareal del estuario del río Valdivia parece disminuir los efectos de las mareas en el transporte larval, al menos, en sectores cercanos a la desembocadura (Pardo *et al.*, en prensa).

Las dos especies estudiadas mostraron tasas de asentamiento similares sobre los sustratos complejos ofrecidos, pero significativamente mayores que en el control. Esto indica que existiría una selección activa de las megalopas por hábitats heterogéneos para el asentamiento. Sin embargo, esta selección no es a nivel específico de micro-hábitat y no puede explicar la distribución observada de los juveniles tempranos (*C. edwardsii* en fondos rocosos y *C. coronatus* en fondos sedimentarios). La mortalidad diferencial entre cada sustrato también podría explicar el patrón observado (*i.e.* Pardo *et al.*, 2007), pero experimentos de exclusión anteriores efectuados en la misma localidad mostraron que el efecto de grandes depredadores carcinófagos, tales como peces, es insignificante sobre la magnitud del asentamiento (Pardo *et al.*, 2010; Pardo *et al.*, en prensa). La dispersión secundaria luego del reclutamiento, tal como ocurre con *C. setosus* en el submareal de Chile central (Pardo *et al.*, 2007), podría ser el proceso tras este patrón de distribución.

Los esfuerzos de investigación para determinar las forzantes ambientales que controlan la alta variabilidad y complejidad del proceso del asentamiento de especies meroplácticas en estuarios son primordiales para el manejo de especies explotadas. En este sentido, este estudio muestra que los patrones de asentamiento larval son especie-específicos, incluso en especies simpátricas y estrechamente relacionadas filogenéticamente. Así, cualquier generalización debe ser bien soportada por estudios comparativos en la misma escala espacio-temporal.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Sebastián Tapia y Juan Pablo Fuentes por su activa participación en esta investigación. LMP agradece a FONDECYT 11070024 y a la Dirección de Investigación de la Universidad Austral de Chile por el financiamiento entregado, el cual hizo posible este estudio. Además, agradecemos a los evaluadores anónimos por sus sugerencias en la versión preliminar de este manuscrito.

REFERENCIAS

Almeida, M., J. Dubert, A. Peliz & H. Queiroga. 2006. Influence of vertical migration pattern on retention of

crab larvae in a seasonal upwelling system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 307: 1-19.

Amaral, V. & J. Paula. 2007. *Carcinus maenas* (Crustacea: Brachyura): influence of artificial substrate type and patchiness on estimation of megalopae settlement. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 346: 21-27.

Amaral, V., H. Queiroga, M. Skov & J. Paula. 2007. Planktonic variability and settlement of *Carcinus maenas* megalopae at high temporal resolution in the lower Mira Estuary (SW Portugal). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 348: 239-248.

Atkinson, L.P., A. Valle-Levinson, D. Figueroa, D. De Pol-Holz, V.A. Gallardo, W. Schneider, J.L. Blanco & M. Schmidt. 2002. Oceanographic observations in Chile and coastal waters between Valdivia and Concepcion. *J. Geophys. Res.*, 107(18): 1-14.

Beck, M., K. Heck, K. Able, D. Childers, D. Eggleston, B. Gillanders, B. Halpern, C. Hays, K. Hoshino, T. Minello, R. Orth, P. Sheridan & M. Weinstein. 2001. The identification, conservation and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *BioScience*, 51: 633-641.

Cardyn, C.S. 2009. Dinámica espacio-temporal del asentamiento larval de *Cancer edwardsii* (Bell, 1835), en el estuario del río Valdivia. Tesis de Biología Marina, Universidad Austral de Chile, Valdivia, 60 pp.

Eggleston, D.B., R.N. Lipcius, L.S. Marshall & S.G. Ratchford. 1998. Spatio-temporal variation in postlarval recruitment of the Caribbean spiny lobster in the central Bahamas: lunar and seasonal periodicity, spatial coherence, and wind forcing. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 174: 33-49.

Flores, A.A.V., J. Cruz & J. Paula. 2002. Temporal and spatial patterns of settlement of brachyuran crab megalopae at a rocky coast in Central Portugal. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 229: 207-220.

Jones, M.B. & C.E. Epifanio. 1995. Patches of crab megalopae in the mouth of Delaware bay-an analysis of spatial scales. *J. Shellfish. Res.*, 24(1): 261-267.

Miller, J.A. & A. Shanks. 2004. Ocean-estuary coupling in the Oregon upwelling region: abundance and transport of juvenile fish and of crab megalopae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 271: 267-279.

Morgan, S.G. & J.L. Fisher. 2010. Larval behavior regulates nearshore retention and offshore migration in an upwelling shadow and along the open coast. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 404: 109-126.

Narváez, D.A., S.A. Navarrete, J. Largier & C.A. Vargas. 2006. Onshore advection of warm water, larval

- invertebrate settlement, and relaxation of upwelling off central Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 309: 159-173.
- Ogburn, M.B. & R.B. Forward. 2009. Ingress of brachyuran crab post-larvae to the newport river Estuary. *Estuar. Coast.*, 32: 309-318.
- Palma, A.T., L.M. Pardo, R. Veas, C. Cartes, M. Silva, K. Manríquez, A. Díaz, C. Muñoz & F.P. Ojeda. 2006. Coastal brachyuran decapods: settlement and recruitment under contrasting coastal geometry conditions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 316: 139-153.
- Pardo, L.M., D. Ampuero & D. Veliz. 2009. Using morphological and molecular tools to identify megalopae larvae collected in the field: the case of sympatric *Cancer* crabs. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 89: 481-490.
- Pardo, L.M., C.S. Cardyn & J. Garcés-Vargas. 2012. Spatial variation in the environmental control of crab larval settlement in a micro-tidal austral estuary. *Helgo. Mar. Res.* DOI 10.1007/s10152-011-0267-y.
- Pardo, L.M., C.S. Cardyn, P. Mora & R.A. Wahle. 2010. A new passive collector to assess settlement rates, substrate selection and predation pressure in decapod crustacean larvae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 393: 100-105.
- Pardo, L.M., K. González-Flores, J.P. Fuentes, K. Paschke & O. Chaparro. 2011. Survival and behavioral responses of juvenile crabs of *Cancer edwardsii* to severe hyposalinity events triggered by increased runoff at an estuarine nursery ground. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 404: 33-39.
- Pardo, L.M., A.T. Palma, C. Prieto, P. Sepúlveda, I. Valdivia & F.P. Ojeda. 2007. Processes regulating early post-settlement habitat use in a subtidal assemblage of brachyuran decapods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 344: 10-22.
- Pino, M., G. Perillo & P. Santamarina. 1994. Residual fluxes in a cross-section of the Valdivia river estuary, Chile. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 38: 491-505.
- Perillo, G.M., M.C. Piccolo & M. Pino-Quivira. 1999. Estuaries of South America: their geomorphology and dynamics. Springer, Berlin, 223 pp.
- Queiroga, H. & J. Blanton. 2005. Interactions between behaviour and physical forcing in the control of horizontal transport of decapod crustacean larvae. *Adv. Mar. Biol.*, 47: 107-214.
- Queiroga, H., M.J. Almeida, A. Alpuim, A.A.V. Flores, S. Francisco, I. González-Gordillo, A.I. Miranda, I. Silva & J. Paula. 2006. Tide and wind control of megalopal supply to estuarine crab populations on the Portuguese west coast. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 307: 21-36.
- Queiroga, H., T. Cruz, A. dos Santos, J. Dubert, J.I. González-Gordillo, J. Paula, A. Peliz, A. Miguel & P. Santos. 2007. Oceanographic and behavioural processes affecting invertebrate larval dispersal and supply in the western Iberia upwelling ecosystem. *Prog. Oceanogr.*, 74: 174-191.
- Quintana, R. 1983. Larval development of the edible crab, *Cancer edwardsi* Bell, 1835 under laboratory conditions (Decapoda, Brachyura). *Rep. Usa Mar. Biol. Inst. Kochi Univ.*, 5: 1-19.
- Quintana, R. & H. Saelzer. 1986. The complete larval development of the edible crab, *Cancer setosus* Molina and observations on the prezoal and first zoal stages of *C. coronatus* Molina (Decapoda: Brachyura, Cancridae). *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. Zool.*, 24(40): 267-303.
- Rabalais, N.N., F.R. Burditt Jr., L.D. Coen, B.E. Cole, C. Eleuterius, K.L. Heck Jr., T.A. McTigue, S.G. Morgan, H.M. Perry, F.M. Truesdale, R.K. Zimmerman-Faust & R.J. Zimmerman. 1995. Settlement of *Callinectes sapidus* megalopae on artificial collectors in four Gulf of Mexico estuaries. *Bull. Mar. Sci.*, 57: 855-876.
- Ruiz, M. 2010. Características hidrográficas y estabilidad de la columna de agua en el complejo estuarino Valdivia-Tornagaleones. Tesis de Biología Marina, Universidad Austral de Chile, Valdivia, 47 pp.
- Shanks, A.L. & R.K. Shearman. 2009. Paradigm lost? Cross-shelf distributions of intertidal invertebrate larvae are unaffected by upwelling or downwelling. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 385: 189-204.
- Shanks, A.L., J.L. Largier, L. Brink, J. Brubaker & H. Hoff. 2000. Evidence for shoreward transport of meroplankton by an upwelling relaxation front. *Limnol. Oceanogr.*, 45: 230-236.
- Underwood, A.J. & M.J. Keough. 2001. Supply-side ecology: the nature and consequences of variations in recruitment of intertidal organisms. In: M.D. Bertness, S.D. Gaines & M.E. Hay (eds.). *Marine community ecology*. Sinauer Associates, Sunderland, pp. 183-200.
- Underwood, A. 1997. *Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge University Press, Cambridge, 504 pp.
- Wahle, R.A. 2003. Revealing stock-recruitment relationships in lobsters and crabs: is experimental ecology the key? *Fish. Res.*, 65: 3-32.