

Research Article

Distribución y abundancia de larvas de *Munida gregaria* (Fabricius, 1793), *Sergestes arcticus* Krøyer, 1855 y *Neotrypaea uncinata* (H. Milne-Edwards, 1837) entre Puerto Montt (41°30'S) y Laguna San Rafael (46°30'S), sur de Chile

Armando Mujica¹, Maria Luisa Nava¹, Mónica Saavedra¹
Jenniffer Pereira¹ & Alejandra Vargas¹

¹Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Católica del Norte, P.O. Box 117, Coquimbo, Chile

RESUMEN. Se describe la distribución y abundancia de los estadios larvales de *Munida gregaria*, *Neotrypaea uncinata* y *Sergestes arcticus*, capturadas en cinco cruceros oceanográficos efectuados, en los fiordos y canales australes de Chile, entre Puerto Montt (41°30'S) y Laguna San Rafael (46°30'S). Sobre la base de diferentes masas de aguas, se caracterizaron tres áreas oceanográficas, donde se determinó la abundancia y frecuencia de ocurrencia de los estadios larvales de las tres especies capturadas en los diferentes cruceros. Se aplicaron estadígrafos para relacionar la abundancia y frecuencia de ocurrencia de los estadios larvales, las zonas oceanográficas definidas y los años de muestreo, lo que permitió discriminar áreas de desove y la posible dispersión de larvas de las especies estudiadas en la zona de estudio.

Palabras clave: larvas de crustáceos, *Munida gregaria*, *Sergestes arcticus*, *Neotrypaea uncinata*, fiordos, sur de Chile.

Distribution and abundance of larvae of *Munida gregaria* (Fabricius, 1793), *Sergestes arcticus* Krøyer, 1855 and *Neotrypaea uncinata* (H. Milne-Edwards, 1837) between Puerto Montt (41°30'S) and Laguna San Rafael (46°30'S), southern Chile

ABSTRACT. We describe the distribution and abundance of larval stages of *Munida gregaria*, *Neotrypaea uncinata* and *Sergestes arcticus*, captured during five oceanographic cruises realized in the fjords and channels of southern Chile, located between Puerto Montt (41°30'S) and Laguna San Rafael (46°30'S). Based on the presence of different water masses, three oceanographic areas were characterized, in which the abundance and the frequency of occurrence of the larval stages were determined. Statistical parameters were used to relate the abundance and frequency of occurrence of larval stages, defined oceanographic areas and sampling years, which allowed discrimination of spawning areas and larval dispersal potential of the species in the study area.

Keywords: crustacean, larvae, *Munida gregaria*, *Sergestes arcticus*, *Neotrypaea uncinata*, fjords, southern Chile.

Corresponding author: Armando Mujica (amujica@ucn.cl)

INTRODUCCIÓN

Entre las larvas de crustáceos decápodos en fiordos y canales interiores de la zona de Chiloé y Aysén, las larvas de *Munida gregaria*, *Neotrypaea uncinata* y *Sergestes arcticus*, han sido descritas como las más abundantes durante la primavera en diferentes años (Mujica & Pereira, 2009; Mujica & Nava, 2010; Mujica *et al.*, 2011). Las larvas de estas especies, provienen de poblaciones de adultos de hábitos diversos. *M. gregaria* comprende dos morfotipos que

originalmente fueron descritos como especies diferentes (*M. gregaria* y *M. subrugosa*). Uno de hábitos pelágicos durante los primeros estados de desarrollo y el otro epibentónico en su fase juvenil y adulta (Varisco & Vinuesa, 2007). Los adultos de *N. uncinata* habitan el bentos arenoso somero (Retamal, 1981, 2000) y *S. arcticus*, es un pequeño camarón mesopelágico cosmopolita (Retamal, 2000).

La distribución de las larvas de estas especies ha sido estudiada por diversos autores, encontrándose importantes diferencias asociadas a su dispersión,

producto de la dinámica oceanográfica de la zona (Silva *et al.*, 1997, 1998; Cáceres *et al.*, 2003, 2007), debido a la interacción del efecto del viento, topografía submarina y corrientes de marea (Cáceres *et al.*, 2004).

En la compleja y dinámica zona oceanográfica donde se han capturado estas larvas, se encuentran diferentes masas de aguas. En esta zona, las aguas oceánicas superficiales y subsuperficiales (Silva *et al.*, 1998; Sievers *et al.*, 2002), se mezclan con aguas continentales que fluyen superficialmente desde los canales hacia el océano, generando el Agua Subantártica Modificada (ASAAM) Silva *et al.* (1997). Las amplias mareas semidiurnas (Cáceres *et al.*, 2003), forman fuertes corrientes, que sumadas a los cambios de densidad del agua de mar y la irregular topografía del fondo de los canales, generan características oceanográficas diferentes en áreas próximas geográficamente (Mujica, 2002).

Las diferencias en el comportamiento de los adultos, la gran abundancia de larvas durante la primavera en los fiordos y canales interiores comprendidos entre Puerto Montt y Laguna San Rafael y la diferencia en su distribución horizontal, en una zona con diferentes masas de agua, ha incentivado el análisis sobre la distribución y abundancia de los estadios larvales de *M. gregaria*, *N. uncinata* y *S. arcticus*, en relación a las características oceanográficas del área de estudio y sus diferencias ambientales donde se desarrollan los adultos.

MATERIALES Y METODOS

En cinco cruceros oceanográficos multidisciplinarios del programa CIMAR (cruceros CIMAR 1, 4, 8, 9 y 10) efectuados entre Puerto Montt (41°30'S) y Laguna San Rafael (46°30'S) (Tabla 1, Fig. 1), se obtuvieron muestras zooplancónicas con redes Bongo de 330 µm de abertura de malla, provistas de medidores de flujo. Las redes fueron arrastradas en forma oblicua entre la superficie y 200 m de profundidad o 10 m sobre el fondo, cuando la profundidad fue menor. Las muestras se preservaron en solución de formalina en agua de mar al 5%, para su posterior análisis.

Las larvas de *Munida gregaria*, *Neotrypaea uncinata* y *Sergestes arcticus*, fueron separadas, identificadas y contabilizadas por estadios larvales. Las larvas de *M. gregaria* y *N. uncinata*, fueron agrupadas en zoeas con y sin urópodos, y megalopas; mientras que las de *Sergestes arcticus*, por estado de desarrollo (elaphocaris, acanthosoma, mastigophus y juveniles).

Para analizar la distribución y abundancia de los estadios larvales de cada especie, el área de estudio se

dividió en dos zonas: a) Zona Norte (Puerto Montt-Boca del Guafo) constituida por los cruceros CIMAR 1N (zona norte) y CIMAR 10, y b) Zona Sur (Boca del Guafo-Laguna San Rafael) constituida por los cruceros CIMAR 1S (zona sur) y CIMAR 4, 8 y 9. En esta área se establecieron tres zonas oceanográficas (Fig. 2), basadas en las masas de agua existentes en el área de muestreo y las zonas de mezcla (Silva *et al.*, 1995; 1997, 1998; Guzmán & Silva, 2002; Silva & Guzmán, 2006).

La zona de aguas oceánicas comprende el área externa a los canales sudoccidentales, Boca del Guafo, golfo Corcovado y sector norte del canal Moraleda (hasta la constricción de Meninea), donde se encuentran el agua Superficial Subantártica (ASAA), Ecuatorial Subsuperficial (AESS) e Intermedia Antártica (AIAA) (Silva *et al.*, 1997).

La zona de aguas de mezcla corresponde al seno de Reloncaví, golfo de Ancud y canales occidentales de la región de Aysén (canales King, Darwin, Pulluche), donde la topografía del fondo (<150 m), sólo permite la entrada de Agua Subantártica (ASAA). Ellas se mezclan en proporciones crecientes con Agua Dulce (AD), que fluyen superficialmente desde los canales hacia el océano, generando diversos grados de mezcla, que Silva *et al.* (1997, 1998) y Silva & Guzmán (2006) denominan Agua Subantártica Modificada (ASAAM).

La zona de aguas estuarinas corresponde a los canales interiores de la zona de Chiloé (estero Castro, Comau y Reñihue) y los orientales ubicados al sur de la Boca del Guafo (canales Jacaf, Puyuguapi, seno Aysén, esteros Quitralco, Cupquellan y Elefantes), donde las aguas estuarinas salobre o dulce (AE salobre y AE dulce), predominan en la mezcla de aguas antes descrita (Silva *et al.*, 1998).

El número de larvas fue expresado en 1.000 m³ agua de mar filtrada, lo que permitió estimar la abundancia de cada especie y estadio larval en las diferentes zonas oceanográficas en cada crucero. Se determinó la dominancia numérica de los estadios larvales de cada especie en cada crucero y zona oceanográfica (porcentaje entre el número de larvas de cada estadio respecto del total de la especie).

Se determinó la frecuencia de ocurrencia de cada especie y de los estadios larvales en cada uno de los cruceros y zonas oceanográficas establecidas (porcentaje entre el número de estaciones con presencia de larvas de cada especie o estadio larval, respecto del total de estaciones de cada crucero y zona oceano-gráfica).

Para determinar la existencia de diferencias significativas en la abundancia y dominancia numérica

Tabla 1. Número de estaciones muestreadas por zona oceanográfica (AE: agua estuarina, AM: agua de mezcla, AO: agua oceánica) y crucero (1N: CIMAR 1 sector norte, 1S: CIMAR 1 sector sur, CIMAR 4, 8, 9, 10).

| Crucero | N° estaciones | | | |
|---------|---------------|----|----|-------|
| | AE | AM | AO | Total |
| 1N | 6 | 14 | 14 | 34 |
| 10 | 8 | 14 | 13 | 35 |
| 1S | 32 | 15 | 12 | 59 |
| 4 | 19 | 3 | 9 | 31 |
| 8 | 5 | 18 | 16 | 39 |
| 9 | 9 | 9 | 13 | 31 |
| Total | 79 | 73 | 77 | 229 |

de los estadios larvales de cada especie entre los cruceros y zonas oceanográficas, se comprobó estadísticamente que los datos de las variables dependientes (abundancia y dominancia), tuvieron una distribución normal, para lo cual se realizó la prueba de Kolmogorov-Smirnov. Para verificar que la varianzas unitarias fueran homocedásticas, se aplicó el test de Levene y la prueba de Box para verificar la homocedasticidad grupal ($P < 0,05$).

Para el análisis estadístico de los datos de abundancia y dominancia de los estadios larvales de las especies estudiadas, se aplicó un test multivariado de análisis de varianza (MANOVA de tres factores). El primer factor (cruceros), correspondió a los cruceros y sus respectivos años. El segundo factor (zonas), consideró las tres zonas oceanográficas (aguas estuarinas, aguas de mezcla y aguas oceánicas) y el tercer factor (estadios), consideró los estadios larvales de las especies analizadas.

Para establecer la homogeneidad entre la frecuencia de ocurrencia de las larvas de *M. gregaria* y *N. uncinata*, sus estadios larvales (zoeas sin urópodos, zoeas con urópodos y megalopas) y las tres zonas oceanográficas (AE = aguas estuarinas, AM = aguas de mezcla y AO = aguas oceánicas) de cada uno de los cruceros CIMAR, se aplicaron seis tablas de contingencias de 3x3, para determinar la independencia entre estadios larvales y zonas. Esto se aplicó en los datos originales, sin considerar promedios ni porcentajes.

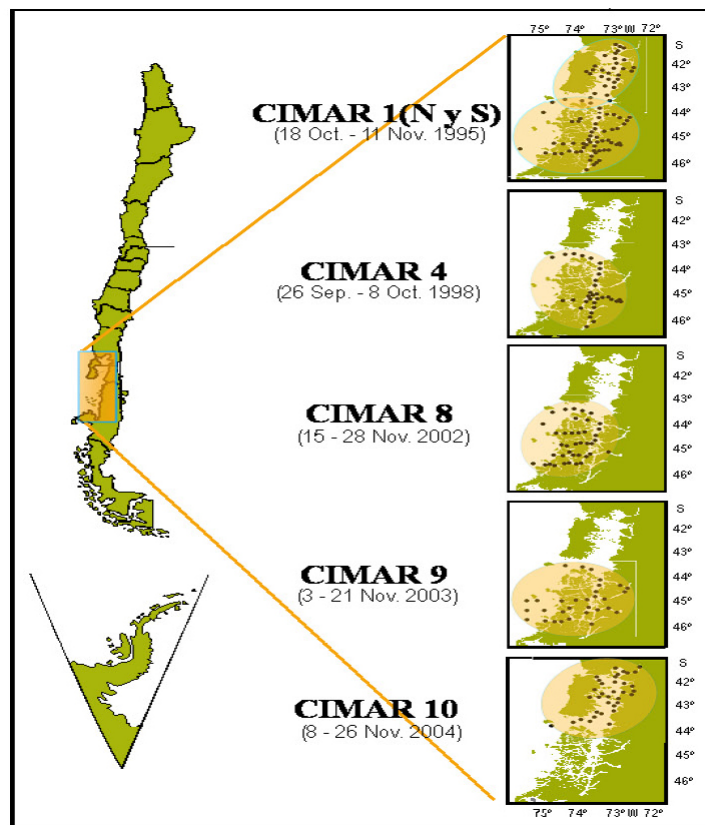


Figura 1. Ubicación de las estaciones de muestreo de zooplancton y fecha de los cruceros CIMAR.

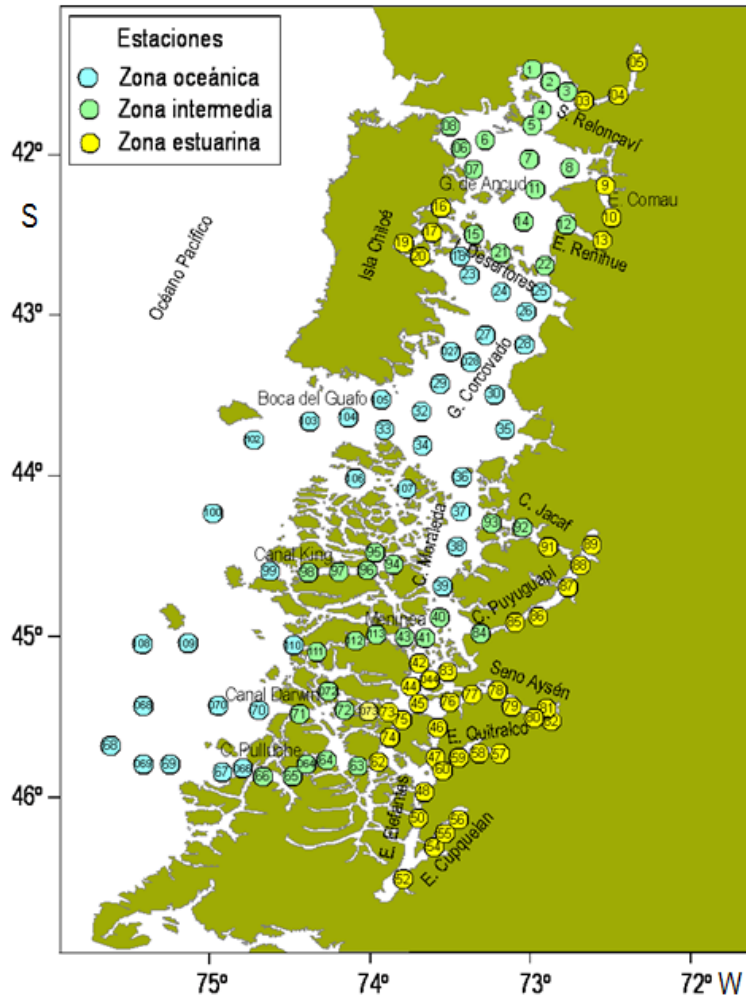


Figura 2. Ubicación de estaciones de muestreo de zooplancton en los diferentes cruceros CIMAR.

Para la frecuencia de ocurrencia (FO) de las larvas de *S. arcticus* (elaphocaris, acanthosoma, mastigophus y juveniles) y las tres zonas oceanográficas de cada crucero, se aplicó una tabla de contingencia de 4x3 en la determinación de la existencia de independencia entre los estados de desarrollo y las zonas. Los juveniles de esta especie fueron considerados en el análisis, pues son plantónicos. Al igual que lo anterior, esto se aplicó a los datos originales, sin considerar promedios ni porcentajes.

RESULTADOS

Las larvas de *Munida gregaria* se encontraron en la mayoría de las estaciones muestreadas en los cinco cruceros analizados (Tabla 2). Las mayores abundancias (>40.000 larvas 1.000 m⁻³) y abundancias promedios por crucero, se encontraron en el CIMAR 4 y 8, efectuados entre septiembre y noviembre de 1998 y

2002, respectivamente, entre la Boca del Guafo y el estero Elefantes (Fig. 1). En el crucero CIMAR 9, se registraron las menores abundancias, no obstante que se efectuó en la misma zona de estudio y similar época que los dos cruceros anteriores (Fig. 1).

Las larvas de *Neotrypaea uncinata*, fueron las más abundantes de las tres especies, con máximos superiores a un dígito en los cruceros CIMAR 1N y 10, que son los únicos efectuados entre Puerto Montt y la Boca del Guafo (Tabla 2, Fig. 1). En el CIMAR 1S, se registraron las menores abundancias y frecuencias de ocurrencia de estas larvas.

Las larvas de *Sergestes arcticus* también se encontraron en la mayoría de las estaciones en todos los cruceros y fueron más abundantes en los CIMAR 1S y 10 (>17.000 larvas 1.000 m⁻³), ambos efectuados en noviembre. En el segundo de ellos, realizado entre Puerto Montt y la Boca del Guafo, se registró la menor frecuencia de ocurrencia (Tabla 2).

Tabla 2. Abundancia total, abundancia media y frecuencia de ocurrencia (FO) de *Munida gregaria*, *Neotrypaea uncinata* y *Sergestes arcticus* por crucero.

| | Crucero | Abundancia (larvas 1.000 m ⁻³) | | FO |
|--------------------|---------|--|-------|------|
| | | Total | Media | (%) |
| <i>M. gregaria</i> | 1N | 11.496 | 338 | 94,1 |
| | 10 | 8.645 | 247 | 85,7 |
| | 1S | 9.074 | 154 | 84,8 |
| | 4 | 42.149 | 1.360 | 83,9 |
| | 8 | 40.199 | 1.031 | 100 |
| | 9 | 1.485 | 48 | 87,1 |
| <i>N. uncinata</i> | 1N | 95.838 | 2819 | 85,3 |
| | 10 | 217.564 | 6.216 | 91,4 |
| | 1S | 1.670 | 28 | 44,1 |
| | 4 | 18.713 | 604 | 67,7 |
| | 8 | 44.062 | 1.130 | 92,3 |
| | 9 | 2.364 | 76 | 77,4 |
| <i>S. arcticus</i> | 1N | 3.885 | 114 | 79,4 |
| | 10 | 18.937 | 541 | 65,7 |
| | 1S | 17.986 | 305 | 89,8 |
| | 4 | 6.839 | 221 | 87,1 |
| | 8 | 1.407 | 36 | 79,5 |
| | 9 | 1.392 | 45 | 74,2 |

La distribución de la abundancia total de larvas de cada una de las especies y sus frecuencias de ocurrencia (FO) en las zonas oceanográficas definidas (aguas estuarinas, de mezcla y oceánicas) de cada crucero, no tuvieron un patrón definido. En los cruceros 1N y 10, las larvas de *M. gregaria*, tuvieron sus abundancias máximas y mínimas en zonas oceanográficas opuestas (aguas estuarinas y aguas oceánicas, respectivamente), mientras que en los cruceros efectuados entre la Boca del Guafo y la Laguna San Rafael, las mayores abundancias predominaron en las estaciones con aguas de mezcla. La FO de estas larvas fue alta (>66% de las estaciones) en las tres zonas oceanográficas definidas, en todos los cruceros (Tabla 3).

Las larvas de *N. uncinata*, también predominaron en las zonas de aguas estuarinas y de mezcla, aunque las mayores FO se encontraron preferentemente en zonas con aguas de mezcla y oceánicas (Tabla 3).

La abundancia de larvas de *S. arcticus* fue mayor en aguas estuarinas y de mezcla, tanto en los cruceros del sector norte como sur sus mayores FO se detectaron en estaciones de aguas de mezcla en los cruceros de la Zona Norte y en diferentes zonas oceanográficas en los cruceros efectuados en la Zona Sur.

Del análisis por estadio larval de *M. gregaria*, se determinó que la abundancia de zoeas sin urópodos disminuyó desde las aguas estuarinas hacia aguas oceánicas, mientras que las zoeas con urópodos y megalopas fueron más abundantes en aguas de mezcla (Fig. 3), lo cual es concordante con la dominancia numérica de los estadios larvales en los diferentes tipos de agua (Tabla 4).

El test multivariado de análisis de varianza (Manova de tres factores), mostró una dependencia entre la abundancia y dominancia de larvas de *M. gregaria* con la relación establecida entre las variables zonas-estados, así como con la establecida entre cruceros-zonas-estadios (Tabla 5).

La FO de las zoeas sin urópodos tuvo una distribución opuesta a la abundancia, con máximos en la zona de aguas oceánicas. Las zoeas con urópodos fueron las de mayor FO en los tres tipos de aguas, también con aumento progresivo desde aguas estuarinas hacia oceánicas (Tabla 4). El análisis estadístico de la FO de los estadios de desarrollo de estas larvas, indicó dependencia de la FO con las zonas de muestreo al aplicar la tabla de contingencia al conjunto de cruceros, no obstante que, por separado, sólo en los cruceros CIMAR 1S y 10 fue dependiente (Tabla 5).

Tabla 3. Abundancia y frecuencia de ocurrencia (FO) de *Munida gregaria*, *Neotrypaea uncinata* y *Sergestes arcticus* por crucero y zonas oceanográficas (AE: aguas estuarinas, AM: aguas de mezcla, AO: aguas oceánicas).

| | Crucero | Abundancia (N° 1.000 m ⁻³) | | | FO (%) | | |
|--------------------|---------|--|--------|--------|--------|-------|-------|
| | | A E | A M | A O | A E | A M | A O |
| <i>M. gregaria</i> | 1 N | 9.422 | 1.279 | 795 | 83,3 | 100,0 | 92,9 |
| | 10 | 511 | 1.410 | 6.723 | 75,0 | 85,7 | 92,3 |
| | 1 S | 2.780 | 5.655 | 639 | 81,3 | 100,0 | 75,0 |
| | 4 | 15.896 | 23.799 | 2.453 | 73,7 | 100,0 | 100,0 |
| | 8 | 2.089 | 28.022 | 10.087 | 100,0 | 100,0 | 100,0 |
| | 9 | 59 | 455 | 971 | 66,7 | 88,9 | 100,0 |
| <i>N. uncinata</i> | 1 N | 27.009 | 63.461 | 5.378 | 100,0 | 85,7 | 78,6 |
| | 10 | 114.300 | 71.058 | 32.205 | 87,5 | 92,9 | 92,3 |
| | 1 S | 728 | 834 | 108 | 25,0 | 66,7 | 66,7 |
| | 4 | 13.019 | 1.530 | 4.164 | 52,6 | 100,0 | 88,9 |
| | 8 | 8.948 | 19.460 | 15.655 | 80,0 | 94,4 | 93,8 |
| | 9 | 135 | 1.016 | 1.213 | 44,4 | 88,9 | 92,3 |
| <i>S. arcticus</i> | 1 N | 485 | 3.006 | 394 | 50,0 | 100,0 | 71,4 |
| | 10 | 15.968 | 2.805 | 164 | 75,0 | 78,6 | 46,2 |
| | 1 S | 13.423 | 2.839 | 1.725 | 93,8 | 93,3 | 75,0 |
| | 4 | 6.497 | 53 | 289 | 84,2 | 66,7 | 100,0 |
| | 8 | 156 | 685 | 566 | 60,0 | 83,3 | 81,3 |
| | 9 | 923 | 48 | 421 | 88,9 | 33,3 | 92,3 |

La mayor abundancia de las zoeas sin urópodos de *N. uncinata*, se encontró en aguas estuarinas y de mezcla, mientras que las zoeas con urópodos fueron más abundantes en aguas estuarinas, disminuyendo progresivamente hacia aguas oceánicas, contrario a la abundancia de las megalopas que fueron poco abundantes (Fig. 3). Las zoeas sin urópodos tuvieron la mayor dominancia numérica en los tres tipos de agua (Tabla 4).

El test multivariado de análisis de varianza, mostró una dependencia entre la abundancia y dominancia de las larvas de *N. uncinata*, con la mayoría de las variables consideradas, exceptuando las variables crucero y crucero-zona (Tabla 5). La mayor FO de estas larvas correspondió a las zoeas con y sin urópodos, en aguas de mezcla y oceánicas. También las megalopas, aunque con menor frecuencia de ocurrencia, se encontraron sólo en aguas de mezcla y oceánicas.

La FO de los estados de desarrollo de *N. uncinata*, fue dependiente de la zona de muestreo, al aplicar la tabla de contingencia al conjunto de cruceros y por separado, en los cruceros CIMAR 1N, 1S y 10 (Tabla 6).

Los tres primeros estadios de *S. arcticus* (elaphocaris, acanthosoma y mastigophus), tuvieron su máxima abundancia en aguas estuarinas, decreciendo progresivamente hacia aguas oceánicas, mientras que los

juveniles, fueron más abundantes en aguas de mezcla (Tabla 4, Fig. 3). Los elaphocaris fueron el estadio dominante en aguas estuarinas, mientras que acanthosoma y mastigophus predominaron en aguas de mezcla y oceánica, respectivamente.

El test multivariado de análisis de varianza, determinó dependencia entre la abundancia y dominancia de las larvas de *S. arcticus* con las zonas y estados de desarrollo, además con la relación establecida entre las variables zona-estado, así como con la establecida entre crucero-zonas-estado (Tabla 5).

Al igual que la abundancia de estas larvas, la frecuencia de ocurrencia de los tres primeros estados de desarrollo fue mayor en aguas estuarinas, decreciendo hacia aguas oceánicas; mientras que los juveniles, con baja FO en los tres tipos de agua, fue levemente mayor en aguas oceánicas (Tabla 4).

La FO de los estados de desarrollo de *S. arcticus* fue dependiente de la zona de muestreo al aplicar la tabla de contingencia al conjunto de cruceros, no obstante que, por separado, sólo en el crucero CIMAR 1S fue dependiente (Tabla 6).

DISCUSIÓN

La amplia distribución de las larvas de *M. gregaria* en el área de estudio, coincide con la distribución de

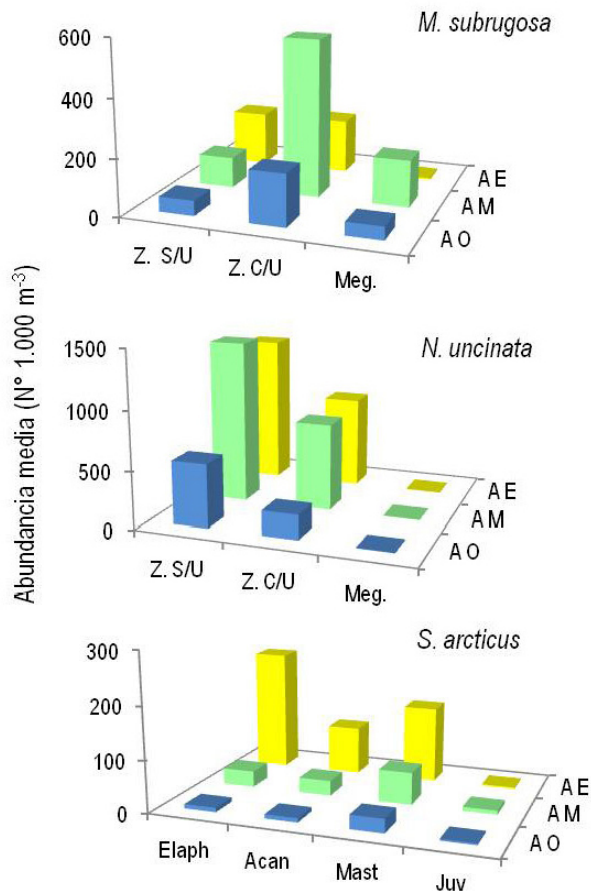


Figura 3. Abundancia media (N° 1.000 m⁻³) de los estadios larvales en las diferentes zonas oceanográficas (Z. S/U: zoeas sin urópodos, Z. C/U: zoea con urópodos, Meg.: megalopas, Elaph: elaphocaris, Acan: acanthosomas, Mast: mastigophus, Juv: juveniles, AE: aguas estuarinas, AM: aguas de mezcla, AO: aguas oceánicas).

los adultos de la especie, que con sus dos morfotipos (Pérez-Barros *et al.*, 2008), de hábitos pelágicos y bentónicos (Varisco & Vinuesa, 2007), liberan sus larvas en su amplia área de distribución (Retamal, 1973, 2000; Boschi *et al.*, 1992; Spivak, 1997). Esto permite suponer que los adultos tienen amplio rango de tolerancia a diferentes condiciones oceanográficas. Sin embargo, la distribución de la mayor concentración de las larvas de la especie, así como la distribución segregada de sus diferentes estadios larvales en áreas relativamente definidas, sugiere que los primeros estadios larvales requerirían para su desarrollo y sobrevivencia condiciones ambientales físicas y químicas definidas.

La alta frecuencia de ocurrencia (>84%) en todos los cruceros, sería producto de la correspondencia de la época de eclosión con la época de muestreo y tiempo de permanencia de las larvas en el plancton

(Varisco & Vinuesa, 2007). Al respecto, Tapella *et al.* (2002) señalan que las larvas de *M. gregaria* son más abundantes en el plancton a partir de septiembre y que su permanencia no supera los 120 días, lo que coincide con la secuencia de sus estados de desarrollo, entre primavera y verano, señalado por Mujica (2003) para los fiordos de Aysén, y las mayores abundancias de las primeras zoeas detectadas en muestras obtenidas entre septiembre y octubre (CIMAR 4), así como el aumento de megalopas capturadas en la segunda quincena de noviembre durante el CIMAR 8 (Mujica, 2008) y en verano de 1999 (Mujica, 2003).

La presencia de zoeas en los primeros estados de desarrollo en los tres tipos de aguas descritos, sería consecuencia de la amplia distribución de la especie, con sus dos morfotipos (bentónico y pelágico). El aumento progresivo de la abundancia de los primeros estadios larvales desde aguas oceánicas a estuarinas, coincide con los resultados encontrados por León *et al.* (2008), quienes discuten ampliamente la dispersión de larvas, desde los estuarios con influencia de aguas continentales, donde se encuentran las mayores concentraciones de los primeros estados de desarrollo, hacia las aguas interiores. Además, señalan que los primeros estadios tienen rangos más amplios de tolerancia a factores ambientales.

La mayor abundancia de zoeas con urópodos en aguas de mezcla, sería consecuencia de su deriva desde los estuarios hacia el mar interior, sumadas a las eclosionadas en ellos. Esta dispersión de los estadios menos desarrollados desde la parte interior hacia el océano, donde se determinó una mayor proporción de larvas más desarrolladas, coincide con lo reportado por León *et al.* (2008). Esto es consistente con el análisis estadístico de la abundancia y dominancia por estado de desarrollo de las larvas de *M. gregaria*, especialmente en la variable zona-estado, así como para la FO de ellas. Esto permite establecer un ciclo de vida hipotético para *M. gregaria*, en los fiordos y aguas interiores de la región, que es consistente con lo propuesto por León *et al.* (2008), quienes señalan que las hembras pelágicas, a comienzos de primavera, ingresan a los canales con menor influencia oceánica, donde ocurre la eclosión de los huevos, lugar desde donde se dispersarían los primeros estados de desarrollo hacia aguas de mayor influencia oceánica, a fines de primavera.

La distribución de los adultos de *N. uncinata* en fondos blandos de aguas someras (Retamal, 1981, 2000), restringiría la presencia de los primeros estados de desarrollo de sus larvas a zonas costeras o de escasa profundidad (Mujica, 2003, 2007, 2008; Balbontín *et al.*, 2009; Mujica & Pereira, 2009; Pereira, 2009; Mujica *et al.*, 2011). En la zona del

Tabla 4. Abundancia, dominancia y frecuencia de ocurrencia de estadios larvales de *Munida gregaria*, *Neotrypaea uncinata* y *Sergestes arcticus* por zona oceanográfica. AE: aguas estuarinas, AM: aguas de mezcla, AO: aguas oceánicas, SU: sin urópodos, CU: con urópodos.

| | Estadio | Abundancia (n° 1.000 m ⁻³) | | | Dominancia numérica (%) | | | Frecuencia ocurrencia (%) | | |
|--------------------|-------------|---|---------|--------|----------------------------|------|------|------------------------------|------|------|
| | | AE | AM | AO | AE | AM | AO | AE | AM | AO |
| <i>M. gregaria</i> | Zoeas SU | 15.128 | 7.926 | 4.088 | 49,2 | 13,1 | 18,9 | 48,1 | 56,2 | 64,9 |
| | Zoeas CU | 15.157 | 40.616 | 14.015 | 49,3 | 67,0 | 64,7 | 67,1 | 83,6 | 93,5 |
| | Megalopas | 473 | 12.078 | 3.565 | 1,5 | 19,9 | 16,5 | 19,0 | 61,6 | 44,2 |
| <i>N. uncinata</i> | Zoeas SU | 101.529 | 102.439 | 42.049 | 61,9 | 65,1 | 71,6 | 41,8 | 76,7 | 76,6 |
| | Zoeas CU | 62.609 | 54.711 | 16.421 | 38,1 | 34,8 | 28,0 | 44,3 | 78,1 | 76,6 |
| | Megalopas | 0 | 200 | 253 | 0,0 | 0,1 | 0,4 | 0,0 | 13,7 | 13,0 |
| <i>S. arcticus</i> | Elaphocaris | 18.422 | 2.263 | 645 | 49,2 | 24,0 | 18,1 | 63,3 | 45,2 | 32,5 |
| | Acanthosoma | 7.296 | 2.106 | 624 | 19,5 | 22,3 | 17,6 | 58,2 | 45,2 | 33,8 |
| | Mastigophus | 11.534 | 4.503 | 2.041 | 30,8 | 47,7 | 57,4 | 60,8 | 57,5 | 53,2 |
| | Juveniles | 200 | 565 | 247 | 0,5 | 6,0 | 6,9 | 11,4 | 11,0 | 13,0 |

Tabla 5. Valores del test de MANOVA para la abundancia y dominancia de las tres especies de crustáceos, las tres zonas oceanográficas y estadios larvales (zoeas con y sin urópodos, y megalopas en *M. gregaria* y *N. uncinata*, y elaphocaris, acanthosoma, mastigophus y juveniles en *S. arcticus*). Wilks λ : test de Wilks λ , F: test de Fisher, gl: grados de libertad, P: Probabilidad.

| | | Wilks λ | F | gl | P |
|--------------------|-------------------------|-----------------|---------|----|-------|
| <i>M. gregaria</i> | Cruceros | 0,017 | 468,103 | 10 | 0,000 |
| | Zonas | 0,158 | 268,424 | 4 | 0,000 |
| | Estados | 0,929 | 6,642 | 4 | 0,000 |
| | Cruceros-zonas | 0,022 | 202,896 | 20 | 0,000 |
| | Cruceros-Estados | 0,855 | 2,883 | 20 | 0,000 |
| | Zonas-estados | 0,978 | 0,994 | 8 | 0,439 |
| | Cruceros- zonas-estados | 0,888 | 1,148 | 38 | 0,252 |
| <i>N. uncinata</i> | Cruceros | 0,726 | 10,039 | 10 | 0,000 |
| | Zonas | 0,992 | 0,596 | 4 | 0,666 |
| | Estados | 0,966 | 2,543 | 4 | 0,039 |
| | Cruceros-zonas | 0,810 | 3,207 | 20 | 0,000 |
| | Cruceros-estados | 0,950 | 1,068 | 14 | 0,384 |
| | Zonas-estados | 0,966 | 1,664 | 6 | 0,127 |
| | Cruceros-zonas-estados | 0,972 | 0,371 | 22 | 0,996 |
| <i>S. arcticus</i> | Cruceros | 0,778 | 8,336 | 10 | 0,000 |
| | Zonas | 0,963 | 1,988 | 6 | 0,065 |
| | Estados | 0,960 | 2,14 | 6 | 0,047 |
| | Cruceros-zonas | 0,695 | 6,232 | 20 | 0,000 |
| | Cruceros-estados | 0,756 | 3,896 | 24 | 0,000 |
| | zonas-estados | 0,926 | 2,032 | 12 | 0,200 |
| | Cruceros-zonas-estados | 0,833 | 1,662 | 36 | 0,010 |

Tabla 6. Dependencia de la frecuencia de ocurrencia de los estadios larvales de *M. gregaria*, *N. uncinata* y *S. arcticus*, respecto de las zonas oceanográficas de cada crucero y cruceros integrados (tabla de contingencia).

| | Análisis por cruceros | | | | Todos los cruceros | | |
|--------------------|-----------------------|----------------|--------------------------|---------------|--------------------|---------------------------|-------------|
| | Crucero | X ² | X ² (0,05), 4 | Conclusión | X ² | X ² (0,05), 20 | Conclusión |
| <i>M. gregaria</i> | 1N | 33,69 | 9,468 | Independiente | 22,173 | 31,410 | dependiente |
| | 10 | 7,31 | 9,468 | dependiente | | | |
| | 1S | 5,85 | 9,468 | dependiente | | | |
| | 4 | 10,06 | 9,468 | independiente | | | |
| | 8 | 27,85 | 9,468 | independiente | | | |
| | 9 | 14,39 | 9,468 | independiente | | | |
| <i>N. uncinata</i> | 1N | 1,89 | 9,468 | dependiente | 19,196 | 31,419 | dependiente |
| | 10 | 0,65 | 9,468 | dependiente | | | |
| | 1S | 0,43 | 9,468 | dependiente | | | |
| | 4 | 48,33 | 9,468 | independiente | | | |
| | 8 | 14,87 | 9,468 | independiente | | | |
| | 9 | 10,94 | 9,468 | independiente | | | |
| <i>S. arcticus</i> | Cruceros | X ² | X ² (0,05), 6 | Conclusión | 43,320 | 43,773 | dependiente |
| | 1N | 19,00 | 12,592 | independiente | | | |
| | 10 | 51,26 | 12,592 | independiente | | | |
| | 1S | 1,24 | 12,592 | dependiente | | | |
| | 4 | 90,96 | 12,592 | independiente | | | |
| | 8 | 28,81 | 12,592 | independiente | | | |
| 9 | 35,95 | 12,592 | independiente | | | | |

estudio, las larvas de *N. uncinata*, han sido descritas como las más abundantes entre las larvas de decápodos, particularmente, en los canales orientales de la isla Chiloé y mar interior (Mujica & Nava, 2010; Mujica *et al.*, 2011). El predominio de estas larvas, en zonas poco profundas y de influencia oceánica, así como su ausencia al interior de los canales y fiordos con aguas estuarinas, sería producto de la ausencia de adultos en estos lugares (Mujica, 2002). La mayor abundancia de larvas en la zona norte (Puerto Montt-Boca del Guafo) y principalmente en estaciones costeras o someras, ubicadas en el seno Reloncaví, golfo Ancud e islas Desertores, corresponde con la distribución batimétrica de los adultos, mientras que la presencia de larvas en la zona sur, se registró sólo en estaciones ubicadas en el canal Moraleda y canales occidentales de la región de Aysén (Mujica, 2003, 2007, 2008), también sería dependiente del hábitat somero y de aguas de mezcla e influencia de aguas oceánicas donde viven los adultos (Retamal, 2000). El aumento de la abundancia de las zoeas avanzadas en aguas estuarinas, corresponde con lo propuesto por Pereira (2009), quien indica que las larvas de *N. uncinata* eclosionadas en aguas someras, serían transportadas de acuerdo a un patrón de circulación de

dos capas propuesto por Yannicelli *et al.* (2006), donde los primeros estados de desarrollo, serían alejados de la costa superficialmente y los más desarrollados retornarían al lugar de origen, aumentando su profundidad de distribución, debido a su migración ontogénica.

La dependencia entre la abundancia y dominancia de larvas de *N. uncinata*, con la mayoría de las variables consideradas en el análisis de MANOVA, así como la dependencia de la FO de los estados de desarrollo con la zona de muestreo (tabla de contingencia), es consistente con la distribución y abundancia de larvas y sus estados de desarrollo, en las distintas zonas oceanográficas.

S. arcticus es un camarón mesopelágico, cosmopolita (Retamal, 2007; Vestheim & Kaartvedt, 2009), de amplia distribución batimétrica (170 a 470 m de profundidad, Retamal, 2000) y migración vertical, que le permite soportar amplios rangos de temperatura y salinidad (Vestheim & Kaartvedt, 2009). En la costa de Chile, se distribuye desde Valparaíso hasta el Estrecho de Magallanes y en el archipiélago de Juan Fernández (Retamal, 1981, 2000). Sus larvas han sido descritas como una de las tres especies más abundantes en los canales australes de Chile (Mujica *et al.*, 2011).

Entre los muestreos considerados para este estudio, las mayores concentraciones larvales se encontraron en estaciones de zonas estuarinas y de mezcla, tanto en la zona norte (Mujica & Medina, 1997; Mujica & Pereira, 2009; Mujica *et al.*, 2011), como en la zona sur (Mujica & Medina, 1997; Mujica, 2003, 2007, 2008). La distribución y abundancia de los primeros estados de desarrollo, indican que el desove ocurre en zonas protegidas y de influencia de aguas continentales (Mujica, 2007; Mujica *et al.*, 2011). Estos autores, según la abundancia y distribución espacial y temporal de los diferentes estados de desarrollo de esta especie, concluyen que su desove ocurre a comienzo de primavera, en fiordos con influencia de aguas continentales, desde donde por procesos advectivos, las larvas con mayor desarrollo llegan a aguas de mezcla y de mayor influencia oceánica.

La distribución, abundancia y FO de los estados de desarrollo de estas larvas, en las zonas oceanográficas definidas y que pudo ser corroborada por los análisis estadísticos efectuados, indica con claridad la asociación de los primeros estadios larvales con aguas estuarinas, que se contraponen con la condición cosmopolita y eurioica de los adultos, dada su vasta distribución geográfica y batimétrica (Retamal, 2007; Vestheim & Kaartvedt, 2009).

La compleja dinámica del flujo de las aguas de los canales de la región y la variabilidad transversal como consecuencia de la interacción del efecto del viento, la topografía submarina y corrientes de marea (Cáceres *et al.*, 2004), son la principal causa de la dispersión de las larvas planctónicas, no obstante que su migración vertical diaria, podría ser uno de los mecanismos que les permite retornar o permanecer en áreas favorables para su desarrollo (Chen *et al.*, 1997; Martinho *et al.*, 2006).

Por otra parte, la migración vertical circadiana que realiza el zooplancton y la migración ontogénica de las larvas de crustáceos, participan directamente en el proceso de retención y dispersión larval, lo que permite que la descendencia de la carcinofauna bentónica o pelágica, encuentre un ambiente propicio para completar su desarrollo (Chen *et al.*, 1997; Escribano *et al.*, 2002; Martinho *et al.*, 2006). Al respecto, Balbontín *et al.* (2009), determinaron que las larvas de *M. gregaria* y *S. arcticus* no siguen el patrón de migración vertical circadiano. Los adultos de ambas especies, que son pelágicas y de reducida capacidad natatoria, estarían sujetos a procesos advectivos al igual que sus larvas, en especial en esta zona oceanográfica tan compleja y dinámica (Cáceres, 2004).

Concordante con lo anterior, la distribución y abundancia de las larvas de estas dos especies a diferencia de las de *N. uncinata*, cuyos adultos son de hábitos bentónicos de la infauna somera (Retamal, 2000), explica la diferencia de su procedencia y dispersión, así como la segregación de los estadios larvales en las áreas oceanográficas definidas, que es consistente con los resultados del análisis estadístico realizado.

REFERENCIAS

- Balbontín, F., B. Campos, A. Mujica & J. Saavedra. 2009. Distribución de larvas de algunos invertebrados y huevos de peces en relación con factores físicos en fiordos patagónicos. *Cienc. Tecnol. Mar*, 32: 49-70.
- Boschi, E., C. Fischbach & M. Iorio. 1992. Catálogo ilustrado de los crustáceos estomatópodos y decápodos marinos de Argentina. *Frente Marít.*, 10: 7-94.
- Cáceres, M., A. Valle-Levinson & L. Atkinson. 2003. Observations of cross-channel structure of flow in an energetic tidal channel, *J. Geophys. Res.*, 108(C4): 1-11.
- Cáceres, M., A. Valle-Levinson, J. Fierro, M. Bello & M. Castillo. 2004. Variabilidad transversal del flujo submareal en fiordos del mar interior de Chile. *CONA. Informe Preliminar, Crucero CIMAR 9 Fiordos*, pp. 25-35.
- Cáceres, M., A. Valle-Levinson, J. Fierro, M. Bello & M. Castillo. 2007. Características del flujo residual en canales Pulluche y Chacabuco. *Cienc. Tecnol. Mar*, 30(2): 17-32.
- Chen, Y.H., P.T. Shaw & T.G. Wolcott. 1997. Enhancing estuarine retention of planktonic larvae by tidal currents. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 45: 525-533.
- Escribano, R., V. Marín, P. Hidalgo & G. Olivares. 2002. Physical-biological interactions in the pelagic ecosystem of the near shore zone of the northern Humboldt Current System. In: J.C. Castilla & J. Largier (eds.). *Proceedings of International Symposium of linkages and dynamics of coastal systems*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, pp. 145-175.
- Guzmán, D. & N. Silva. 2002. Caracterización física y química y masas de agua en los canales australes de Chile entra Boca del Guafo y golfo Elefante (Crucero CIMAR-Fiordo 4). *Cienc. Tecnol. Mar*, 25(2): 45-76.
- León, R., L. Castro & M. Cáceres. 2008. Dispersal of *Munida gregaria* (Decapoda: Galatheididae) larvae in Patagonian channels of southern Chile. *J. Mar. Sci.*, 65(7): 1131-1143.
- Martinho, M.A., 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.
- Mujica, A. 2002. Larvas de crustáceos decápodos de los fiordos australes de Chile (41°30'S, 55°50'S). Tesis de Doctorado, Departamento de Biología, Universidad de Barcelona, Barcelona, 275 pp.
- Mujica, A. 2003. Larvas de crustáceos decápodos de los fiordos de la zona de Aysén. *Cienc. Tecnol. Mar*, 26(2): 109-121.
- Mujica, A. 2007. Dispersión de larvas de crustáceos decápodos en canales y fiordos de la Región de Aysén, Chile. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 42(3): 231-240.
- Mujica, A. 2008. Crustáceos decápodos planctónicos de los canales de la XI Región. *Cienc. Tecnol. Mar*, 31(2): 5-19.
- Mujica, A. & M. Medina. 1997. Larvas de crustáceos decápodos de los canales australes de Chile 41°30'S, 46°40'S). *Cienc. Tecnol. Mar*, 20: 147-154.
- Mujica, A. & M.L. Nava. 2010. Distribución espacial de larvas de crustáceos decápodos en canales orientales de la isla Chiloié, Chile. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 38(1): 97-108.
- Mujica, A. & F. Pereira. 2009. Larvas de crustáceos decápodos de los fiordos de Chile (41°30'S, 55°50'S). Ediciones Universidad Católica del Norte, Antofagasta, 300 pp.
- Mujica, A., M.L. Nava & A. Araya. 2011. Larvas de *Sergestes arcticus* Kröyer, 1855, *Neotrypaea uncinata* (H. Milne-Edwards, 1837) y *Munida gregaria* (Fabricius, 1793), entre el seno Reloncaví y Boca del Guafo, sur de Chile. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 39(1): 33-42.
- Pereira, J. 2009. Distribución y abundancia de larvas de *Sergestes arcticus* Kröyer, 1865 y *Neotrypaea uncinata* (Milne-Edwards, 1837) en los canales australes de Chile. Tesis de Biología Marina, Universidad Católica del Norte, Antofagasta, 96 pp.
- Pérez-Barros, P., M.E. D'Amato, N. Guzmán & G. Lovrich. 2008. Taxonomic status of two South American sympatric squat lobsters, *Munida gregaria* and *Munida subrugosa* (Crustacea: Decapoda: Galatheidae), challenged by DNA sequence information. *Biol. J. Linn. Soc.*, 94: 421-434.
- Retamal, M. 1973. Contribución al conocimiento de los decápodos de la región magallánica. *Gayana Zool.*, 29: 1-24.
- Retamal, M. 1981. Catálogo ilustrado de los crustáceos decápodos de Chile. *Gayana Zool.*, 44: 1-110.
- Retamal, M. 2000. Decápodos de Chile. World Biodiversity Database CD-ROM Series. ETI-Universidad de Concepción. Springer-Verlag, Berlin.
- Retamal, M. 2007. Nota sobre la biodiversidad carcinológica en fiordos orientales entre la Boca del Guafo y el Estero Elefantes. *Cienc. Tecnol. Mar*, 30(1): 149-154.
- Sievers, H., C. Calvete & N. Silva. 2002. Distribución de características físicas, masas de agua y circulación general para algunos canales australes entre el golfo de Penas y el estrecho de Magallanes (Crucero CIMAR Fiordos II), Chile. *Cienc. Tecnol. Mar*, 25(2): 17-43.
- Silva, N., C. Calvete & H. Sievers. 1997. Características oceanográficas físicas y químicas de los canales australes chilenos entre Puerto Montt y Laguna San Rafael. *Cienc. Tecnol. Mar*, 20: 23-106.
- Silva, N., C. Calvete & H. Sievers. 1998. Masas de agua y circulación general para algunos canales australes entre Puerto Montt y Laguna San Rafael (Crucero CIMAR Fiordo 1). *Cienc. Tecnol. Mar*, 21: 17-48.
- Silva, N. & D. Guzmán. 2006. Condiciones oceanográficas físicas y químicas entre boca del Guafo y fiordo Aysén (Crucero CIMAR Fiordos 7). *Cienc. Tecnol. Mar*, 29(1): 25-44.
- Silva, N., H. Sievers & R. Prado. 1995. Descripción oceanográfica de los canales australes de Chile. Zona Puerto Montt-laguna San Rafael (41°20'S, 46°40'S). *Rev. Biol. Mar*, 30(2): 207-254.
- Spivak, E. 1997. Los crustáceos decápodos del Atlántico sudoccidental (25°55'S): distribución y ciclos de vida. *Invest. Mar, Valparaíso*, 25: 69-91.
- Tapella, F., G. Lovrich, C. Romero & S. Thatje. 2002. Reproductive biology of the crab *Munida subrugosa* (Decapoda: Anomura: Galatheidae) in the Beagle Channel, Argentina. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 82: 589-595.
- Varisco, M. & J. Vinuesa. 2007. La alimentación de *Munida gregaria* (Fabricius, 1793) (Crustacea: Anomura: Galatheidae) en fondos de pesca del Golfo San Jorge, Argentina. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 42(3): 221-229.
- Vestheim, H. & S. Kaartvedt. 2009. Vertical migration, feeding and coloration in the mesopelagic shrimp *Sergestes arcticus*. *J. Plankton Res.*, 31(11): 1427-1435.
- Yannicelli, B., L.R. Castro, A. Valle-Levinson, L. Atkinson & D. Figueroa. 2006. Vertical distribution of decapods larvae in the entrance of an equatorward facing bay of central Chile: implications for transport. *J. Plankton Res.*, 28(1): 19-37.

Received: 22 October 2012; Accepted: 20 August 2013