

UCH-FC  
MAO-B  
048  
C.L

**MECANISMOS DE INTERACCION FISICO-BIOLOGICA EN UNA  
ZONA DE SURGENCIA COSTERA: RETENCION DE LARVAS Y CIERRE  
DEL CICLO DE VIDA DE *Euphausia mucronata***

Tesis entregada a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los  
requisitos para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas mención Ecología

Facultad de Ciencias

Por

Gonzalo René Olivares Johnston

Enero, 2001

Director de Tesis: Victor Marín Briano



FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION  
TESIS DE MAGISTER

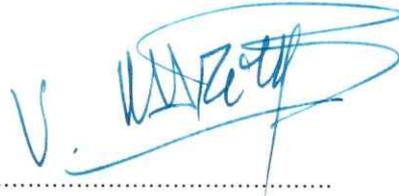
Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias de la Tesis de  
Magister presentada por el candidato

Gonzalo René Olivares Johnston

Ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la tesis como requisito para  
optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas mención Ecología, en el examen de  
Defensa de Tesis rendido el día 18 de diciembre del 2000.

Director de Tesis:

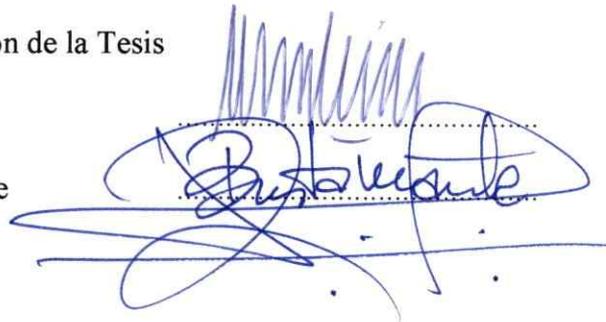
Dr. Víctor Marín Briano



Comisión de Evaluación de la Tesis

Sra. Vivian Montecino

Dr. Ramiro Bustamante



## AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quisiera agradecer a mis padres por apoyar, a veces prescindiendo de sus naturales recelos, todas las desiciones que desembocaron en la conclusión de este trabajo.

Esta tesis es el resultado de un gran esfuerzo de un equipo multidisciplinario, sin el cual no hubiera sido posible la recolección ni el análisis de la información a partir de la cual pude hacer mi análisis particular. Deseo agradecer en forma especial al Dr. Victor Marin por la confianza, oportunidades y eficiente guía en el desarrollo de la tesis y de toda la enorme cantidad de cosas que aprendí en su laboratorio. A Luisa Delgado, por la calidez y su aporte en el análisis de la información satelital. Agradezco al Dr. Rubén Escribano de la U. de Antofagasta por el optimismo a toda prueba en tiempos en que no todo parecía claro, las discusiones constructivas y por su confianza durante el trabajo en el mar. Mi gratitud hacia los que formaron parte de la excelente tripulación de la Purihalaar: Pamela, Laura, Diego, Pablo, Alan, Cocha y Popeye.

Las gracias a la Sra. María Bustos, por el cariño. Gracias a Carezza Botto por ser muchas veces en estos tres años mi paño de lágrimas. Gracias a Olga Martínez, por lo humano y lo divino.

Esta tesis y mi participación en el programa de magister fue financiada por el proyecto FONDECYT 98/0366. Agradezco al Centro de Estudios Espaciales de la Universidad de Chile por el entrenamiento en el proceso de imágenes NOAA.

## INDICE DE MATERIAS

LISTA DE TABLAS.....	vi
LISTA DE FIGURAS.....	vii
RESUMEN.....	xi
ABSTRACT.....	xiii
INTRODUCCION.....	1
Circulación oceánica en la cuenca del Océano Pacífico.....	1
Surgencia Costera.....	4
Zooplancton.....	8
Mecanismos de retención.....	10
Objetivos.....	12
Hipótesis de trabajo.....	13
MATERIALES Y METODOS.....	16
Caracterización física del área cercana al foco y filamento de surgencia.....	16
Caracterización física de la rama costera del filamento que ingresa en Bahía Mejillones.....	18
Hipótesis 1: migración vertical diaria de los estados de desarrollo de <i>E.</i> <i>mucronata</i> .....	19
Hipótesis 2 (a y b): retención en remolino o sombra de surgencia dentro de Bahía Mejillones.....	21
RESULTADOS.....	24
Condiciones oceanográficas.....	24

Migración vertical de los estados larvales de <i>E. mucronata</i> .....	46
(a) Unimodalidad y evasión de la red.....	46
(b) Profundidad Media Ponderada (PMP).....	50
Abundancia de larvas respecto de las estructuras físicas de retención en el área de Bahía Mejillones.....	53
DISCUSION.....	59
Modelo explicativo de la distribución larval encontrada en Bahía Mejillones el 8 de noviembre de 1999.....	67
CONCLUSIONES.....	74
BIBLIOGRAFÍA.....	75

## LISTA DE TABLAS

- Tabla 1: Análisis de Varianza de una vía que comparan las abundancias integradas (I) en el día y la noche para cada estado de desarrollo en los cruceros de octubre de 1998 (Prim98) y enero de 1999 (Ver99).....50
- Tabla 2: Análisis de varianza de tres vías para la Profundidad Media Ponderada de los estados larvales de *E. mucronata* en los cruceros de octubre de 1998 y enero de 1999.....51
- Tabla 3: Análisis de Varianza para las PMP larvales durante el crucero del 8 de noviembre de 1999.....52
- Tabla 4: Análisis de varianza de tres vías para la abundancia integrada de larvas por estrato en la transecta perpendicular al filamento costero que ingresa en Bahía Mejillones, 7 – 8 de noviembre de 1999.....54

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1: Circulación superficial en la cuenca del Pacífico, modificado de Tchernia (1980).....2
- Figura 2: (a) Esquema de la ubicación de la plataforma y talud continental. (b) Esquema de las principales corrientes que fluyen frente a la costa norte de Chile (modificado de Strub et al., 1998).....4
- Figura 3: Esquema que muestra la formación de un frente de surgencia costera.....6
- Figura 4: Esquema de la distribución de larvas en caso que sean retenidas en un remolino ciclónico dentro de Bahía Mejillones (H2a). El signo + señala la ocurrencia de mayor abundancia de larvas y el - una menor abundancia de larvas.....15
- Figura 5: Esquema de la distribución de larvas en caso de ser retenidas en el frente que forma el filamento de surgencia con la sombra en el interior de la Bahía Mejillones (H2b). Signos + y - igual que en la figura 4.....15
- Figura 6: Ubicación geográfica de las estaciones que conformaron la grilla oceanográfica física durante los cruceros del 7-8 octubre de 1998 y 12-13 enero de 1999.....17
- Figura 7: Ubicación geográfica de las estaciones que conformaron la grilla oceanográfica física en el crucero del 4-5 noviembre de 1999.....17
- Figura 8: Ubicación geográfica de las estaciones que conformaron la grilla oceanográfica física en el crucero del 7 - 8 de noviembre de 1999.....18
- Figura 9: Disposición esquemática de las estaciones biológicas durante los cruceros de octubre de 1998 y enero de 1999.....21
- Figura 10: Disposición esquemática de las estaciones de la transecta biológica perpendicular al filamento costero durante el crucero del día 8 de noviembre de 1999.....22
- Figura 11: Distribución espacial de las isolíneas de temperatura superficial durante 7 - 8 de octubre de 1998. En línea punteada se muestran las isolíneas de temperatura superficial medidas a bordo. La flecha señala la sombra de surgencia al interior de Bahía Mejillones.....25

Figura 12: Distribución espacial de las isolíneas de temperatura superficial durante el crucero el de enero de 1999. En línea punteada, las temperatura superficial medida a bordo.....	25
Figura 13: Distribución espacial de las isolíneas de temperatura superficial durante el crucero el 4 - 5 de noviembre de 1999. En línea punteada, las temperatura medida a bordo. La flecha indica la posición de la sombra de surgencia.....	26
Figura 14 Perfiles verticales de la velocidad promedio de la corriente paralela y perpendicular a la costa en los tres cruceros.....	27
Figura 15: Distribución de las isolíneas de temperatura en profundidad durante el crucero el 7 - 8 de octubre de 1998. Los números sobre cada cuadro representan la secuencia de estaciones en cada transecta paralela a la costa (ver fig. 6).....	29
Figura 16: Vectores de velocidad de corriente medidos en distintas profundidades durante el crucero el 7 - 8 octubre de 1998. Los círculos marcan la posición de las estaciones donde se tomó muestras de plancton.....	30
Figura 17: Temperatura superficial del mar medida por satélite en el área de Bahía Mejillones entre los días 4 y 7 de octubre de 1999.....	33
Figura 18: Distribución de las isolíneas de temperatura en profundidad durante el crucero el 4 - 5 de noviembre de 1999. Los números sobre cada cuadro representan la secuencia de estaciones en cada transecta paralela a la costa (ver fig. 7).....	34
Figura 19: Isolíneas de temperatura en profundidad en transectas perpendiculares a la costa durante el crucero de 7 - 8 de noviembre de 1999. Los números sobre cada cuadro indican la secuencia de estaciones en cada transecto (ver fig.8).....	34
Figura 20: Profundidad (m) de la mínima de oxígeno (<1 ml/L) durante el cucero del 4 - 5 de noviembre de 1999.....	35
Figura 21: Velocidad de la componente del viento a lo largo de la costa (m/s) medido en el aeropuerto de Cerro Moreno, Península de Mejillones.....	35
Figura 22: Secciones verticales de la componente a lo largo de la costa (cm/s) de la corriente medida los días 4 - 5 de noviembre de 1999 en el área de Bahía Mejillones. Las líneas continuas representas valores positivos (hacia el norte) y las discontinuas valores negativos (hacia el sur). Los números en la parte superior corresponden a la secuencia de estaciones en cada sección (ver fig. 7).....	37

Figura 23: Secciones verticales del componente perpendicular a la costa (cm/s) de la corriente medida los días 4 – 5 de noviembre de 1999 en el área de Bahía Mejillones. Las líneas continuas representan movimiento hacia el este (positivo) y las discontinuas hacia el oeste (negativo). Los números en la parte superior corresponden a la secuencia de estaciones en cada sección (ver fig. 7).....	39
Figura 24: Vectores de velocidad de corriente medidos en distintas profundidades durante el crucero del 4 – 5 de noviembre de 1999.....	40
Figura 25: Secciones verticales del componente (cm/s) perpendicular a la costa + 40° de la corriente medida los días 7 – 8 de noviembre de 1999 en el área de Bahía Mejillones. Las líneas continuas representan movimiento hacia el este (positivo) y las discontinuas hacia el oeste (negativo). Los números en la parte superior corresponden a la secuencia de estaciones en cada sección (ver fig. 8).....	41
Figura 26: Secciones verticales del componente (cm/s) a lo largo de la costa + 40° de la corriente medida los días 7 – 8 de noviembre de 1999 en el área de Bahía Mejillones. Las líneas continuas representan movimiento hacia el nor-este (positivo) y las discontinuas hacia el sur-oeste (negativo). Los números en la parte superior corresponden a la secuencia de estaciones en cada sección (ver fig. 8).....	41
Figura 27: Vectores de velocidad de corriente medidos en distintas profundidades durante el crucero del 7 – 8 de noviembre de 1999. Las x marcan la ubicación de las estaciones de muestreo de zooplancton.....	43
Figura 28: Esquema de las estructuras físicas encontradas durante el proceso de surgencia en el área de Bahía Mejillones los días 4 –8 de noviembre de 1999. Las líneas discontinuas señalan la ubicación aproximada de los frentes térmicos laterales del filamento costero.....	44
Figura 29: Abundancia de nauplios durante el crucero del 7 – 8 de octubre de 1998.....	47
Figura 30: Abundancia de calíptopis durante el crucero del 7 – 8 octubre de 1998.....	47
Figura 31: Abundancia de furciliias durante el crucero del 7 – 8 de octubre de 1998.....	48
Figura 32: Abundancia de nauplios durante el crucero de enero de 1999.....	48
Figura 33: Abundancia de calíptopis durante el crucero de enero de 1999.....	49
Figura 34: Abundancia de furciliias durante el crucero de enero de 1999.....	49

Figura 35: Profundidad Media Ponderada para cada estado larval de <i>E. mucronata</i> durante los cruceros de octubre 1998 y enero 1999.....	52
Figura 36: Profundidad Media Ponderada para cada estado larval de <i>E. mucronata</i> durante el crucero del 8 de noviembre de 1999.....	53
Figura 37: Abundancia integrada de larvas por estrato en cada una de las estaciones de la transecta perpendicular al filamento costero, 7 – 8 noviembre 1999.....	55
Figura 38: Abundancia integrada de cada estado larval en la transecta sobre el filamento costero, 7 – 8 noviembre 1999.....	55
Figura 39: Abundancia integrada de cada estado larval en cada estación de la transecta perpendicular al filamento costero, 7 – 8 noviembre 1999.....	57
Figura 40: Índice de estado medio larval (S) en cada estación de la transecta perpendicular al filamento costero, 7 – 8 noviembre 1999.....	57
Figura 41: Temperatura a la profundidad media de cada estrato (10 m y 50 m) contra el índice S para las muestras tomadas el 8 de noviembre de 1999.....	58
Figura 42: Profundidad Media Ponderada de las larvas en cada una de las estaciones del crucero del 8 de noviembre de 1999.....	66
Figura 43: Abundancia integrada de todos los estados larvales agrupados en cada estrato y en cada una de las estructuras de la transecta perpendicular al filamento costero observado el 8 de noviembre de 1999.....	67
Figura 44: Modelo conceptual de retención larval en Bahía Mejillones. (a) Distribución de los huevos de eufausido al segundo día de deriva en condiciones de surgencia activa. (b) Mezcla de larvas transportadas hacia la costa este de la Bahía por el filamento en condiciones de surgencia activa. (c) Reflujo de larvas hacia la Bahía en condiciones de relajación de la surgencia. En achurado se indica la posición de las larvas, las flechas continuas indican el flujo polar y las entrecortadas el flujo superficial derivado del proceso de surgencia y relajación.....	70
Figura 45: Esquema de la de las estructuras de retención y distribución ideal de larvas según el modelo conceptual propuesto. Los cuadrados señalan la posición de huevos y nauplios, las estrellas señalan la posición de las caliptopis y los círculos la de las furcillas.....	71

## RESUMEN

*Euphausia mucronata* es un organismo del zooplancton endémico de la corriente Peru-Chile. Su abundancia aparece estrechamente asociada a zonas de surgencia costera, lo que plantea una interrogante acerca de cómo es que los individuos evitan ser arrastrados lejos de la zona de surgencia por las corrientes derivadas del proceso de surgencia.

El objetivo de esta tesis fue poner a prueba en el foco de surgencia de Pta. Angamos (Península de Mejillones) dos mecanismos generales propuestos para la mantención de larvas de eufausido en zonas de surgencia costera. El primer mecanismo se basa en una migración vertical de los individuos, que de tener la amplitud suficiente, podría llevarlos a encontrar un flujo profundo en dirección inversa al que los aleja de la zona de surgencia. El segundo supone que no existe migración vertical de larvas, proponiendo que la retención de larvas puede producirse en frentes térmicos superficiales y /o remolinos producto de la interacción de la circulación inducida por la surgencia y la configuración topográfica de la costa al interior de bahías orientadas al ecuador.

Los resultados mostraron que toda el área de la Península estuvo dominada desde la superficie hasta mas de 200 m por un flujo hacia el sur, sobre el que se sobrepuso la circulación derivada de la surgencia costera. En lugares donde se encontró filamentos atribuibles a la circulación de surgencia, estos no superaron los 20 m superficiales. Un filamento se dispuso en dirección norte desde la Pta. Angamos y el otro ingresó a Bahía

Mejillones, girando luego hacia el norte siguiendo la línea de costa. Dentro de Bahía Mejillones y desde el filamento a la costa, se encontró una sombra de surgencia, y hacia fuera del mismo filamento se encontró un remolino apreciable desde superficie hasta más de 100 m.

No se encontró evidencias de migración vertical diaria en ningún estado de desarrollo. Se observó evidencia de una migración ontogenética sobre el filamento oceánico, pero no sobre el filamento costero. El mayor porcentaje de larvas se encontró entre el límite inferior de la circulación asociada a los filamentos, en donde las velocidades netas son las más bajas de la columna de agua. Al interior de Bahía Mejillones, la abundancia de larvas fue mayor en los frentes térmicos y en el remolino comparados a la encontrada en el filamento costero y la sombra de surgencia. La composición de las larvas indica que en los frentes y remolino ellas pueden ser retenidas hasta completar su desarrollo.

## ABSTRACT

*Euphausia mucronata* is an endemic zooplanktonic organism of Peru-Chile current. Its abundance is related to coastal upwelling zones. However, coastal upwelling habitats are highly advective-diffusive environments, which impose constraints for the maintenance of local population of plankton. ¿How then is the larvae population of *E mucronata* retained in coastal region?

The goal of this thesis was test two larval retention mechanisms in the Pta. Agamos coastal upwelling center. The first mechanism is based on diel vertical migration behaviour of larvae. If vertical migration have the correct amplitude it might bring larvae to compensatory subsurface current, transporting larvae back to the coast. The second mechanism assume no vertical migration. In this case, larvae can be retained in secondary thermal fronts and/or eddies produced by the interaction between upwelling circulation and topography within the equator oriented Mejillones Bay.

The results shows a dominance of poleward circulation which compromise at least the measured 0 - 200 m layer. Over this circulation field could be recognized upwelling derived circulation, affecting 0- 20 m layer. In active upwelling condition the upwelling filament develop two branches, one toward north and other toward Mejillones Bay, turning to north close to Bay's coast. An upewlling shadow was encountered between the coastal filament and Bay's coast, and in the north-west side of the filament a cyclonic eddie was encontered, comprising at least 0 - 100 m layer.

No one of larval stages show diel vertical migration. Evidence of ontogenetic migration was observed in the oceanic filament, but not in coastal filament. The bulk of larvae were in the limit of 0-20 m and 20-80 m layers, where net velocities were the smallest of column water. Whithin Mejillones Bay, the larval abundance was grater in secondary thermal fronts and cyclonic eddie than coastal filament and upwelling shadow. The larval composition indicates that fronts and eddies can retain larvae enough to complete the development.

## INTRODUCCION

La matriz en la cual están incluidos la mayor parte de los componentes vivos y no vivos de los ecosistemas marinos, es un fluido en constante movimiento. Esto significa que a meso escala (1 – 100 km) se producen flujos de materia y energía que son vitales en la dinámica de los ecosistemas.

Debido a la rápida extinción de la luz en el océano, la mayor parte de la producción primaria y, en menor medida, la secundaria se encuentran restringidas a los 200 m superficiales (Garrison, 1993). La circulación dominante en esa capa superficial, se deriva fundamentalmente de la acción del viento que genera dos grandes efectos: a gran escala y bajo la acción de la rotación terrestre, da origen a los grandes patrones de circulación en las cuencas de cada uno de los océanos. A una menor escala, especialmente en las zonas costeras, genera fenómenos de surgencia, de gran importancia en la productividad de esos sistemas (Mann & Lazier, 1991).

### **Circulación oceánica en la cuenca del Océano Pacífico**

La circulación superficial del Océano Pacífico, está dominada por dos anticiclones (o regiones de alta de presión atmosférica) subtropicales separados por un cinturón de calma ecuatorial, los que determinan una circulación que gira en sentido horario en el hemisferio norte y antihorario en el hemisferio sur (Fig. 1). En el Pacífico sur entre los 40°S y 50°S, la Deriva del Oeste fluye hacia el este. Luego de chocar con Sudamérica, se divide en dos ramas. Una de las ramas se dirige hacia el norte, paralela a

la costa desde los 45°S hasta los 20°S y se la denomina Corriente de Humboldt, la otra se dirige hacia el sur sumándose al sistema de corrientes circumpolares. Costa afuera, al norte de los 20°S, la corriente y el viento se vuelven hacia el oeste, mientras que hacia la costa continúa el flujo paralelo al borde del continente, volviendo al oeste sólo a los 5°S (Tchernia, 1980).

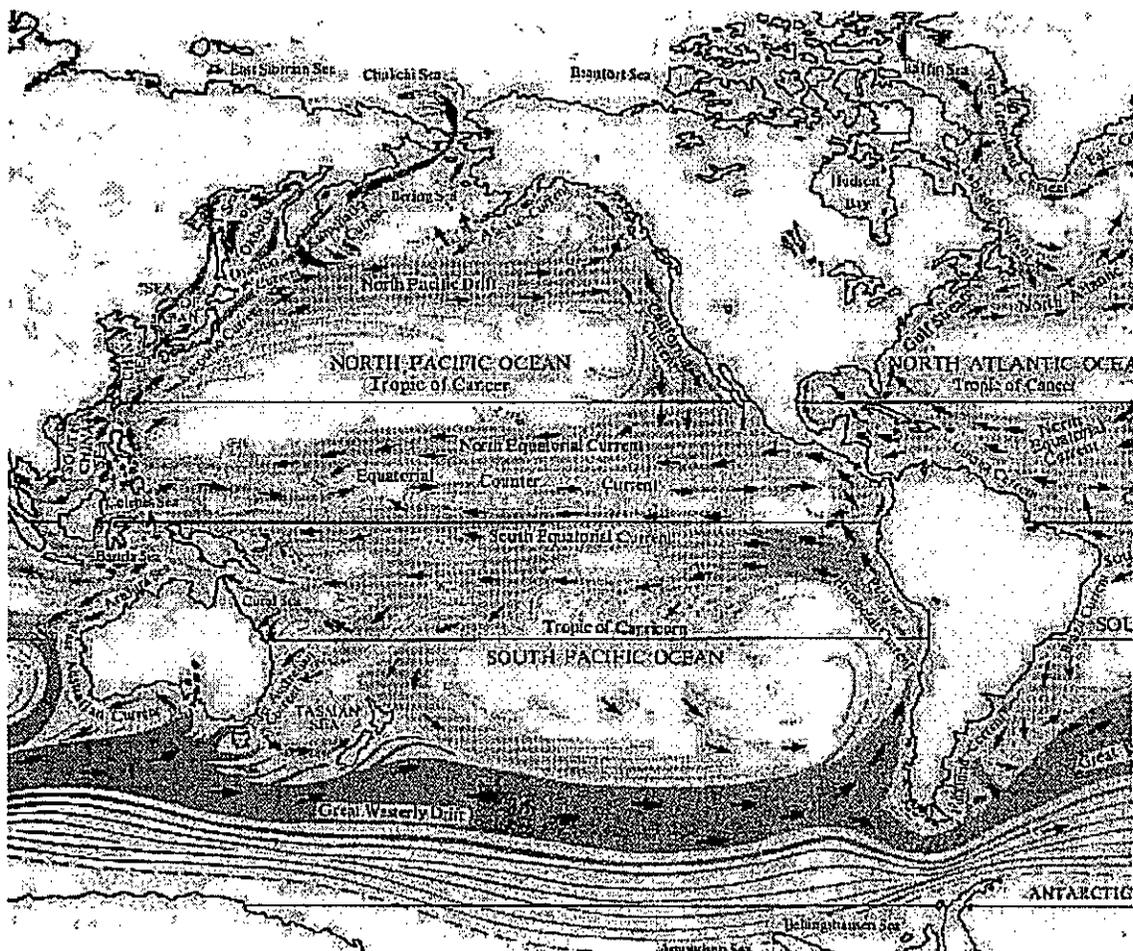


Figura 1: Circulación superficial en la cuenca del Pacífico, modificado de Tchernia (1980).

El conocimiento que se tiene de la circulación en el Sistema de la Corriente de Humboldt, ha sido resumido recientemente por Strub et al. (1998). Frente a Perú y el norte de Chile, bajo una capa superficial de 20 m de profundidad, son dominantes las

corrientes en dirección hacia el polo. La Corriente Polar Subsuperficial (llamada también Corriente de Ghünter), esta localizada sobre el talud y plataforma exterior (esto es, en zonas donde la profundidad del fondo es entre 150 y 200 m, (Fig. 2a). Esta corriente está centrada en una profundidad de 150 m y se ha reportado que a los 30°S a 40 km de la costa, es frecuente su extensión hasta la superficie (Hormazábal, 1995). Más aún, existen antecedentes que frente a la Península de Mejillones esta corriente se ubicaría a menos de 30 km de la costa (Fonseca, 1989) y que sería un importante componente del proceso de surgencia costera en la región (Navea & Miranda, 1980). De acuerdo a Strub et al. (1998), la Contracorriente Peru-Chile, fluye hacia el sur en superficie y se encuentra 100 a 300 km costa afuera. Sin embargo, frente al norte de Chile, hay antecedentes que muestran que esta corriente se aproxima a la costa, siendo evidente como una lengua de agua de mayor salinidad y temperatura (Taraba, 1959). En el mismo sentido, Fuenzalida (1992) mostró que un flujo de agua de mayor temperatura dirigido hacia la costa aumenta la variabilidad hidrográfica entre los 21° y 22° S en relación a lo observado más al norte (Fig. 2b).

En resumen, existe evidencia que frente a la costa dominada por la Península de Mejillones, el flujo superficial somero hacia el Ecuador puede ser eventualmente colapsado por el acercamiento a la costa de la Contracorriente Perú-Chile o por la aparición en superficie de la Corriente Polar Subsuperficial. La ocurrencia de tales eventos puede determinar que frente a la Península de Mejillones se encuentren aguas subtropicales que vienen desde el norte y aguas subantárticas que vienen desde el sur (Morales et al., 1996).

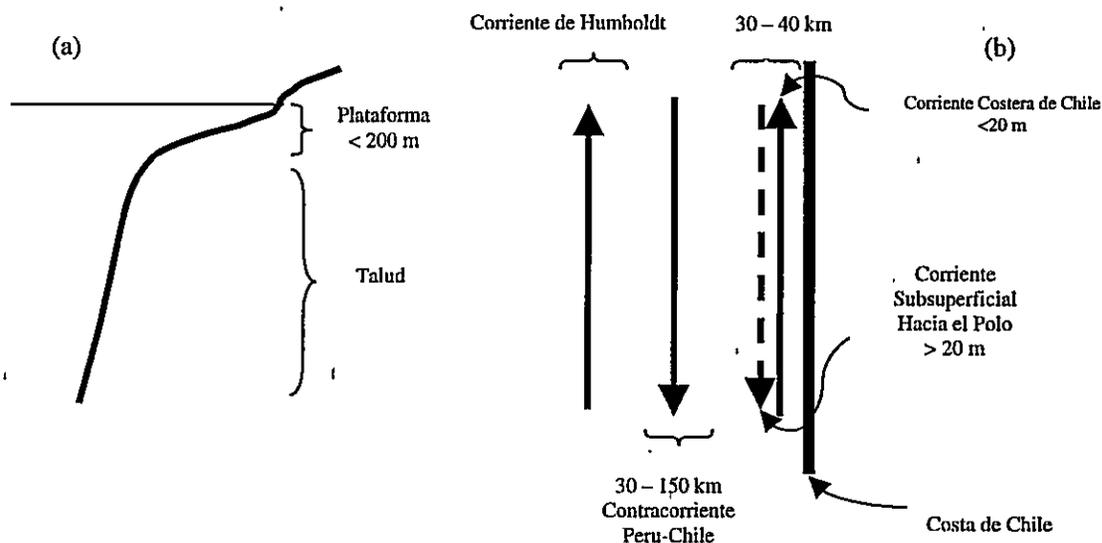


Figura 2: (a) Esquema de la ubicación de la plataforma y talud continental. (b) Esquema de las principales corrientes que fluyen frente a la costa norte de Chile (modificado de Strub et al., 1998).

### Surgencia Costera

La surgencia costera resulta de la transferencia de momentum desde la atmósfera al océano. Debido a que esta transferencia ocurre bajo la influencia de la rotación terrestre, la dirección del movimiento del agua en la superficie cercana a la costa (Capa de Ekman) es 90 grados a la izquierda de la dirección del viento. En la costa oeste de Sudamérica, el viento predominante del sur dirige el movimiento de agua superficial hacia fuera de la costa. La disminución de la masa de la columna de agua por la salida del agua superficial, requiere ser compensada, lo que se traduce en un ascenso de agua profunda hacia la superficie (Bakun, 1996). Este movimiento vertical genera cambios físicos y químicos en la capa iluminada del océano, tales como disminución de la temperatura y del oxígeno y aumento de los nutrientes. El aumento de nutrientes en la

capa iluminada en interacción con procesos biológicos tiene como consecuencia el aumento en los niveles de productividad en el sistema de surgencia respecto de las aguas circundantes (Parsons & Takahashi, 1979). Otra consecuencia de la surgencia, es la formación de frentes en los sitios donde se encuentra el agua fría, más densa, con el agua cálida superficial de menor densidad. En el esquema de surgencia planteado, en la costa debiera observarse agua fría y hacia fuera el agua cálida superficial, ambas separadas por el frente de surgencia (Knauss, 1978) (Fig. 3).

El proceso descrito, se supone constante a lo largo de una costa recta, sobre el margen oeste del continente, bajo la influencia de un viento constante paralelo a la costa y dirigido hacia el Ecuador. Sin embargo, cambios en la fuerza del viento, la distribución vertical de la densidad del agua, variaciones en la topografía del fondo, así como inestabilidades en las corrientes, pueden crear variaciones espaciales y temporales en el proceso de surgencia (Mann & Lazier, 1991). En todas las regiones en que ocurre surgencia (Corriente de California, la Corriente de Benguela y la Corriente de Perú, por ejemplo), se observan focos localizados en que este fenómeno ocurre con mayor fuerza, los que se asocian a cabos y cañones submarinos (Kosro & Huyer, 1986; Chavez et al, 1991). Este hecho, determina que la distribución del agua de surgencia no sea continua a lo largo de la costa sino que forme filamentos o lenguas de agua fría que se extienden hacia el océano (Makas et al, 1991). Como la surgencia depende de la acción del viento (variable en el tiempo) sobre el agua, lo usual es que ella se manifieste como eventos discretos. Durante la fase activa de esos eventos, el frente de surgencia se desplaza hacia el océano, mientras que cuando el viento disminuye el frente se desplaza hacia la costa, a lo que se llama fase de relajación de la surgencia (Wing, et al, 1998).

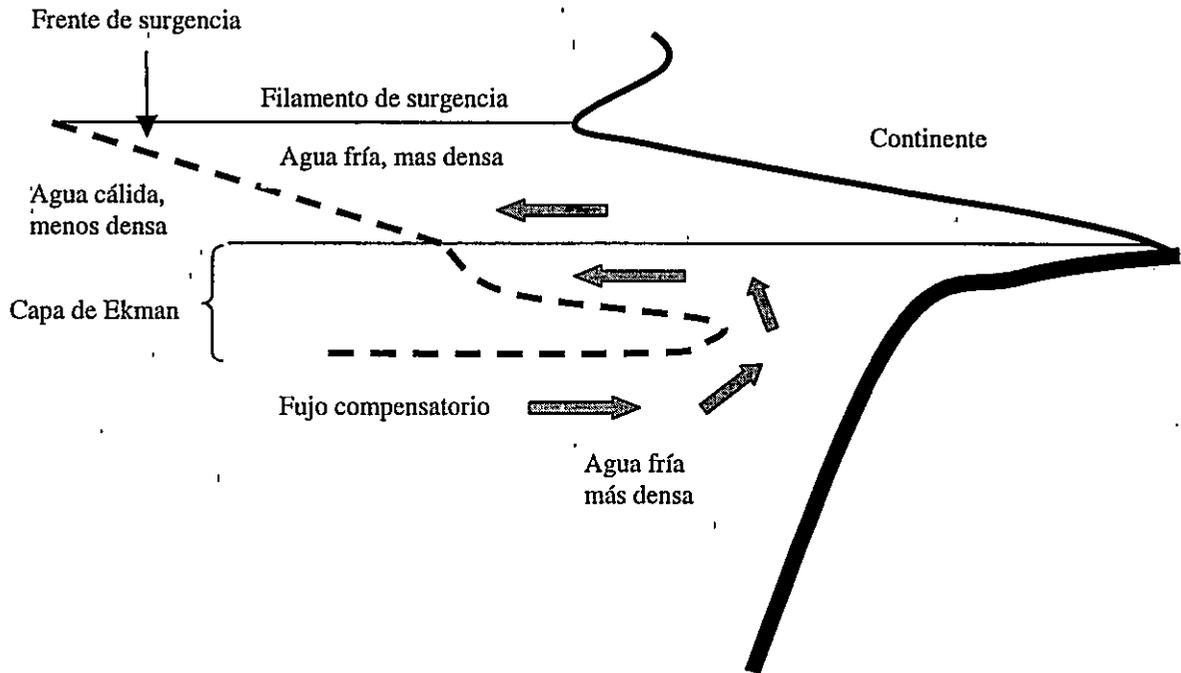


Figura 3: Esquema que muestra la formación de un frente de surgencia costera.

Usualmente los filamentos de surgencia pueden ser modificados en la interacción con la masa de agua circundante y la topografía de la costa. Es el caso de la Southern California Bight (SCB) en la costa de California, ubicada entre los dos focos principales de surgencia en el sistema de Corrientes de California. Se halla protegida del viento costero, de manera que el transporte inducido por viento prácticamente desaparece dentro de ella y el régimen tiende a ser dominado por un patrón de circulación ciclónico (en sentido anti-horario en el hemisferio norte y horario en el hemisferio sur) cerrado, no obstante recibir un enriquecimiento continuo por la advección de la surgencia más al norte (Bakun, 1996). Pese a que la costa del sur de Africa es más bien lineal, es posible encontrar un fenómeno análogo al que se observa en la SCB, aunque en una escala

mucho menor, en la zona de Cape Columbine y su bahía adyacente, Sta. Helena (Bakun, 1996). En esa zona, las imágenes de satélite muestran, al igual que en California, un patrón complejo de remolinos y chorros determinados principalmente por la topografía de fondo (Mann & Lazier, 1991), que se traducen en un patrón de circulación ciclónico que aumenta el tiempo que permanece el agua en la bahía, que es enriquecida por la surgencia de Cape Columbine.

En Chile, estudios de percepción remota han identificado centros de surgencia costera en intrusiones de la línea de costa hacia el océano consistentes de un cabo y una bahía abierta hacia el norte. Algunos ejemplos son Punta Angamos (Bahía Mejillones del Norte) a los 23°S, Punta Media (Bahía Inglesa) a 27°S, Punta Lengua de Vaca (Bahía Tongoy) a 30°S y Punta Curaumilla (Bahía Laguna Verde) a 33°S. En el norte de Chile, asociadas a esos focos de surgencia se encuentran áreas semipermanentes de baja presión que determinan una mayor aridez de esas localidades. La mayor aridez y frecuencia de cielos despejados sobre la tierra, causa vientos de mayor fuerza a lo largo de la costa (debido al gradiente de temperatura entre el mar y la tierra) que refuerzan el proceso de surgencia. En forma adicional, la configuración topográfica que presentan estos cabos con sus bahías asociadas, favorece la presencia de surgencia más activa (Moffat & Figueroa, 2000), a la vez que posibilitan la formación de estructuras de circulación cerrada que limitan el transporte de agua fuera de esas localidades, de una manera semejante a lo encontrado en SCB y en el sur de Benguela (Strub et al, 1998).

## Zooplankton

El plancton se define como organismos incapaces de mantener su posición respecto del movimiento del agua (Parsons & Takahashi, 1977). En las especies de zooplankton para las cuales se han descrito algunos aspectos de la estructura poblacional, se ha podido establecer que: (1) existen poblaciones autosustentadas, es decir, que no dependen de la inmigración de individuos de otras poblaciones para persistir en el tiempo, y (2) en muchos casos las discontinuidades entre poblaciones siguen discontinuidades geográficas, relativamente fijas en el océano (Brinton, 1962; Bakun, 1996, Kaartvedt, 1993). Al respecto, Sinclair (1988) define cuatro componentes de la interrogante general acerca cómo están reguladas las poblaciones:

- a) ¿Que determina el número de poblaciones que presenta cada especie?
- b) ¿Por que las poblaciones componentes de una especie particular están distribuidas en los patrones geográficos observados?
- c) ¿Que procesos controlan la abundancia absoluta de las poblaciones individuales de una especie?
- d) ¿Que procesos controlan las fluctuaciones temporales en la abundancia de las poblaciones individuales?

Respecto a las dos primeras preguntas, la existencia de poblaciones zooplánctónicas asociadas a áreas geográficas específicas, lleva implícita la presencia de procesos que operen en sentido opuesto a los procesos dispersivos en el ambiente marino (Bakun, 1996; Kaartvedt, 1993). En ese ambiente, y en particular en las zonas costeras, existe evidencia que la emigración predomina en la regulación de las poblaciones (Sinclair, 1988), mientras que la competencia por alimento o la predación parecieran ser

un componente relativamente pequeño de las pérdidas (Huntley & Boyd, 1984). En ese contexto, el patrón geográfico de las poblaciones y el número de poblaciones, serían función del número y localización de lugares geográficos dentro de los cuales se puede completar el ciclo de vida de la especie. La abundancia absoluta de las poblaciones se debería escalar de acuerdo al tamaño del área geográfica en la cual es posible el cierre del ciclo de vida, y la variabilidad temporal sería función de las pérdidas intergeneracionales de individuos desde el área geográfica que asegura el cierre del ciclo de vida (Sincalir, 1988).

Los eufáusidos son crustáceos pelágicos, exclusivamente marinos e importantes componentes del zooplancton. La mayor parte son filtradores, carnívoros o fitófagos (Barnes, 1984). Poseen fecundación externa y los espermatozoides son transferidos a la hembra como espermátóforos. Los huevos son liberados al agua, mantenidos brevemente en la canasta filtradora o adheridos al abdomen. Luego de la eclosión, los huevos pasan a través de dos estados de nauplio, un estadio de metanauplius, tres estadios de caliptopis y un número variable de estadios de furcilia antes de alcanzar la fase juvenil (Boltovskoy, 1981).

*Euphausia mucronata* es un eufáusido eminentemente herbívoro, endémico de la corriente Peru-Chile. Su abundancia aparece estrechamente asociada a zonas de surgencia costera (Antezana, 1978; Antezana, 1981), constituyendo un ítem trófico importante para peces de relevancia comercial que sostienen la industria pesquera del norte y centro de Chile (Antezana, 1970; Meléndez, 1984). Pese a su dominancia en el sistema de corrientes de la costa chilena, *E. mucronata* ha sido poco estudiada respecto de cómo es que mantiene su asociación a los focos de surgencia. Sólo se sabe que los

juveniles y adultos son capaces de realizar migraciones verticales diarias de más de 200 m de amplitud (Antezana, 1978; Ulloa et al, 1999), comportamiento característico de los miembros del orden asociados a zonas de surgencia en todo el mundo.

### Mecanismos de retención

La asociación de *E. mucronata* a focos de surgencia costera, plantea la interrogante de cómo es compensado el transporte costa afuera de los individuos adultos y larvas, donde las condiciones para el desarrollo y reproducción de un herbívoro son menos favorables (González & Marín, 1998). Para el zooplancton que habita las zonas costeras donde se produce surgencia, se han descrito variados mecanismos de retención, a los que se puede dividir en dos tipos: (a) aquellos que se basan en la conducta migratoria vertical de los individuos para aprovechar la estratificación de los flujos y (b) aquellos que se basan en patrones de circulación superficial cerrada, con relativa prescindencia de la conducta de los organismos.

En general se acepta que en adultos, tanto para copéodos como para eufáusidos, se mantiene una posición geográfica relativamente fija por medio de la migración vertical diurno-nocturna (Peterson et al, 1979). Como lo muestran evidencias en terreno y simulaciones, una migración con amplitud mayor a la profundidad de la capa de Ekman les permite encontrar el flujo compensatorio subsuperficial que ayuda a recuperar la posición cercana a la costa, de la que han sido alejados durante su permanencia en la capa superficial (Wroblewsky, 1982). La capacidad migratoria de las larvas es inferior a la de los adultos. En el caso de los huevos y primeros estados, es probable que no alcancen la profundidad necesaria para salir de la capa de Ekman y

deriven costa afuera. En ese caso, estos se desarrollan mientras se mueven costa afuera con el cuerpo de agua de surgencia (Landry et al, 1991).

En el caso de algunos copépodos, se ha descrito la existencia de una "migración ontogenética", entendida como un cambio en la profundidad media en la que habitan los distintos estados larvales, sin que necesariamente exista migración vertical diaria. De este modo, los últimos estados de desarrollo se concentrarían en el frente de surgencia ubicado en el extremo oceánico del filamento de surgencia. En ese lugar, ya sea por el hundimiento de agua en el frente o por el progresivo aumento en la profundidad en la que habitan, alcanzan la profundidad a la que se encuentra el flujo compensatorio hacia la costa (Fig. 3). En ese caso, es común que el regreso sea lento y que los estados permanezcan en diapausa hasta encontrar nuevamente agua fría que asciende cerca de la costa. Aquella fracción de larvas que permanecen en superficie, retenidas en el frente, tienen la oportunidad de retornar con el regreso del frente de surgencia hacia la costa cuando el evento de surgencia se debilita o la temporada de surgencia termina (Smith & Lane, 1991).

En el caso particular de los eufáusidos de la corriente del Sur de Benguela, existe evidencia que los primeros estados son arrastrados costa afuera. Junto con el avance en su desarrollo, aumenta su capacidad de migración vertical diaria, por lo que progresivamente pueden permanecer una fracción mayor del día bajo la capa de agua que fluye costa afuera (capa de Ekman). En condiciones de surgencia activa, este mecanismo determina una distribución característica de los estados larvales, los huevos y nauplios cerca del frente en el extremo del filamento de surgencia y las caliptopis y furciliias cerca de la costa (Pillar & Stuart, 1988; Pillar et al, 1989).

En el caso de aquellos organismos que no migran verticalmente o de las larvas cuya amplitud de migración es inferior a la profundidad de la capa de Ekman, la única oportunidad de permanecer cerca del centro de surgencia es ser atrapados en estructuras en que la circulación superficial sea cerrada. Se ha descrito la formación de remolinos ciclónicos en bahías abiertas hacia el ecuador y adyacentes a cabos en los que se produce surgencia (Lobel & Robinson, 1986; Moraga et al, 1999; Wolanski & Hamner, 1988). En estos casos, el remolino formado por el filamento de surgencia ingresa larvas hacia la bahía, donde los tiempos de residencia son considerablemente mayores y donde la productividad primaria se ve favorecida por el ingreso de nutrientes transportados en el mismo filamento que genera el remolino (Bakun, 1996; Wing et al, 1998).

Por otra parte, la interacción de un filamento de surgencia con una bahía adyacente no siempre tiene como resultado la formación de un remolino ciclónico en su interior; sino la formación de un frente que deja una sombra de surgencia (agua cálida con un tiempo de residencia superior a un ciclo de surgencia) al interior de la bahía. Se ha descrito que en ese frente pueden ser retenidos por periodos prolongados larvas a la deriva en el interior de los filamentos de surgencia (Graham et al, 1992).

### **Objetivos**

El objetivo de esta tesis fué poner a prueba mediante un experimento natural (por comparación, *sensu* Pickett et al., 1994), los mecanismos de interacción físico-biológica descritos para otros animales planctónicos, que harían posible el cierre del ciclo de vida de *E. mucronata* y la existencia de una población autosustentable asociada a la zona de surgencia frente a Pta. Angamos (Antofagasta, Chile).

Los objetivos específicos desarrollados fueron:

- 1) Describir la estructura física del océano superficial y el régimen de circulación asociado a un fenómeno de surgencia primaveral frente a Pta Angamos.
- 2) Describir la distribución vertical y horizontal de la abundancia de los estados larvales de *E. mucronata*, en el área cercana a un foco de surgencia primaveral frente a Pta Angamos, en particular respecto de la posición del filamento de surgencia.
- 3) Evaluar la asociación de larvas a los frentes de los filamentos de surgencia.

#### **Hipótesis de trabajo**

H1: Las larvas presentan amplitudes de migración vertical diaria (MVD) que se incrementan a medida que transcurre su desarrollo ontogenético sobre el filamento de surgencia frente a Pta. Angamos, lo que les permitiría su retorno a la costa al alcanzar los últimos estadios larvales.

A falta de otros antecedentes, en esta tesis se supone que el desove se lleva a cabo en la misma área donde normalmente se han encontrado adultos. Este supuesto se basa en observaciones de adultos de *E. mucronata* portando huevos maduros a punto de desovar en el área costera frente a Pta. Angamos.

Para que el mecanismo enunciado en la hipótesis 1 opere, se debe demostrar la existencia de MVD en las larvas y que la amplitud de esta sea superior a la profundidad de la capa de Ekman (Fig. 3). De esta forma se espera que la profundidad alcanzada

durante el día por las larvas las lleve al flujo compensatorio hacia la costa, el que eventualmente las devolvería al foco de la surgencia.

H2: Las larvas no presentan MVD sino hasta que alcanzan el estado juvenil. Esto implica su deriva en superficie en la dirección del filamento de surgencia. Aquellas larvas transportadas hacia el océano en el filamento no podrían volver al sitio costero de donde fueron arrastradas y se perderían. Otra parte de las larvas serían transportadas en ramas costeras del filamento. El flujo en esas ramas, al interactuar con Pta Angamos, podría formar dos tipos de estructuras físicas: (a) remolinos ciclónicos y/o (b) frentes en los lados del filamento, con el agua hacia fuera de la bahía y con a la sombra de surgencia. En esas estructuras sería posible la retención de larvas hasta que se complete su desarrollo.

H2(a): En caso de formarse un remolino ciclónico en Bahía Mejillones, este retendría a las larvas mientras dura la surgencia, impidiendo su deriva más al norte por la costa. Como juveniles, los individuos podrían migrar bajo los 20 m, ingresando en la contracorriente que los devolvería al foco de surgencia. Si este mecanismo opera, debiera encontrarse un remolino en Bahía Mejillones. Además, dentro del remolino, la abundancia de larvas de *E. mucronata* debiera ser mayor a la encontrada al interior de la rama costera del filamento y más al interior de la Bahía Mejillones (Fig. 4).

H2(b) En caso que el filamento forme una zona frontal o frente semi-permanente con la sombra de surgencia al interior de la bahía, esta zona frontal retendría parte de las larvas, impidiendo su deriva más al norte por la costa. Si este mecanismo opera, debiera encontrarse un frente que separara las aguas cálidas del interior de la Bahía Mejillones (la sombra de surgencia y el agua exterior), de las que son ingresadas por el filamento de

surgencia. La abundancia de larvas debiera ser mayor sobre los frentes que en el filamento de surgencia (Fig. 5).

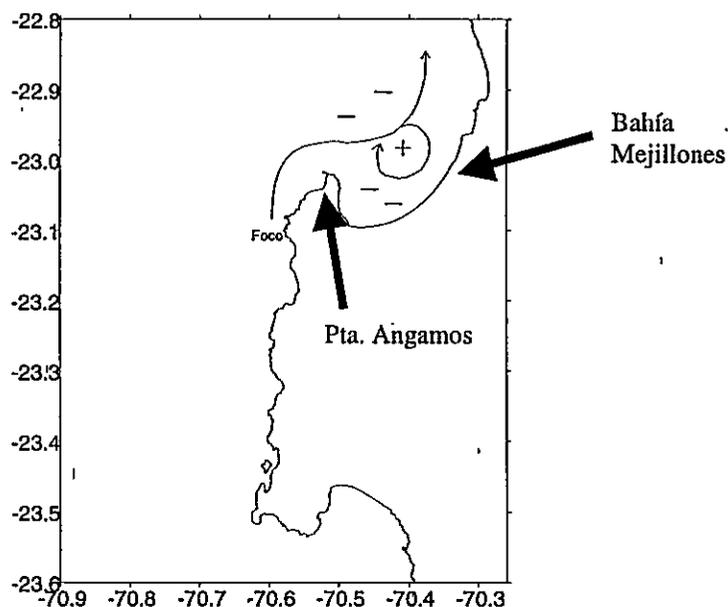


Figura 4: Esquema de la distribución de larvas en caso que sean retenidas en un remolino ciclónico dentro de Bahía Mejillones (H2a). El signo + señala la ocurrencia de mayor abundancia de larvas y el – una menor abundancia de larvas.

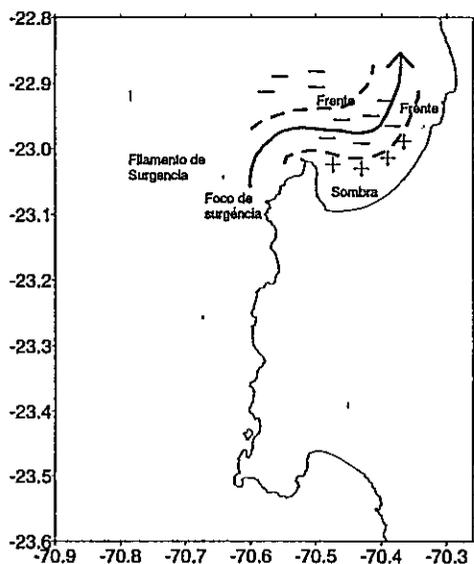


Figura 5: Esquema de la distribución de larvas en caso de ser retenidas en el frente que forma el filamento de surgencia con la sombra en el interior de la Bahía Mejillones (H2b). Signos + y – igual que en la figura 4.

## MATERIALES Y METODOS

### **Caracterización física del área cercana al foco y filamento de surgencia**

Utilizando imágenes radiométricas (AVHRR) de la temperatura superficial del océano, por medio de los satélites NOAA-12 y NOAA-14, se identificó la posición y extensión del foco y filamentos de surgencia en la zona de estudio. Con esa información, se construyó una grilla de 24 estaciones oceanográficas espaciadas de forma regular (entre 4 y 8 km aproximadamente), cuya posición permitió abarcar el filamento de surgencia frente a Pta Angamos y el área adyacente (Fig. 6 y 7). En cada estación se midió temperatura, intensidad y dirección de corrientes. Todas estas variables, fueron obtenidas como perfiles verticales hasta los 100 m mediante una sonda CTD (Ocean Sensor) con los sensores apropiados y un correntómetro perfilador (Anderaa RCM9). Las 24 estaciones se cubrieron en menos de 24 hrs. en tres oportunidades: 7-8 octubre 1998; 12-13 enero 1999; 4-5 noviembre 1999.

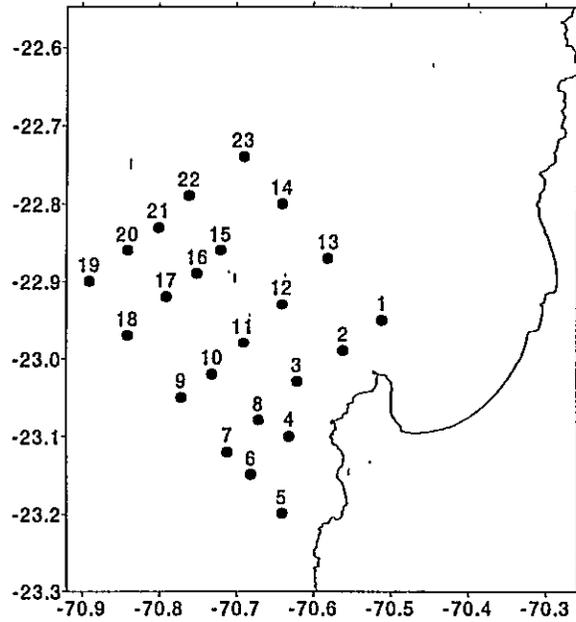


Figura 6: Ubicación geográfica de las estaciones que conformaron la grilla oceanográfica física durante los cruces del 7-8 octubre de 1998 y 12-13 enero de 1999.

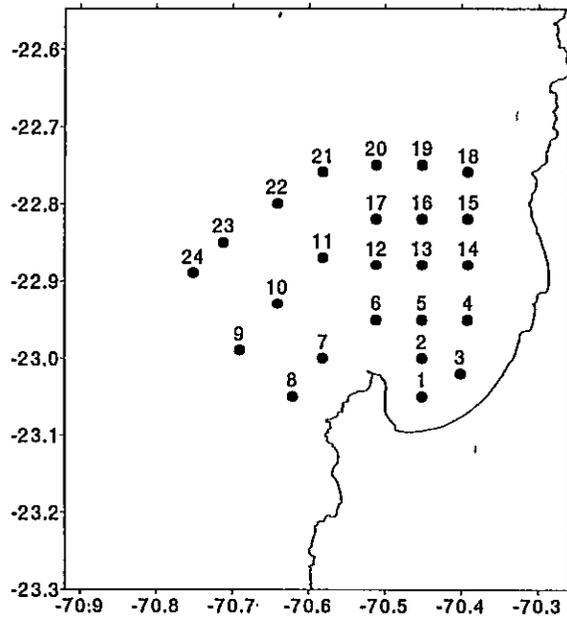


Figura 7: Ubicación geográfica de las estaciones que conformaron la grilla oceanográfica física en el cruce del 4-5 noviembre de 1999.

### Caracterización física del filamento de surgencia que ingresa en Bahía Mejillones

Guiado por las imágenes satelitales de temperatura superficial del mar, se construyó una grilla de 16 estaciones orientada de manera que su eje mayor concidiera con la dirección del filamento que se interna hacia la costa de Bahía Mejillones. Se tuvo cuidado que el ancho de la grilla incluyera los frentes que limitaban el filamento hacia el océano y hacia la costa de la bahía (Fig. 8). Esta grilla fue cubierta íntegramente en 13 hrs. entre el atardecer del siete y madrugada del ocho de noviembre de 1999. Las mediciones fueron idénticas a las mencionadas en el punto anterior.

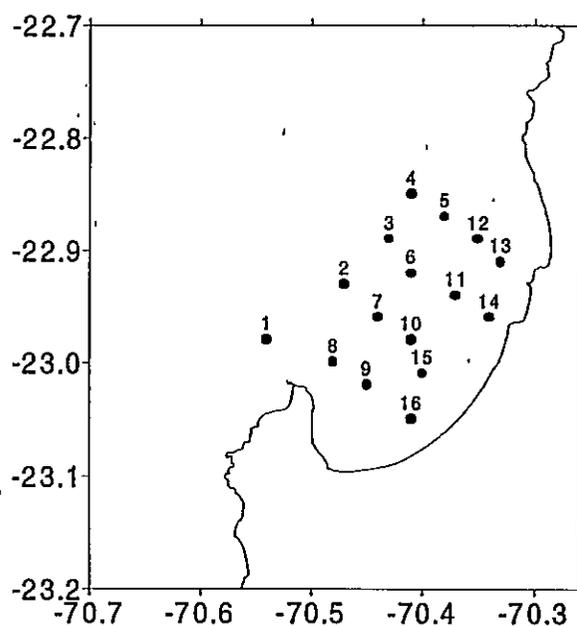


Figura 8: Ubicación geográfica de las estaciones que conformaron la grilla oceanográfica física en el crucero del 7 – 8 de noviembre de 1999.

### **Hipótesis 1, migración vertical diaria de los estados de desarrollo de *E. mucronata***

En los cruceros de primavera de 1998 y verano de 1999, una vez terminada cada una de las grillas de 24 estaciones físicas, se ubicaron 4 estaciones biológicas, dos sobre el filamento oceánico (orientado hacia el noroeste) y dos fuera de este (Fig. 9). Las estaciones se cubrieron en el lapso de 8 hrs. durante el día y 8 hrs. durante la noche, a fin de observar un ciclo completo de migración. El protocolo completo se repitió al día siguiente a modo de réplica. En cada estación se estimó la densidad de *E. mucronata* en tres estratos verticales, escogidos a partir de la observación de los perfiles verticales de corriente. Así, el más superficial correspondió al flujo principal de Ekman (0 – 20 m); el segundo, al flujo compensatorio inverso (20 – 80) y el tercero, a flujos no relacionados directamente al fenómeno de surgencia (80 – 200) (Marín et al., 1999). En cada estrato, se obtuvo una muestra de zooplancton mediante arrastre vertical de una red Hansen de 0.5 m de diámetro y 200  $\mu\text{m}$  de trama, equipada con flujómetro. Las muestras se fijaron en formalina y se analizaron bajo lupa en el laboratorio. En forma adicional, en cada estación se obtuvo perfiles verticales de temperatura y clorofila-a, hasta 100 m.

En esta tesis, se supuso que la MVD es cohesiva, esto es, que la mayoría de los miembros de cada estado se mueven al mismo tiempo, con velocidad y profundidad de partida similares, lo que corresponde al modelo más general de migración zooplanctónica (Pearre, 1979). En esas condiciones, se debería encontrar una sola moda en la distribución vertical de los individuos. Dado lo anterior, es posible investigar la MVD a través de la Profundidad Media Ponderada (PMP), que se calcula de la siguiente forma (Pillar, et al, 1989):

$$PMP = \frac{\sum n_i d_i}{N}$$

donde  $d_i$  es la profundidad media del estrato  $i$ ,  $n_i$  es el número de individuos en ese estrato, y  $N$  la suma de todos los individuos en la columna de agua muestreada.

El cálculo de la PMP puede verse afectado por la cantidad de individuos que puedan evitar la red. Las abundancias integradas de día y noche fueron usadas para analizar el efecto potencial de la evasión sobre la PMP. La abundancia integrada ( $I$ ) se calculó como:

$$I = \sum \frac{N_i * d_i}{1000}$$

donde  $N_i$  es la abundancia (ind\*1000 m<sup>-3</sup>) en el estrato  $i$ ,  $d_i$  es el ancho del estrato  $i$

Se graficó las distribuciones verticales de las abundancias de cada estado larval, para corroborar que no existiera distribución bimodal. Luego se realizó un Análisis de Varianza de una vía para verificar posibles diferencias día-noche en evasión a la red. Finalmente se realizó un Análisis de Varianza (ANDEVA) para comparar las PMP, usando estado de desarrollo, hora del día y fecha de cruce (primavera v/s verano) como factores. Debido a que sólo se separó los huevos durante uno de los cruces, éstos no fueron incluidos en el análisis. Todos los datos de abundancia se expresaron como número de individuos por 1000 m<sup>3</sup> y los de abundancia integrada como número de individuos por m<sup>2</sup>. Para estabilizar las varianzas se usó la transformación  $\log(x + 1)$ , donde  $x$  es el dato original. En todos los análisis se utilizó un  $\alpha = 0,05$ .

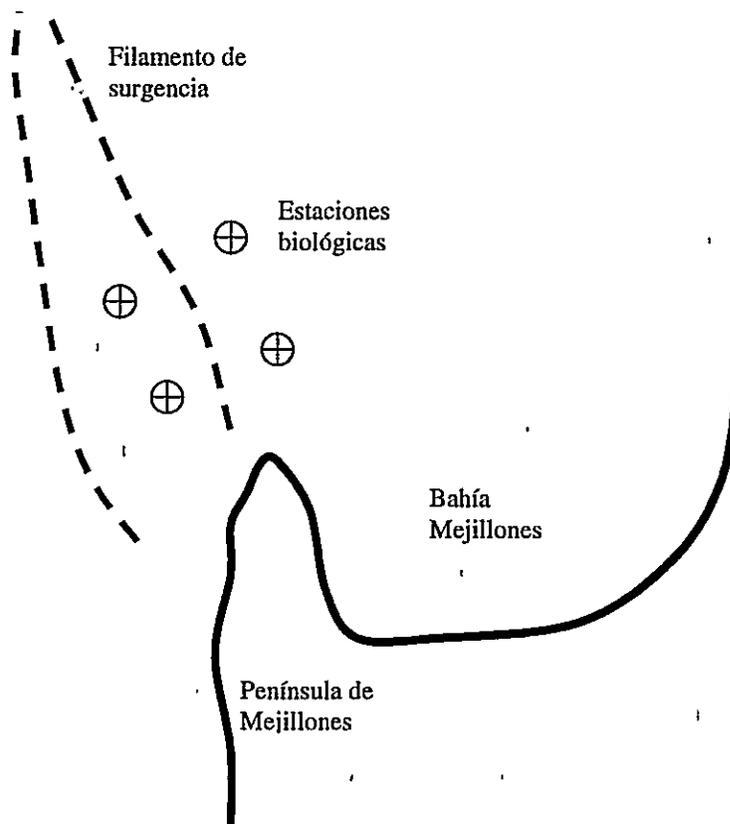


Figura 9: Disposición esquemática de las estaciones biológicas durante los cruceros de octubre de 1998 y enero de 1999.

### **Hipótesis 2 (a y b): retención en remolino o frente de la sombra de surgencia dentro de Bahía Mejillones**

Una vez cubiertas las 16 estaciones en el área del filamento costero y utilizando la información física recogida en ella, se ubicó una transecta de cuatro estaciones biológicas perpendicular al filamento que ingresa en Bahía Mejillones (Fig. 10). Una estación se localizó en la sombra de surgencia, una en el centro del filamento de surgencia, una en el frente nor-este del filamento y una fuera del filamento y sobre un remolino ciclónico encontrado en la Bahía. Esta transecta fue cubierta en dos oportunidades, que se completaron durante el día en un lapso de 8 horas. El arte de pesca

fue el mismo que el utilizado en el estudio de migración, pero sólo se tomaron muestras en los dos estratos superficiales. Al igual que en el punto anterior, en cada estación se midieron perfiles de temperatura y clorofila hasta los 100 m de profundidad.

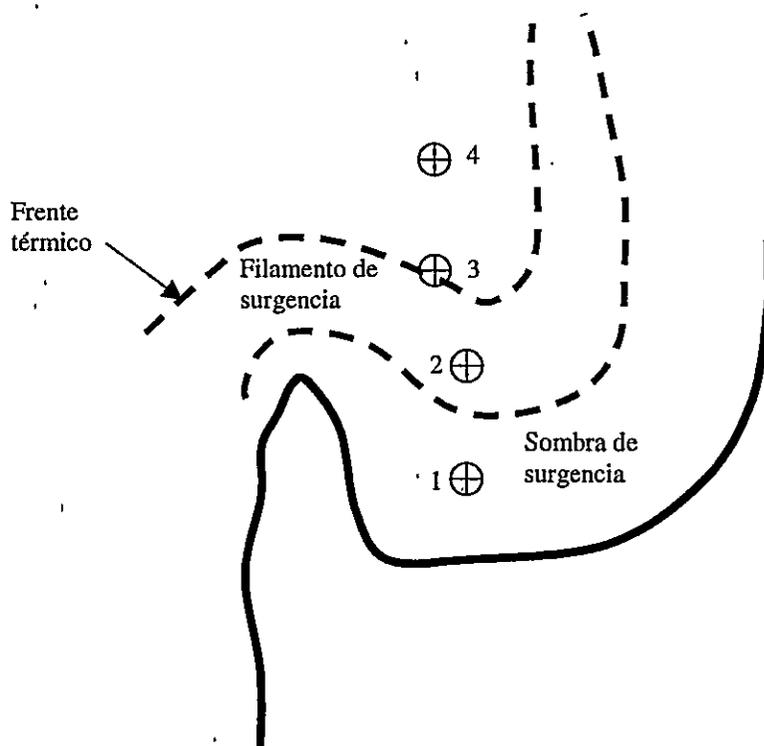


Figura 10: Disposición esquemática de las estaciones de la transecta biológica perpendicular al filamento costero, durante el crucero del día 8 de noviembre de 1999.

Todas las comparaciones se realizaron sobre los datos de abundancia integrada para cada estrato, usando la transformación  $\log(x + 1)$ . Se comparó las abundancias mediante un ANDEVA de tres vías, estado de desarrollo, estrato y estación como tratamientos.

Para visualizar la composición etaria de cada muestra de zooplancton, se utilizó un Índice de Estado Medio (S) (Marin, 1987) que se calculó de la siguiente forma:

$$S = \frac{\sum_{i=0}^5 A_i E_i}{\sum_{i=0}^5 A_i}$$

donde  $A_i$  es la abundancia del estado  $i$ ;  $E_i$  es el índice de estado que va de 0 para los huevos hasta 4 para las furciliias.

## RESULTADOS

### Condiciones oceanográficas

Tanto las imágenes de satélite como las mediciones en terreno mostraron la presencia de filamentos de surgencia en la costa cercana a Pta. Angamos. Aunque los valores de temperatura superficial medidos por el satélite y los medidos *in situ* presentaron diferencias, en las figuras 11, 12 y 13 se aprecia que los patrones espaciales de ambos tipos de mediciones presentan una buena concordancia (Marin et al., enviado). Durante los dos cruceros de primavera se observó filamentos de surgencia desarrollados, caracterizados por agua en superficie (5 m) de temperatura inferior a 15°C (Figs. 11 y 13), lo que contrastó con el pequeño desarrollo del filamento de surgencia durante el crucero de enero 1999 (Fig. 12). Se observó que en la mayoría de los casos se desarrolló un filamento frío en dirección norte o nor-oeste, al que se le llamó "oceánico", y un filamento que ingresa hacia la Bahía Mejillones siguiendo la configuración de la costa hacia el norte, al que se llamó "costero". Este último, además dejó en la costa sur de la Bahía un cuerpo de agua cálida, reconocido como la sombra de surgencia (ver fig. 11 y 13). En la primavera de 1998, el desarrollo del filamento oceánico fue mayor comparado con el resto de la serie temporal de imágenes (140 imágenes) captadas durante cada uno de los meses en que se realizó los experimentos en terreno. La serie de imágenes disponibles, permite caracterizar la condición observada en primavera de 1999 como la configuración más frecuente que adoptan los filamentos en condiciones de viento favorable a la surgencia (Fase activa de la surgencia). Característica de esa

configuración es un desarrollo discreto del filamento oceánico en dirección norte, que es comparable al desarrollo del filamento costero.

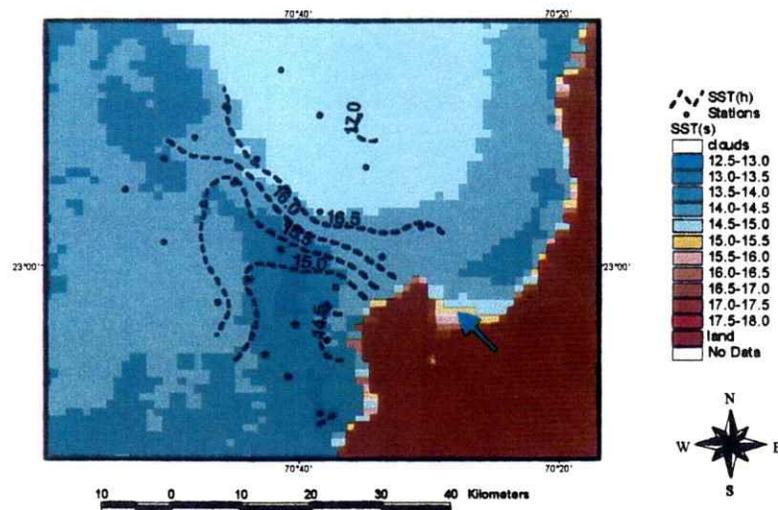


Figura 11: Distribución espacial de las isótermas de temperatura superficial durante 7 - 8 de octubre de 1998. En línea punteada se muestran las isótermas de temperatura superficial medidas a bordo. La flecha señala la sombra de surgencia al interior de Bahía Mejillones.

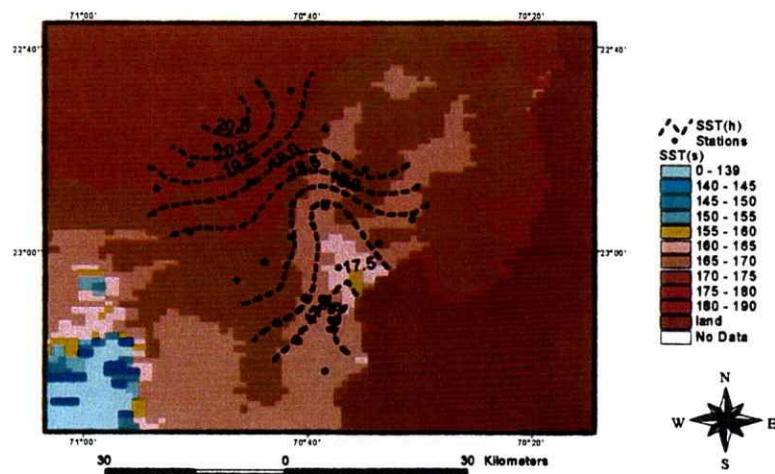


Figura 12: Distribución espacial de las isótermas de temperatura superficial durante el cruceo el de enero de 1999. En línea punteada, las temperatura superficial medida a bordo

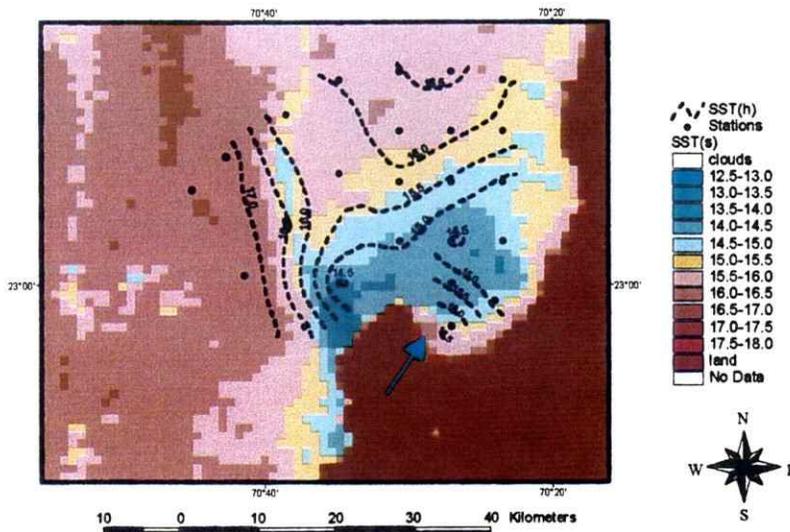


Figura 13: Distribución espacial de las isolíneas de temperatura superficial durante el crucero el 4 - 5 de noviembre de 1999. En línea punteada, las temperatura medida a bordo. La flecha indica la posición de la sombra de surgencia.

La circulación en ambas primaveras y también en el verano, mostró un predominio en toda la columna de agua de un flujo hacia el sur (Fig. 14). Las menores velocidades se observaron entre la superficie y los 20 m, incrementándose a valores relativamente homogéneos por debajo de esa profundidad. Estos perfiles promedio pueden ser interpretados como el resultado de una corriente hacia el polo que compromete al menos toda la columna de agua hasta los 200 m de profundidad, sobre la que se suma el transporte provocado por el viento en la capa superficial (Marín et al., enviado).

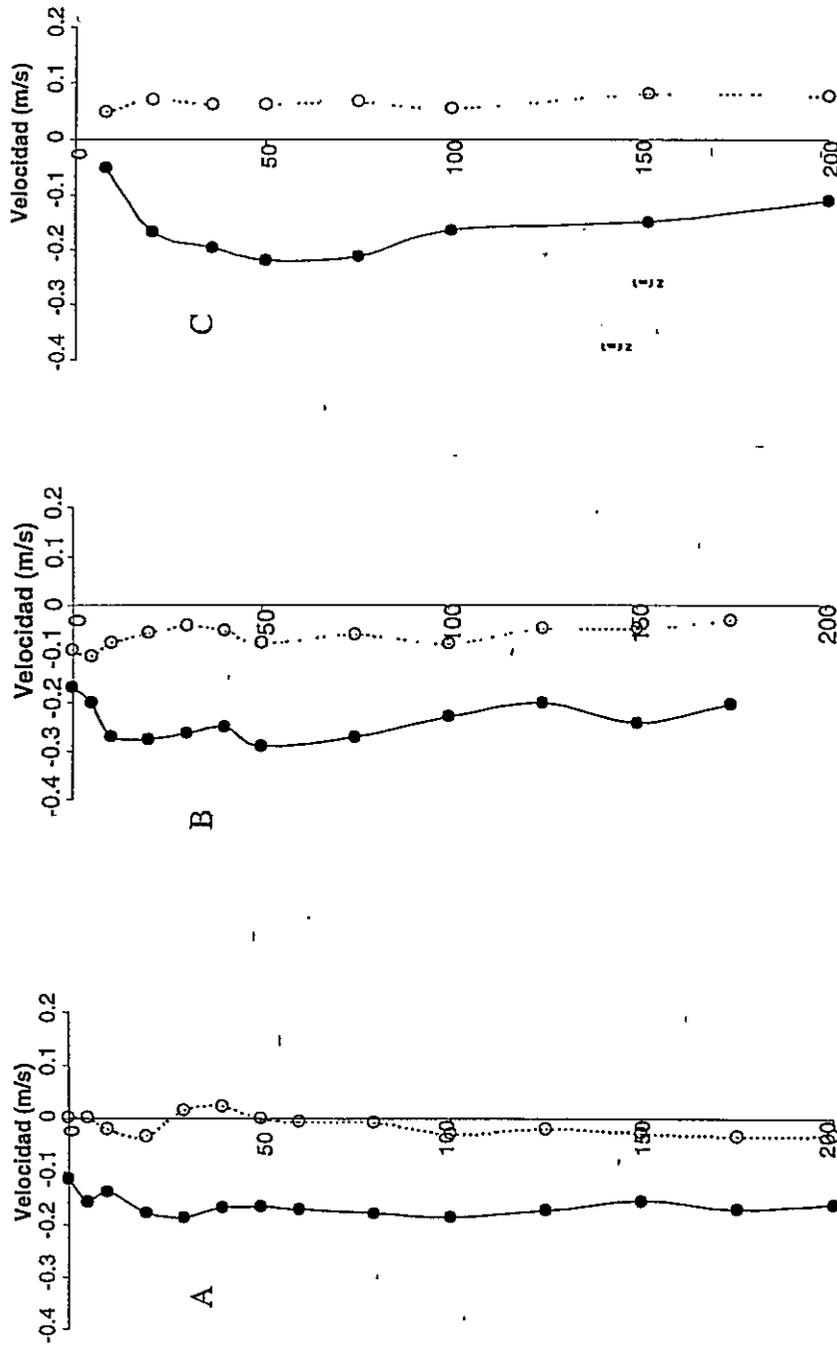


Figura 14: Perfiles promedio de velocidad de la corriente a lo largo de la costa (círculos negros) y perpendicular a ella (círculos blancos) durante octubre 1998 (A), enero 1999 (B) y noviembre 1999 (C).

En primavera de 1998, secciones verticales de temperatura perpendiculares al filamento oceánico, mostraron que éste se extiende desde la superficie hasta cerca de 20 m (Fig. 15). En la sección más alejada de la costa (19\_20\_21\_22\_23 de la fig. 15), fué evidente la profundización de isotermas, que puede interpretarse como hundimiento de agua en el extremo del filamento. La figura 16 muestra que el lado, oeste del área estudiada estuvo dominado por un flujo hacia el sur-este; el lado mas cercano a la costa presentó un flujo hacia el sur-oeste, mientras al sur del extremo de la Península de Mejillones, el flujo se orientó hacia el sur. Por otra parte, la misma figura confirma que en toda el área de trabajo las velocidades superficiales fueron de menor magnitud que las encontradas bajo los 20 m, aunque conservaron el patrón espacial ya descrito. El patrón general de circulación se mantuvo en el verano de 1999, aunque, como se aprecia en los perfiles promedio para ese crucero, las velocidades fueron mayores hacia el sur y hacia el este (Fig. 14).

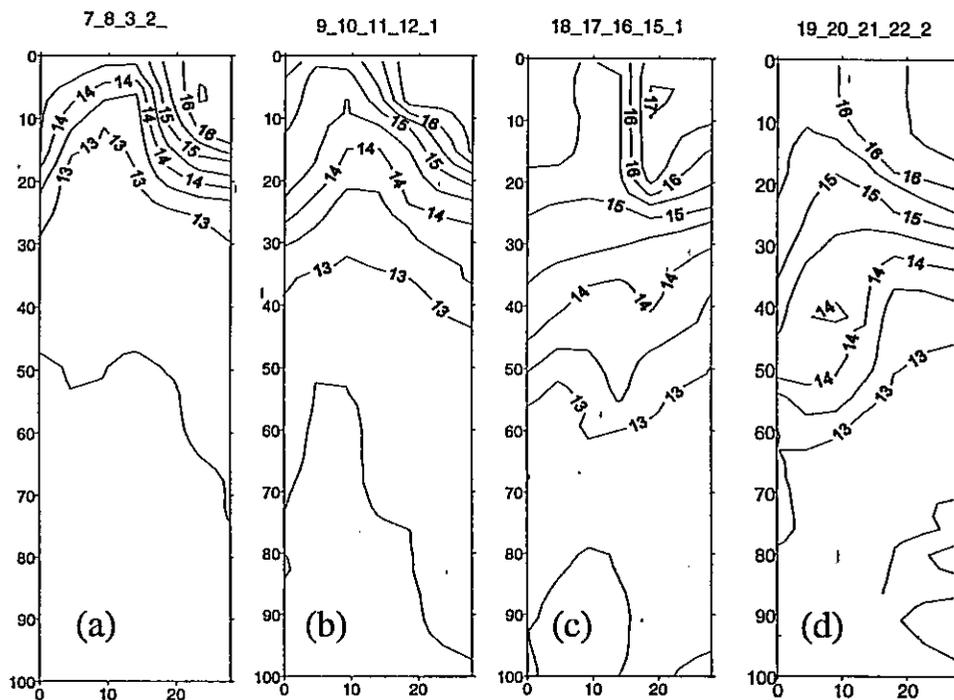


Figura 15: Distribución de las isóneas de temperatura en profundidad durante el crucero el 7 – 8 de octubre de 1998. Los números sobre cada cuadro representan la secuencia de estaciones en cada transecta paralela a la costa (ver fig. 6).

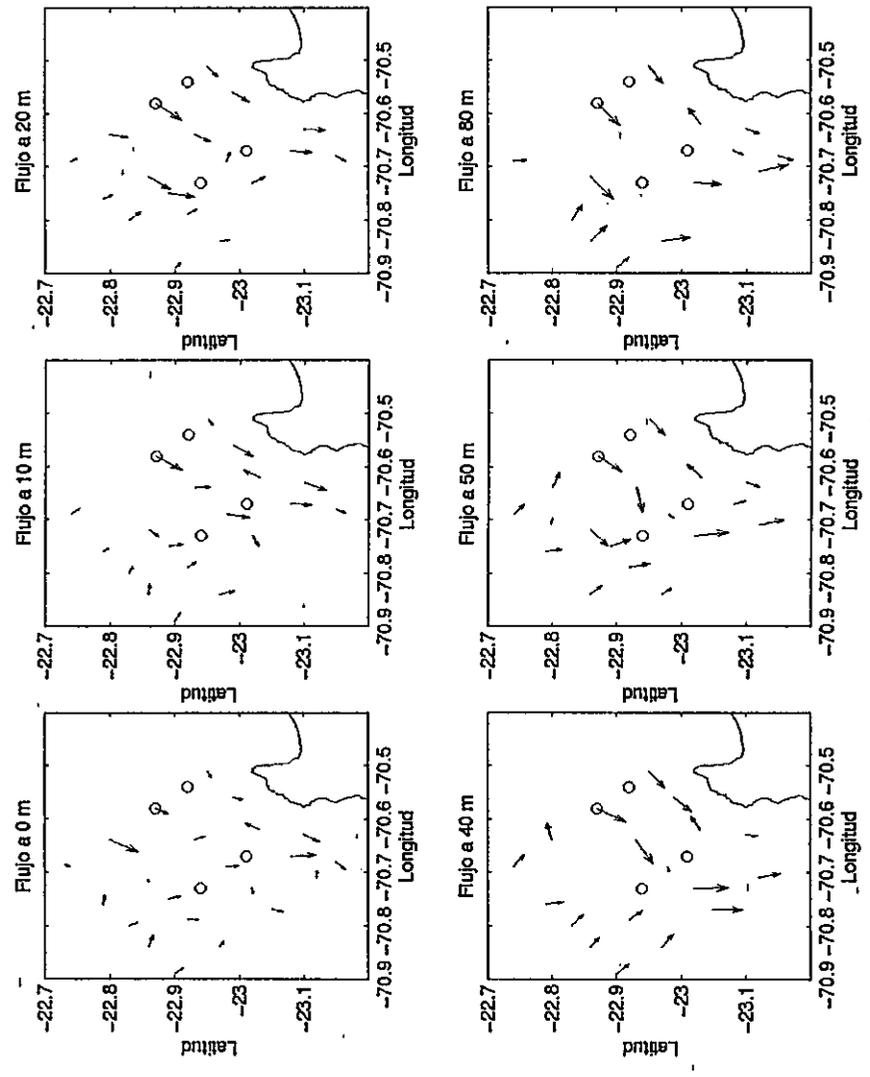


Figura 16: Vectores de velocidad de corriente medidos en distintas profundidades durante el cruceo el 7 -- 8 octubre de 1998. Los círculos marcan la posición de las estaciones donde se tomó muestras de plancton.

Durante los cruceros de primavera de 1999, se pudo obtener una serie de imágenes de temperatura superficial desde el día 4 al 7 de noviembre (Fig. 17). En la imagen del día 4, se apreció un desarrollo de los filamentos oceánico y costero. El 5 y 6 de noviembre, toda el área se calentó y consecuentemente los filamentos disminuyeron su extensión. El día 7 toda el área volvió a enfriarse y ambos filamentos, el costero y el oceánico, se ampliaron. La comparación de secciones verticales de temperatura en los cruceros, confirmó un enfriamiento de toda la columna de agua en el día 7 - 8 respecto del 4 - 5 (Fig. 18 y 19). Esto también es apoyado por la disminución de la profundidad de la mínima de oxígeno (menos de 1 ml/L), fenómeno que acompañó la presencia de agua de surgencia (Fig. 20).

Para reforzar el análisis anterior se estudió el registro de los vientos en el aeropuerto Cerro Moreno, ubicado en el extremo sur del istmo de la Península de Mejillones. Vergara (comunicación personal), ha establecido que el viento registrado en Cerro Moreno siempre tiene dirección norte debido a efectos topográficos y de diferencia diaria de temperatura entre el mar y la tierra. Por esa razón, los aumentos relativos en la fuerza del viento, pueden ser interpretados como episodios de viento desde el sur frente a Punta Angamos, mientras que disminuciones en la velocidad, pueden ser interpretados como reversiones a viento desde el norte en la misma zona. La figura 21 muestra que desde el día 3 al 4 la fuerza de la componente norte del viento incrementó, desde el 4 al 6 la fuerza del viento disminuyó para volver a incrementar desde el día 6 al 7. Los aumentos en la velocidad del viento fueron coherentes con el enfriamiento del agua en la Bahía, el desarrollo del filamento costero y el aumento en el área de la sombra de surgencia. La disminución en la velocidad del viento fue

consistente con el calentamiento del área, la reducción del filamento costero y de la sombra de surgencia.

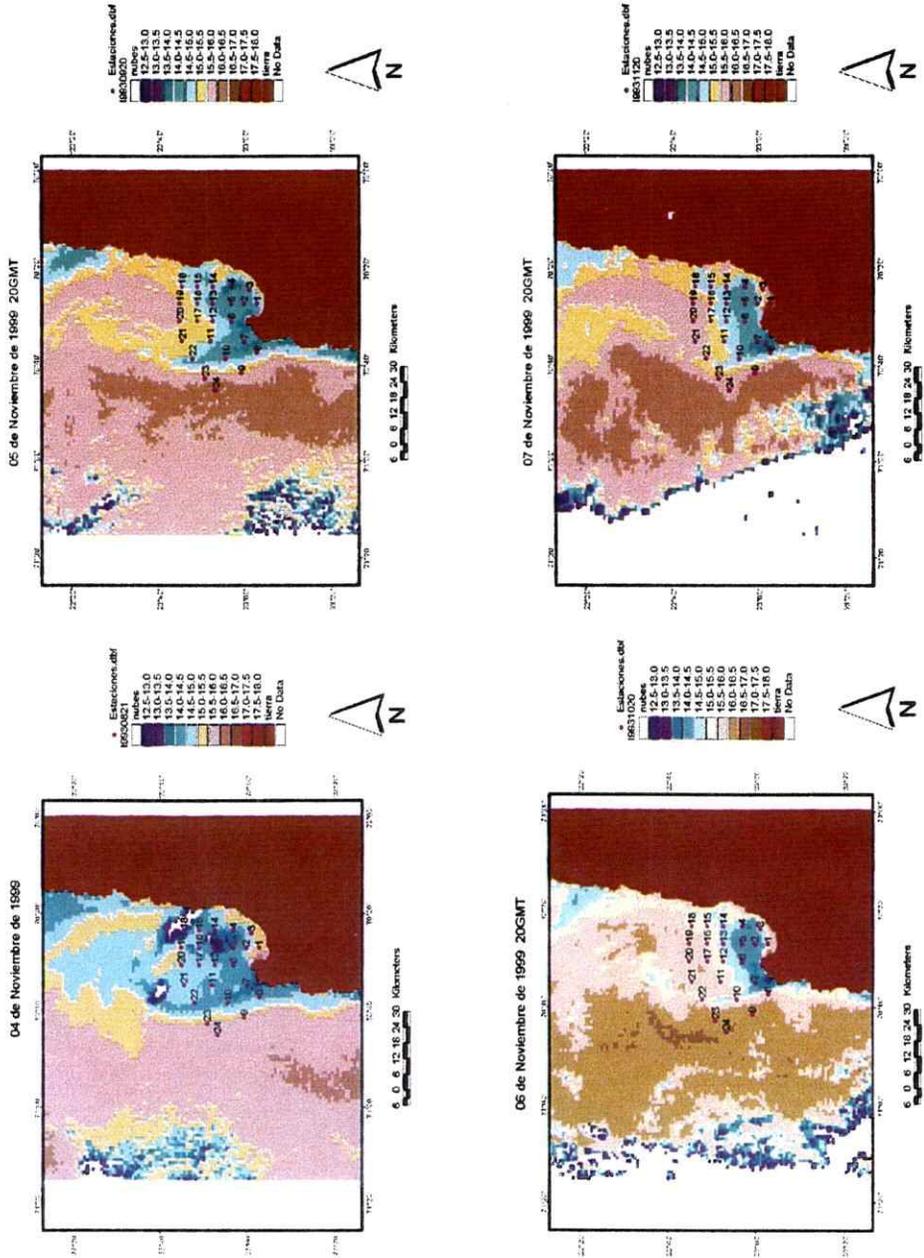


Figura 17: Temperatura superficial del mar medida por satélite en el área de Bahía Mejillones entre los días 4 y 7 de octubre de 1999

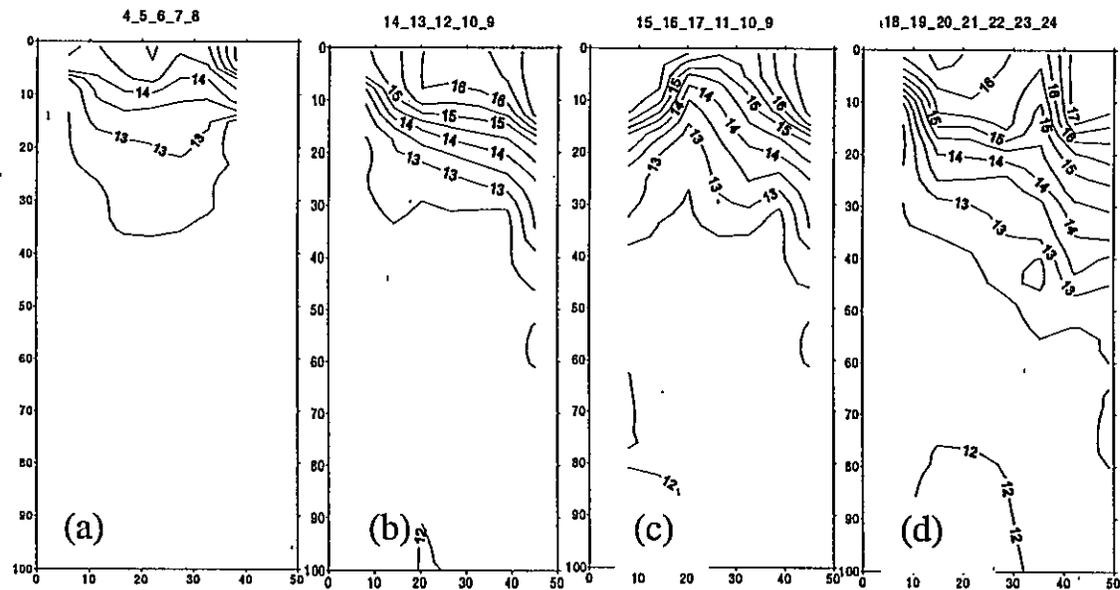


Figura 18: Distribución de las isóneas de temperatura en profundidad durante el crucero el 4 – 5 de noviembre de 1999. Los números sobre cada cuadro representan la secuencia de estaciones en cada transecta paralela a la costa (ver fig. 7).

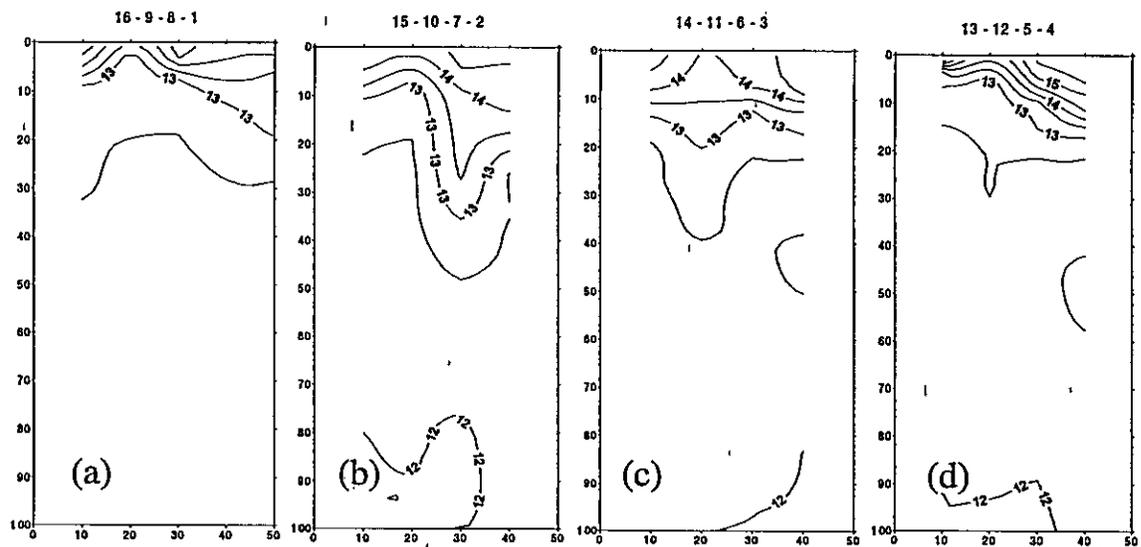


Figura 19: Isóneas de temperatura en profundidad en transectas perpendiculares a la costa durante el crucero de 7 – 8 de noviembre de 1999. Los números sobre cada cuadro indican la secuencia de estaciones en cada transecto (ver fig.8).

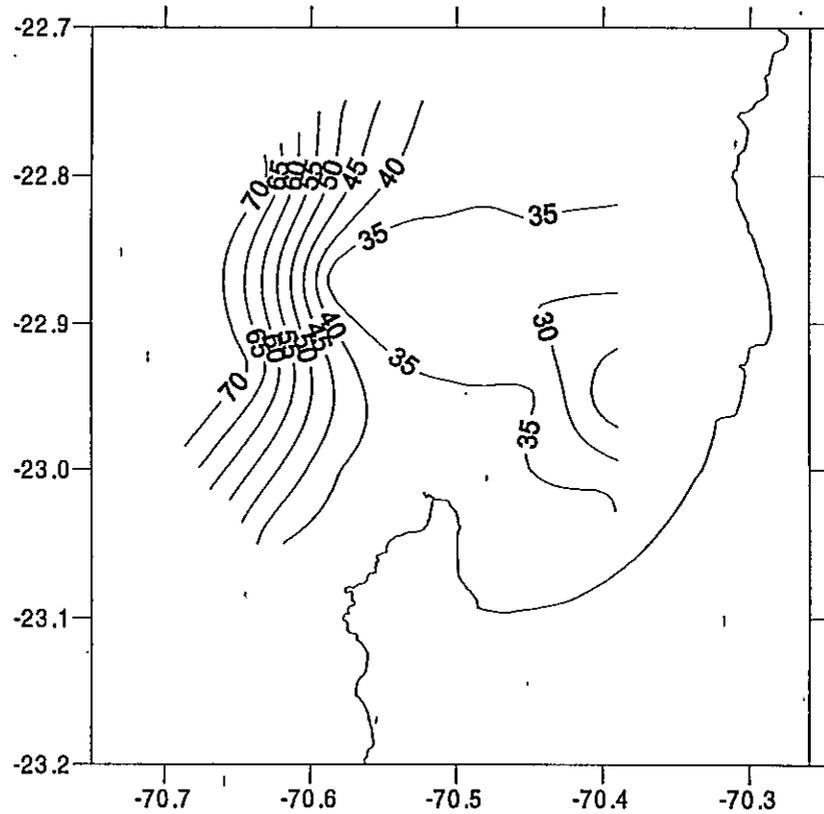


Figura 20: Profundidad (m) de la mínima de oxígeno (<1 ml/L) durante el cucero del 4 – 5 de noviembre de 1999.

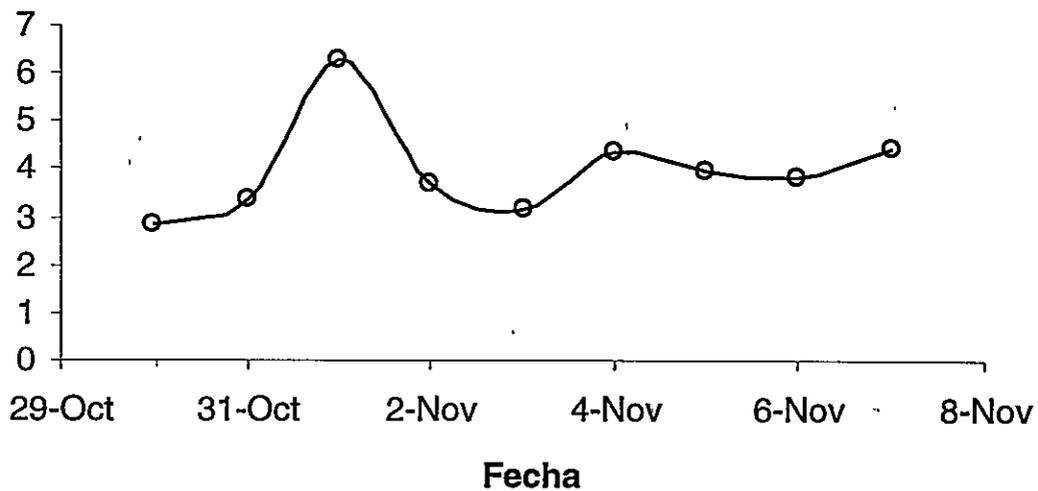


Figura 21: Velocidad de la componente del viento a lo largo de la costa (m/s) medido en el aeropuerto de Cerro Moreno, Península de Mejillones (1999).

Se analizaron los patrones espaciales de circulación durante los cruceros de primavera 1999, graficando los componentes de velocidad perpendiculares a los 2 ejes mayores de las grillas de cada muestreo, separados en secciones verticales perpendiculares al componente graficado. En el caso del 4 - 5 de noviembre, se graficaron los componentes a lo largo de la costa y perpendiculares a ella. Para el 7 - 8, se utilizaron los componentes a lo largo de la costa desplazados  $40^\circ$  a la derecha del norte geográfico y los componentes perpendiculares a la costa desplazados  $40^\circ$  a la derecha del este geográfico; lo anterior a fin de obtener un mayor número de estaciones por perfil y de que los perfiles se orientaran perpendiculares y a lo largo del eje de la boca de la bahía.

La característica más notable en el componente paralelo a la costa los días 4 - 5, fué el dominio del flujo hacia el sur en toda la columna de agua (Fig. 22). En la sección de más al sur, el filamento oceánico fué visible hasta una profundidad de 30 m, alcanzando una magnitud máxima de 20 cm/s a los 10 m; al interior de la bahía, el filamento costero sólo alcanzó los 15 m (estación 5), con una magnitud máxima que no superó los 10 cm/s en una profundidad inferior a 10 m. La inversión del flujo en la estación mas costera de la sección de más al sur, evidencia la posible existencia de un remolino al interior de la bahía. Más hacia el norte, los flujos hacia el Ecuador fueron muy someros (no alcanzan a los 10 m) y su magnitud fué inferior a los 10 cm/s. Por otro lado, pareció haber una separación de los flujos perpendiculares a la costa entre el interior y exterior de la bahía, lo que se puede deducir de la pequeña magnitud de estos componentes en la sección a la altura de la boca de la bahía (Fig. 23). En el interior de la bahía, representado por las dos secciones más costeras de la grilla, se observó el ingreso

de agua hacia la costa por el norte, y en el sur la salida agua hacia el océano. Este patrón se mantuvo en líneas generales en toda la columna de agua hasta los 100 m de profundidad, lo que fué consistente con la presencia de un remolino ciclónico al interior de la bahía. Los planos horizontales de los vectores de velocidad permiten observar señales de un remolino ciclónico, que puede ser el resultado de un meandro de la corriente polar que ingresa en la Bahía Mejillones libre de la acción directa del viento (Fig. 24).

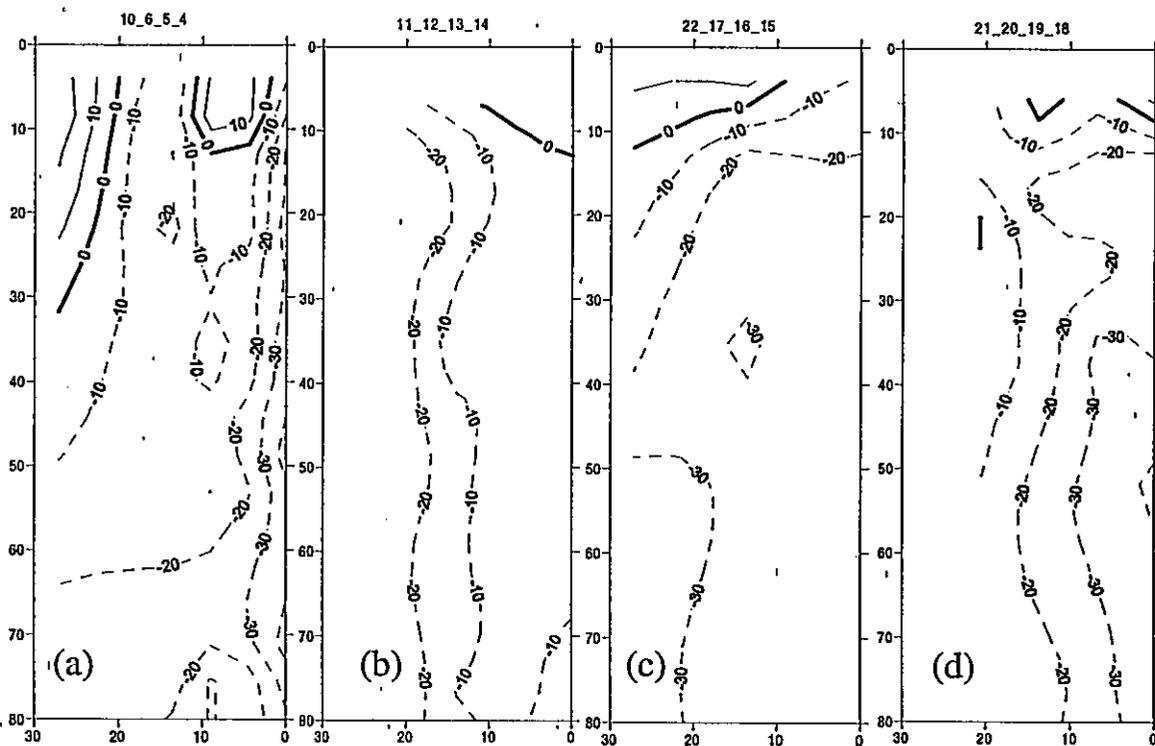


Figura 22: Secciones verticales del componente a lo largo de la costa (cm/s) de la corriente medida los días 4 – 5 de noviembre de 1999 en el área de Bahía Mejillones. Las líneas continuas representan valores positivos (hacia el norte) y las discontinuas valores negativos (hacia el sur). Los números en la parte superior corresponden a la secuencia de estaciones en cada sección (ver fig. 7).

Las mediciones realizadas el 7 – 8 de noviembre mostraron una entrada de agua hacia la bahía que, a diferencia de los observado el 4 – 5, se encontró muy cerca de la boca sur (Fig. 25 y 26). La estación uno presentó movimiento hacia el nor-oeste, que

estuvo ligado al filamento oceánico. En la sección correspondiente al extremo sur-este de la grilla (Fig. 22 a), la entrada de agua a la bahía dominó toda la columna de agua, mientras en la sección que le sigue hacia el nor-este (Fig. 22 b), el filamento costero sólo fué evidente en los 10 primeros metros. En el resto de las secciones, bajo los diez metros, dominó el componente sur-oeste (Fig. 22 c y d). El esquema general durante estos días parece ser el de una confluencia en los primeros 20 m del flujo correspondiente al filamento costero y el flujo hacia el sur-oeste (Fig. 27). En el sitio de contacto de ambos flujos, es posible observar hundimiento de las isotermas, que coincidió con el frente térmico lateral del filamento (Fig. 19 b y c). Muy cerca de la costa sur de la Bahía, por encima de los 10 m, se observó un flujo hacia el nor-oeste que es consistente con el incremento en el área superficial de la sombra de surgencia. No se encontró evidencia de un remolino ciclónico, aunque sí indicios de un meandro en profundidad superior a 20 m. Esto indica que la posición y tamaño de la circulación ciclónica encontrada es altamente variable en el tiempo.

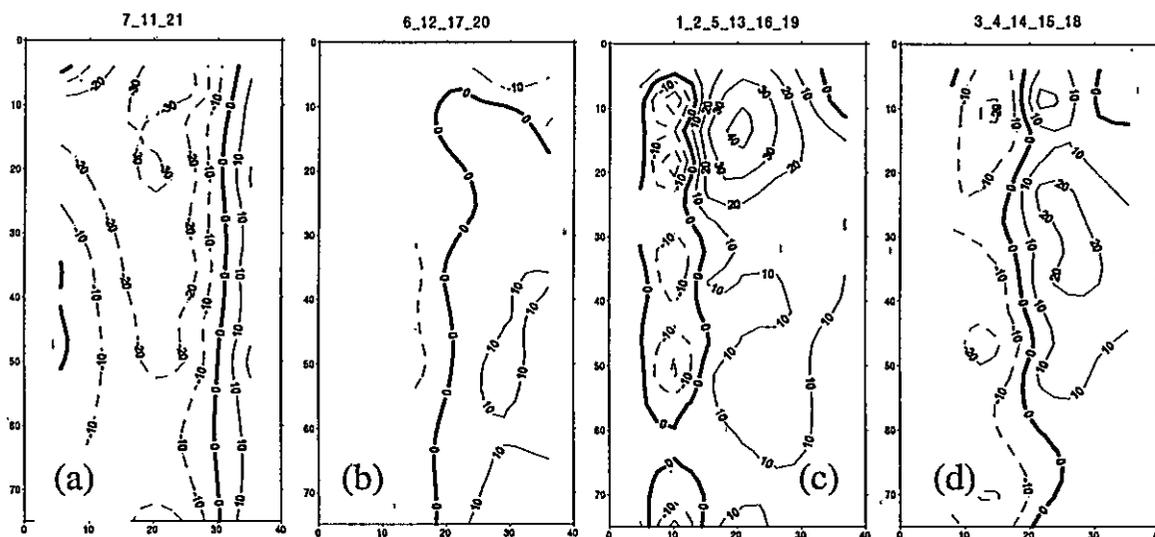


Figura 23: Secciones verticales del componente perpendicular a la costa (cm/s) de la corriente medida los días 4 – 5 de noviembre de 1999 en el área de Bahía Mejillones. Las líneas continuas representan movimiento hacia el este (positivo) y las discontinuas hacia el oeste (negativo). Los números en la parte superior corresponden a la secuencia de estaciones en cada sección (ver fig. 7).

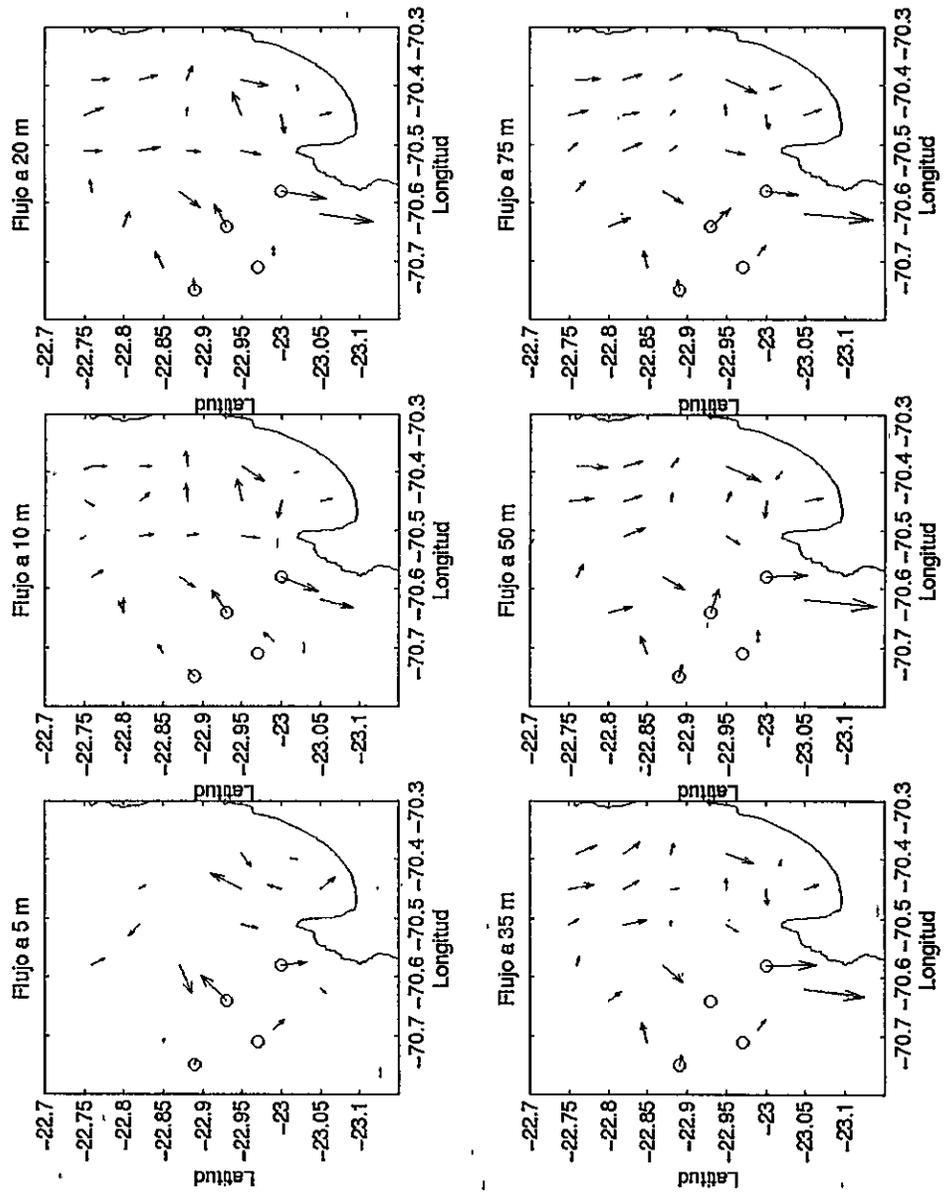


Figura 24: Vectores de velocidad de corriente medidos en distintas profundidades durante el cruceo del 4 - 5 de noviembre de 1999.

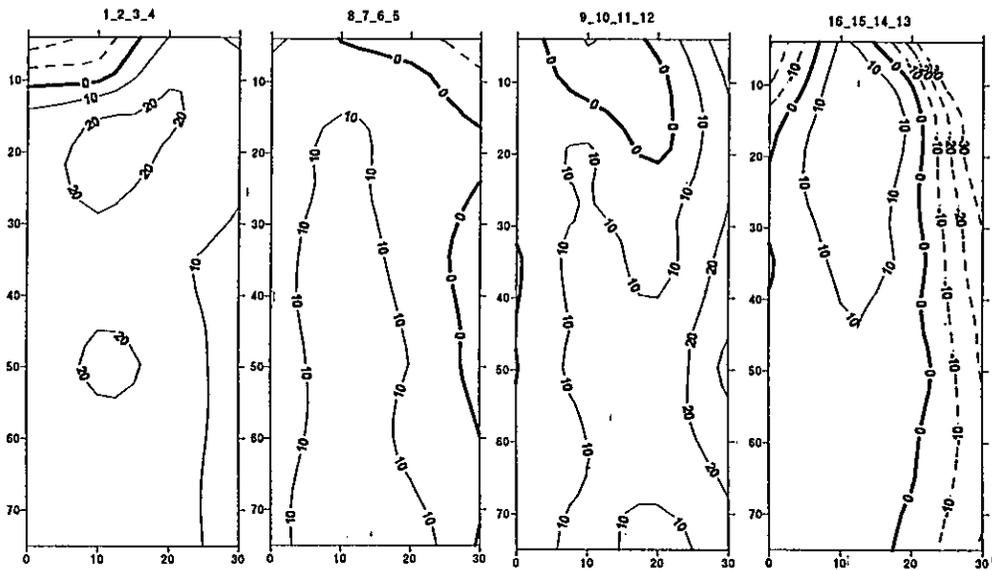


Figura 25: Secciones verticales del componente (cm/s) perpendicular a la costa + 40° de la corriente medida los días 7 – 8 de noviembre de 1999 en el área de Bahía Mejillones. Las líneas continuas representan movimiento hacia el este (positivo) y las discontinuas hacia el oeste (negativo). Los números en la parte superior corresponden a la secuencia de estaciones en cada sección (ver fig. 8).

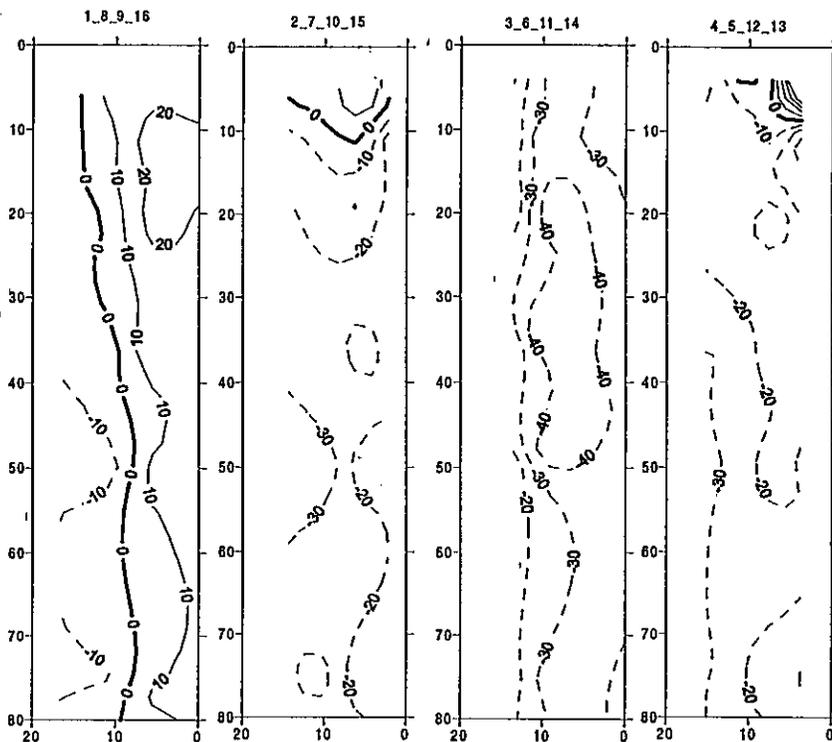


Figura 26: Secciones verticales del componente (cm/s) a lo largo de la costa + 40° de la corriente medida los días 7 – 8 de noviembre de 1999 en el área de Bahía Mejillones. Las líneas continuas representan movimiento hacia el nor-este (positivo) y las discontinuas hacia el sur-oeste (negativo). Los números en la parte superior corresponden a la secuencia de estaciones en cada sección (ver fig. 8).

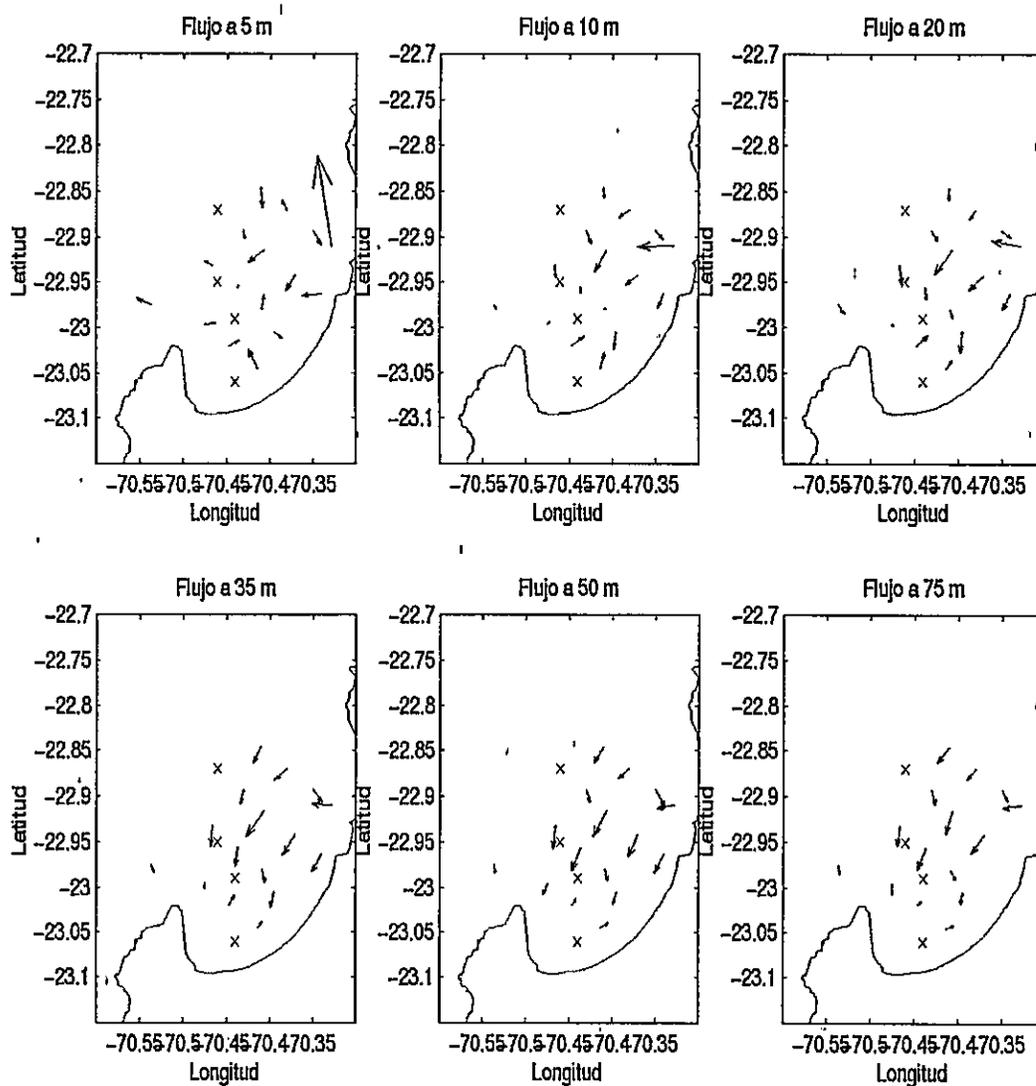


Figura 27: Vectores de velocidad de corriente medidos en distintas profundidades durante el crucero del 7 – 8 de noviembre de 1999. Las x marcan la ubicación de las estaciones de muestreo de zooplancton.

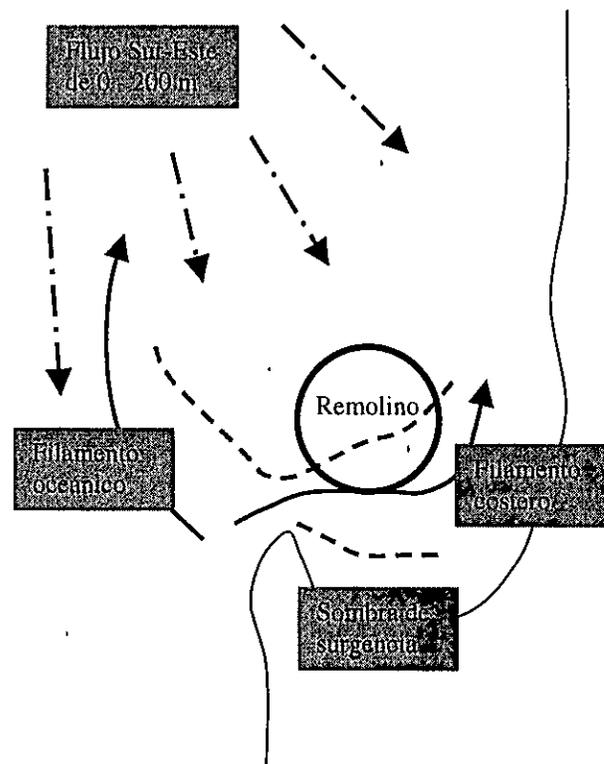


Figura 28: Esquema de las estructuras físicas y circulación encontradas durante el proceso de surgencia en el área de Bahía Mejillones los días 4 – 8 noviembre de 1999. Las líneas discontinuas señalan la ubicación aproximada de los frentes térmicos laterales del filamento costero.

A diferencia de lo observado en otras zonas de surgencia, el proceso observado frente a Pta. Angamos el 4 – 8 de noviembre se produjo sobre un campo de circulación general dirigido hacia el sur-este. Es probable que este campo no halla tenido su origen en el forzamiento local por el viento y que también halla sido el responsable del pequeño desarrollo y dirección de los filamentos oceánicos (Fig. 13). Al interior de la Bahía Mejillones se encontró un remolino ciclónico que aparentemente se produce debido a la interacción del flujo en dirección sur con la topografía de fondo de la bahía. Sin embargo, la estructura encontrada en los campos de flujo es muy dinámica a escala sinóptica (días). La dinámica espacial del filamento costero y la sombra de surgencia

que produce en la costa sur de la Bahía Mejillones fué coherente con la dinámica temporal del componente norte del viento medido en Cerro Moreno y, por tanto, altamente variable a escala sinóptica.

En resumen, en el área de estudio se identificaron varias estructuras físicas que tienen la potencialidad de retener plancton (Fig. 28):

- a) *Frentes térmicos* formados entre los filamentos de surgencia y el agua más cálida circundante. Definidos operacionalmente en esta tesis como cambios iguales o superiores a  $1^{\circ}\text{C}$  en distancias perpendiculares al gradiente térmico iguales o inferiores a 10 km. Quedan dentro de esta categoría los bordes laterales de los filamentos de surgencia y no se incluyen la parte distal (respecto al foco de surgencia y siguiendo su eje mayor) de los mismos. En el lado este del filamento oceánico y el lado nor-oeste del filamento costero, la posición y permanencia de los frentes es muy variable y dependiente de las condiciones de viento local, mientras el frente de la sombra de surgencia y el ubicado en el lado oeste del filamento oceánico son más marcados y tienen menor variabilidad espacial (no obstante desaparecer por completo si lo hacen los filamentos durante una relajación prolongada de la surgencia).
- b) *Una sombra de surgencia* en Bahía Mejillones. Definida operacionalmente como el área dentro de Bahía Mejillones que presenta temperaturas más altas ( $> 2^{\circ}\text{C}$ ) que el resto del área influenciada por el filamento de surgencia. Aunque su extensión es variable, su ubicación espacial es consistente en los distintos cruces de esta investigación, ubicándose en los cinco primeros km al interior de la Bahía. Su persistencia temporal no se extendería por más de

10 días de acuerdo a lo observado en las series temporales de fotografías satelitales.

- c) *Un remolino en ciclónico*, dentro de Bahía Mejillones y fuera del área de influencia de la sombra de surgencia, que incluye toda la columna de agua hasta más allá de los 100 m de profundidad, cuya posición y extensión es altamente variable a escala sinóptica.
- d) De los eventos de surgencia observados a través de imágenes satelitales, el correspondiente al crucero del 7 – 8 de octubre de 1998, correspondió al más fuerte registrado en todo el período de estudio. Es por ello que se le consideró como representante de condiciones inusualmente fuertes de la fase activa de la surgencia, y al crucero de verano 1999, por el casi nulo desarrollo de los filamentos, se le consideró como representante de las condiciones de la fase de relajación de los eventos de surgencia.

Lo anterior muestra que durante el crucero de primavera 1999 se encontró aquellas estructuras oceanográficas requeridas por las hipótesis H2a (Fig. 4) y H2b (Fig. 5).

#### **Migración vertical de los estados larvales de *E. mucronata*.**

(a) **Unimodalidad y evasión de la red:** Todas las distribuciones verticales presentaron unimodalidad (Figs. 29 - 34). No se encontró diferencias en abundancia integrada entre muestras tomadas durante el día y la noche (Tabla 1). Por tanto, se usó la PMP como indicador de la posición media de la población de larvas en la columna de agua.

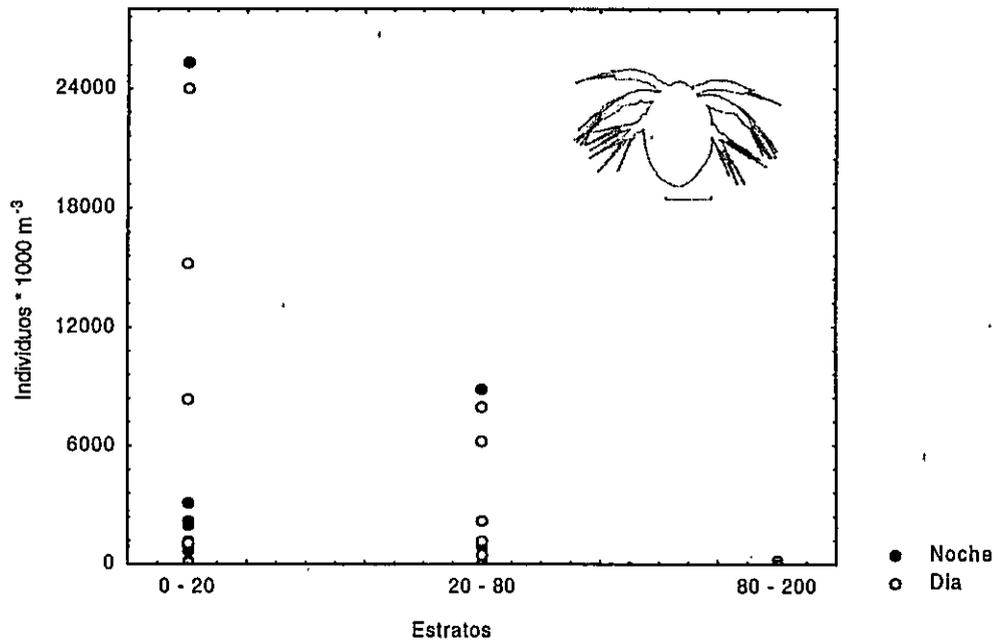


Figura 29: Abundancia de nauplios durante el crucero del 7 – 8 de octubre de 1998.

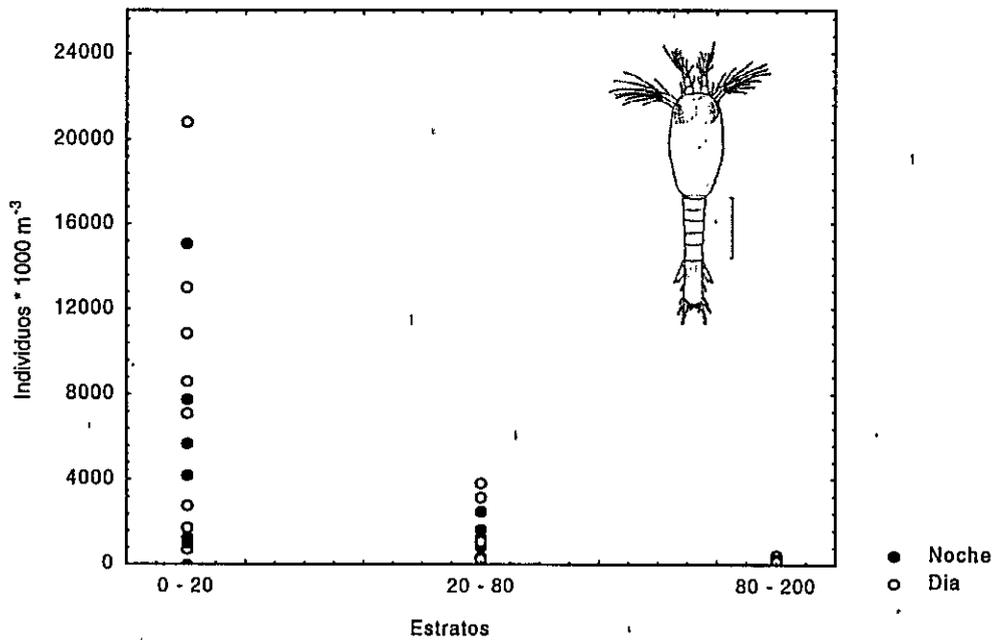


Figura 30: Abundancia de calypsis durante el crucero del 7 – 8 octubre de 1998.

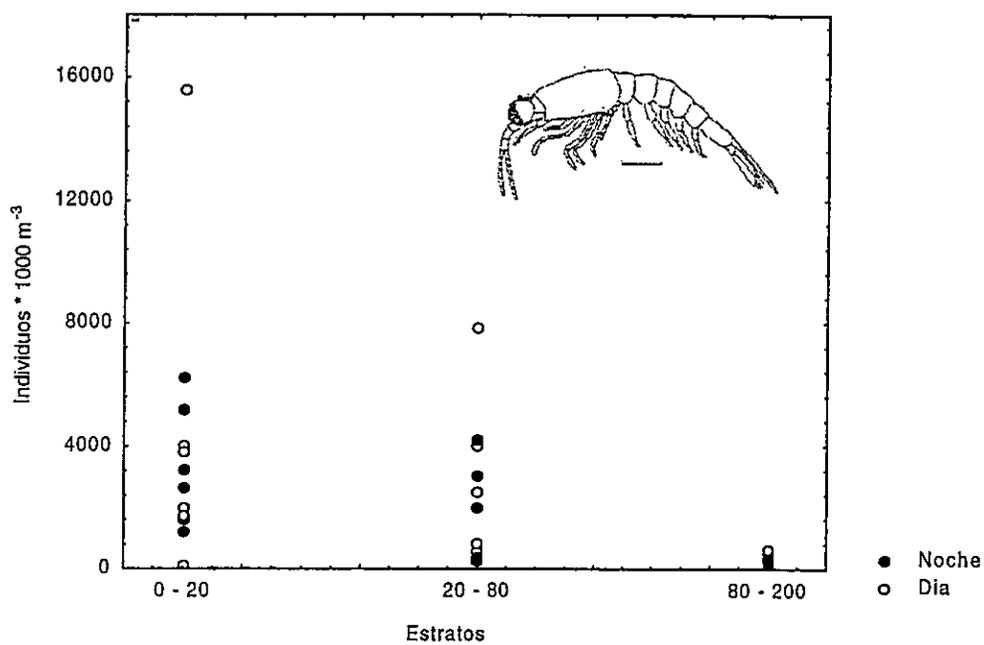


Figura 31: Abundancia de furcilias durante el crucero del 7 – 8 de octubre de 1998.

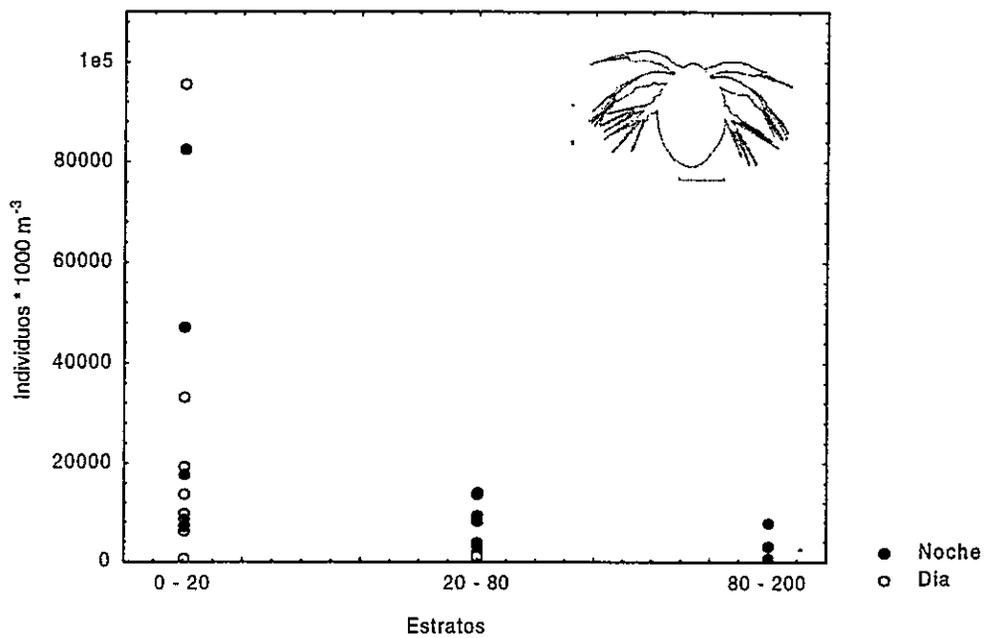


Figura 32: Abundancia de nauplios durante el crucero de enero de 1999.



Tabla 1: Análisis de Varianza de una vía que comparan las abundancias integradas (I) en el día y la noche para cada estado de desarrollo en los cruceros de octubre de 1998 (Prim98) y enero de 1999 (Ver99).

Crucero	Estado	GL <sub>T</sub>	CM <sub>T</sub>	GL <sub>E</sub>	CM <sub>E</sub>	F	P
Prim98	Nauplio	1	0,26	13	0,53	0,49	0,50
	Caliptopis	1	0,13	13	0,14	0,92	0,36
	Furcilia	1	0,03	13	0,15	0,20	0,66
Ver99	Huevo	1	0,31	11	0,31	0,98	0,34
	Nauplio	1	0,24	12	0,12	2,02	0,18
	Caliptopis	1	0,88	12	0,31	2,83	0,12
	Furcilia	1	0,39	12	0,29	1,34	0,27

Sólo en el crucero de verano 1999 se contabilizó los huevos de eufáusido. Aunque no hay certeza de que todos ellos correspondieron a *E. mucronata*, se supone que en gran porcentaje si lo fueron, dado el bajo número de adultos de otras especies del orden encontrados en el área de estudio. Las mayores abundancias de huevos se encontraron en el estrato 0 – 20 m. Tanto en el crucero de primavera 1998 como en el de verano 1999, fué evidente una mayor abundancia de nauplios en el estrato superficial (Fig. 29). Durante primavera de 1998, la abundancia de caliptopis fue mayor en el estrato 0 – 20 m (Fig. 30), mientras que en verano 1999 se observó una tendencia a la MVD. Esto es, durante la noche la mayor abundancia estuviera en el estrato 0 – 20 y durante el día en el estrato 20 – 80 (Fig. 33). Algo similar se observó para las furcillas (Fig. 34).

**(b) Profundidad Media Ponderada (PMP):** En el análisis de varianza efectuado con los datos de los cruceros de octubre 1998 y enero 1999, no se encontró efectos significativos ni de la hora del día ni de la condición de la surgencia (crucero de primavera = fase activa; crucero de verano = fase de relajación) sobre la PMP (Tabla 2).

En consecuencia, no se encontró evidencias de migración vertical en ningún estado de desarrollo, aunque si la hay respecto de una posible migración ontogenética en la que las furciliias permanecieron a mayores profundidades que los estados menos desarrollados. Nauplios y caliptopis presentaron PMP de 37 m y 39 m respectivamente, lo que las ubicó por debajo del límite inferior de los filamentos de surgencia, probablemente cerca del límite superior del estrato 20 – 80 m; las furciliias en tanto, presentaron una PMP de 51 m, lo que las ubica en el centro del segundo estrato, sin posibilidad de interacción con la circulación asociada a los filamentos de surgencia (Fig. 35).

Tabla 2: Análisis de varianza de tres vías para la Profundidad Media Ponderada de los estados larvales de *E. mucronata* en los cruceros de octubre de 1998 y enero de 1999.

Tratamiento	GL <sub>E</sub>	CM <sub>T</sub>	GL <sub>E</sub>	CM <sub>E</sub>	F	P
Estado de desarrollo	2	1279,02	74	322,27	3,85	0,03
Hora	1	422,24			1,27	0,26
Crucero	1	231,34			0,70	0,41
Estado-Hora	2	565,76			1,70	0,19
Estado-Crucero	2	32,02			0,10	0,91
Hora-Crucero	1	0,47			0,001	0,97
Interacción	2	544,22			1,64	0,20

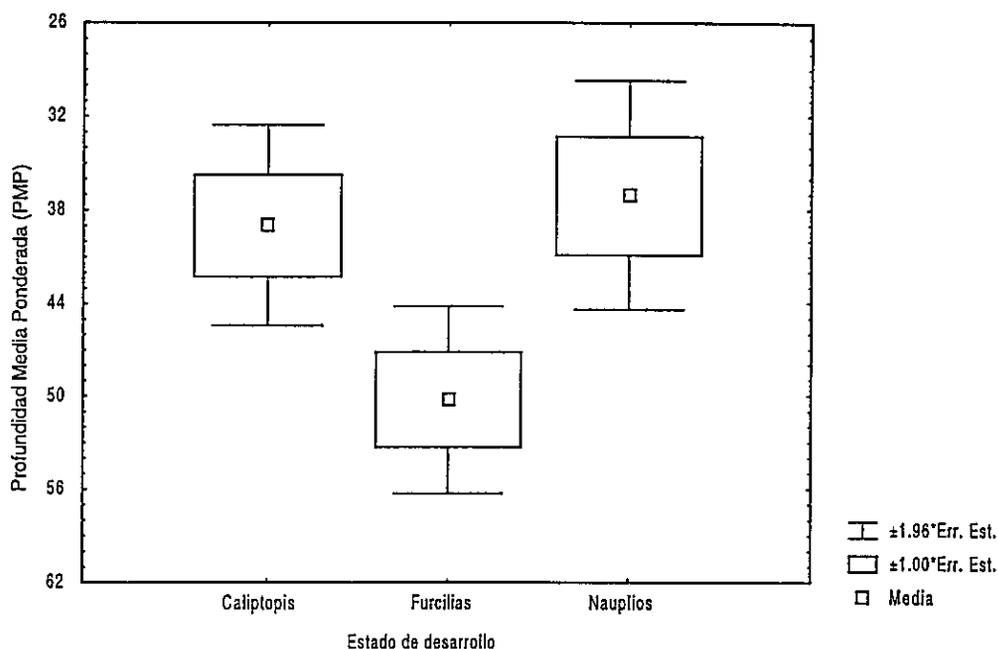


Figura 35: Profundidad Media Ponderada para cada estado larval de *E. mucronata* durante los cruceros de octubre 1998 y enero 1999.

Durante el muestreo realizado al interior de la Bahía Mejillones el día 8 de noviembre de 1999, la PMP promedio no presentó diferencias significativas entre estados de desarrollo (Tabla 3, Fig. 36). El promedio de las PMP estuvo en un rango que va desde 26 m a 40 m, mas estrecho y somero que el encontrado fuera de la Bahía. Esa PMP, implica que donde existió filamento, la mayoría de las larvas se ubicó en una profundidad limite entre el flujo del filamento costero y el flujo sur-oeste.

Tabla 3: Análisis de Varianza para las PMP larvales durante el crucero del 8 de noviembre de 1999.

Efecto	GL <sub>T</sub>	CM <sub>T</sub>	GL <sub>E</sub>	CM <sub>E</sub>	F	P
Estructura oceanográfica	3	141,34	19	138,58	1,02	0,41
Estado	4	268,85			1,94	0,15
Estructura-Estado	12	98,53			0,71	0,72

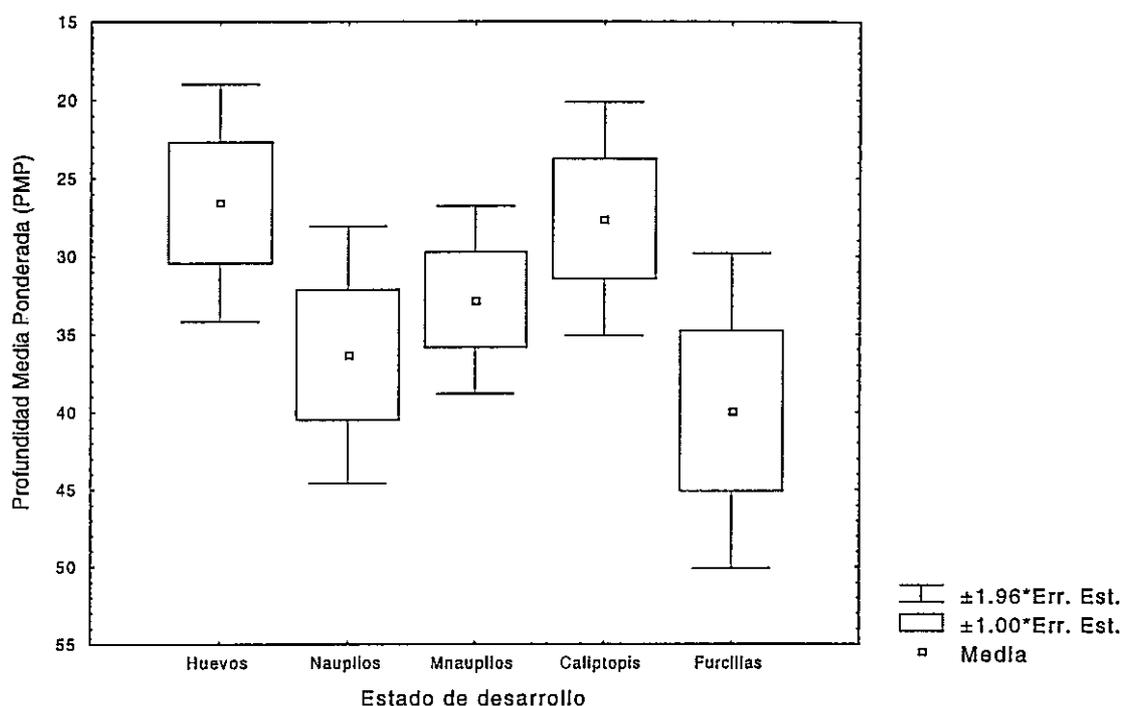


Figura 36: Profundidad Media Ponderada para cada estado larval de *E. mucronata* durante el crucero del 8 de noviembre de 1999.

### Abundancia de larvas respecto de las estructuras físicas de retención en el área de Bahía Mejillones.

De acuerdo a la caracterización hecha de las estructuras de retención en el área de Bahía Mejillones, la estación 1, al sur de la transecta biológica perpendicular al filamento costero, se ubicó en la sombra de surgencia (Fig. 10). La estación 2 se ubicó en el centro del filamento costero. La estación 3, se encontró en el frente térmico que limita el filamento costero, que a su vez se sobrepuso al margen del remolino ciclónico. La estación 4, se ubicó fuera del filamento y dentro del sector donde existe evidencia del remolino ciclónico detectado durante los días 4 – 5 de noviembre de 1999.

El análisis de varianza (Tabla 4) mostró que no hubo diferencias significativas en la abundancia larval entre los dos estratos muestreados (0 – 20 y 20 – 80 m). Tanto la ubicación de las estaciones como el estado de desarrollo larval, presentaron efectos significativos sobre la abundancia de larvas en las muestras. Las estaciones en el frente térmico y en el remolino, presentaron abundancias significativamente mayores que aquellas sobre el filamento y la sombra de surgencia (Fig. 37).

Tabla 4: Análisis de varianza de tres vías para la abundancia integrada de larvas por estrato en la transecta perpendicular al filamento costero que ingresa en Bahía Mejillones, 7 – 8 de noviembre de 1999.

Tratamiento	GL <sub>T</sub>	CM <sub>T</sub>	GL <sub>E</sub>	CM <sub>E</sub>	F	P
Estructura oceanográfica	3	6,22	40	0,32	19,18	<0,01
Estrato	1	0,74			2,27	0,14
Estado de desarrollo	4	5,00			15,39	<0,01
Estructura-Estrato	3	0,87			2,67	0,06
Estructura-Estado	12	2,07			6,37	<0,01
Estrato-Estado	4	0,68			2,08	0,10
Estructura-Estrato-Estado	12	0,21			0,65	0,79

La abundancia de huevos en toda el área de estudio fue mayor a la del resto de las larvas. No se encontró diferencias entre la abundancia de nauplios, metanauplios y caliptopis, las que sin embargo, fueron más abundantes que las furcillas (Fig. 38). Se encontró una interacción significativa entre las estaciones y el estado de desarrollo, lo que sugiere la existencia de una separación espacial de los distintos estados de desarrollo.

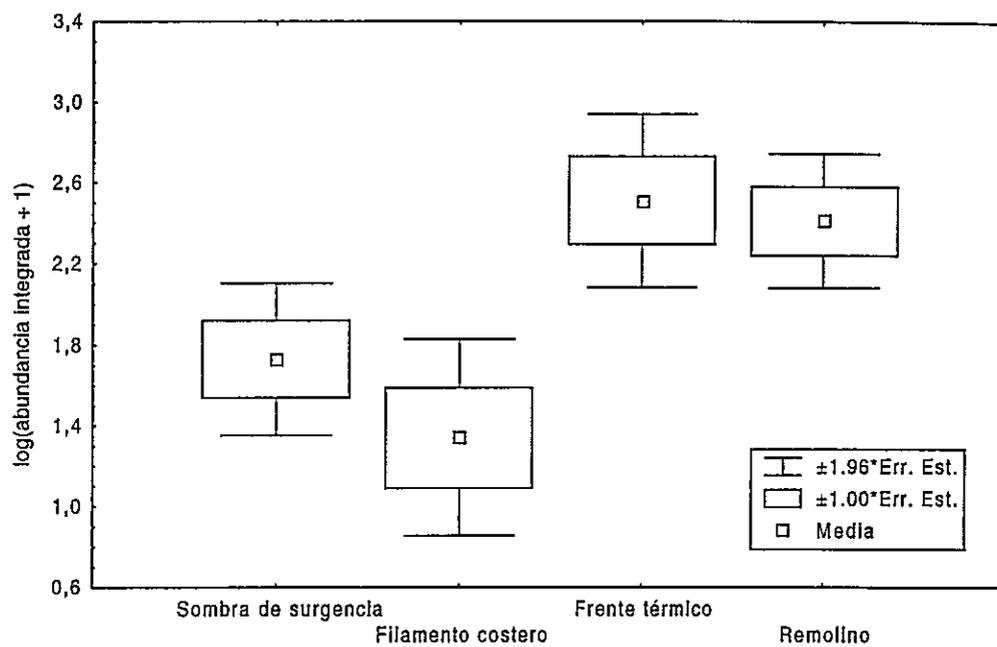


Figura 37: Abundancia integrada de larvas por estrato en cada una de las estaciones de la transecta perpendicular al filamento costero, 7 - 8 noviembre 1999.

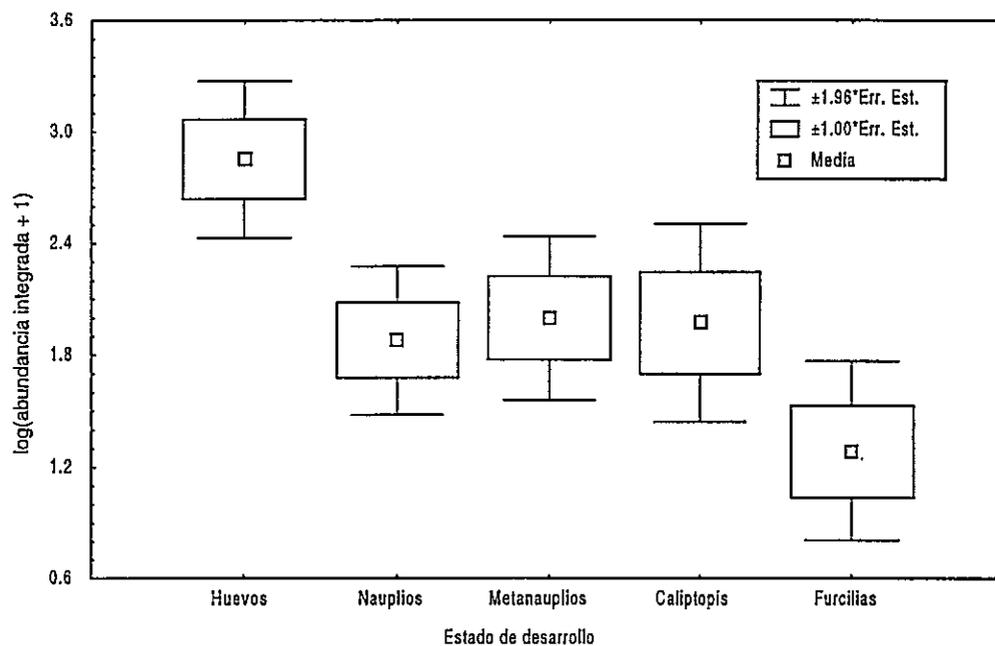


Figura 38: Abundancia integrada de cada estado larval en la transecta sobre el filamento costero, 7 - 8 noviembre 1999.

La abundancia de huevos fue relativamente homogénea sobre el filamento costero y sobre el área en que se habría encontrado el remolino ciclónico, pero fue significativamente menor sobre el área de la sombra de surgencia (Tukey,  $P = 0.03$ ) (Fig. 39). La abundancia de nauplios fue homogénea en todas las estaciones, mientras la de metanauplios fue menor sobre el filamento costero que en el resto de las estaciones (Tukey,  $P < 0.01$ ). La abundancia de caliptopis fue mayor sobre el remolino y sobre la sombra que sobre el filamento costero (Tukey,  $P < 0.01$ ). Finalmente, la abundancia de furciliias fue mayor sobre el remolino y frente que sobre el filamento y sombra de surgencia (Tukey,  $P < 0.01$ ).

La gráfica del índice de estado medio S para cada muestra ayuda a sintetizar la idea anterior (Fig. 40). Tanto para el estrato superficial como para el profundo, los huevos y estados menos desarrollados presentaron mayores abundancias asociadas a la posición geográfica del filamento costero. A medida que se avanza hacia fuera del filamento, se encontró abundancias mayores de larvas mas desarrolladas, furciliias en el remolino y caliptopis en la sombra de surgencia.

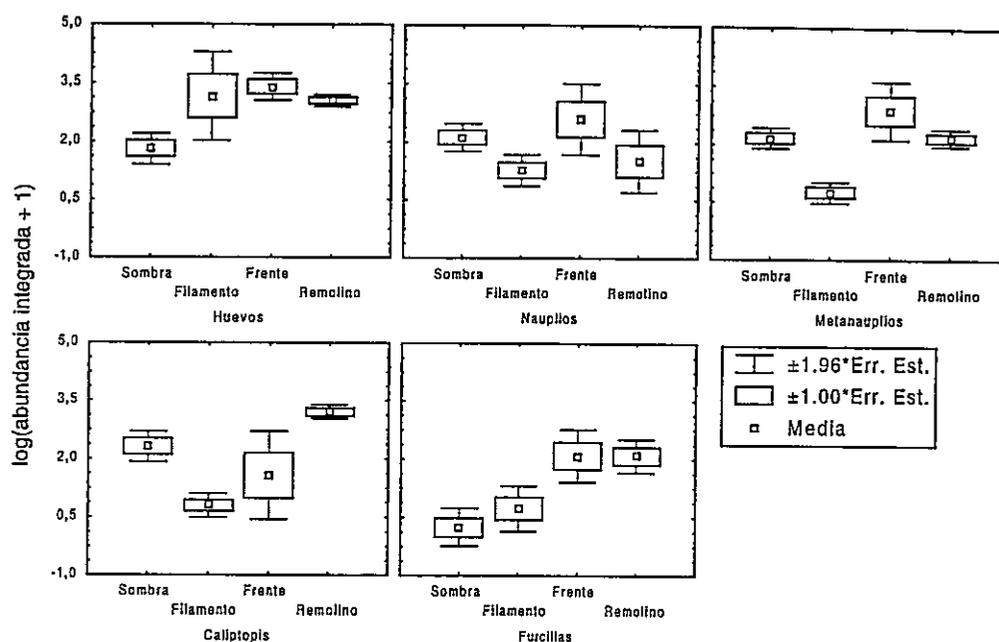


Figura 39: Abundancia integrada de cada estado larval en cada estación de la transecta perpendicular al filamento costero, 7 – 8 noviembre 1999.

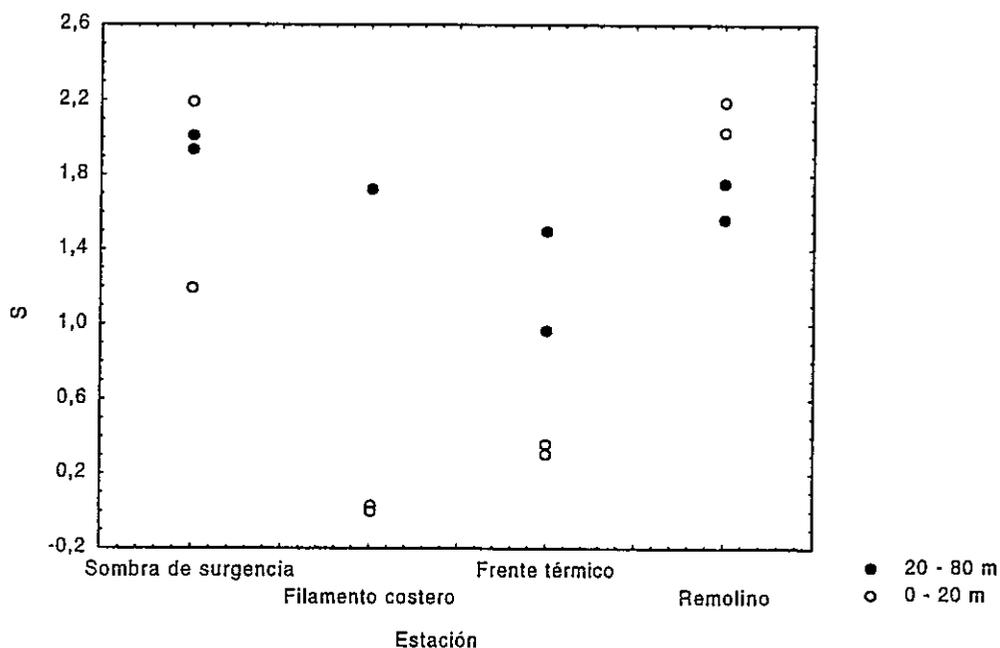


Figura 40: Índice de estado medio larval (S) en cada estación de la transecta perpendicular al filamento costero, 7 – 8 noviembre 1999.

La figura 41 confirma que en el estrato superficial los huevos y estadios más tempranos se asociaron a las aguas más frías del filamento costero. Sin embargo, en el estrato 20 – 80 m no hubo asociación a pesar de una variación de S comparable a la encontrada en el estrato 0 – 20 m. Lo anterior sugiere que además del ingreso del filamento costero superficial, otros procesos deben haber tenido influencia en la separación espacial de los estados de desarrollo en Bahía Mejillones, actuando principalmente bajo los 20 m.

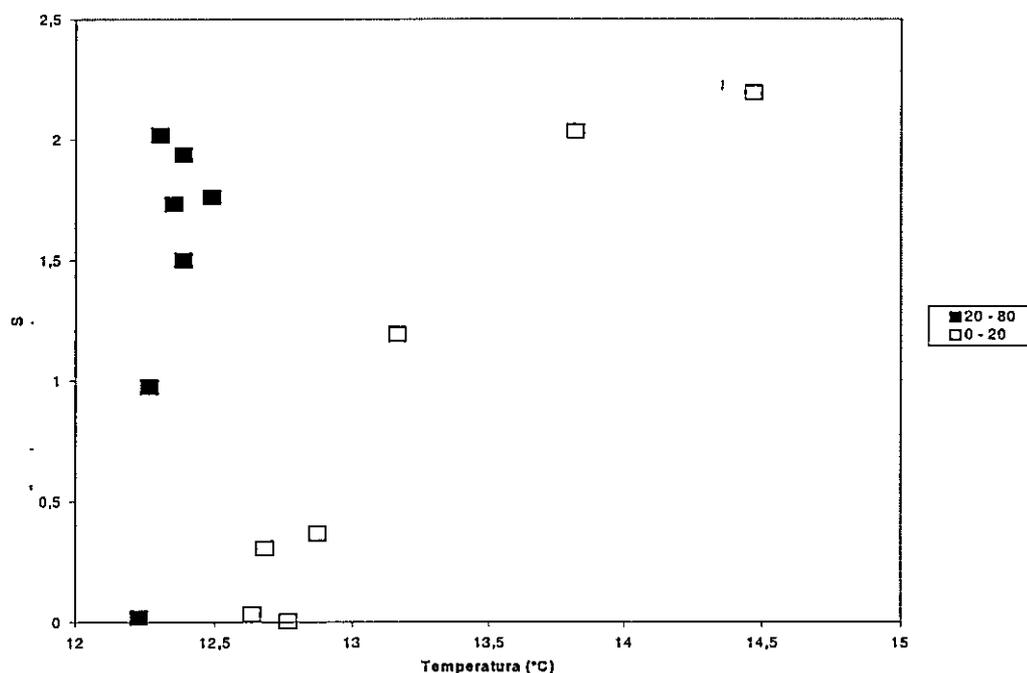


Figura 41: Temperatura a la profundidad media de cada estrato (10 m y 50 m) contra el índice S para las muestras tomadas el 8 de noviembre de 1999.

## DISCUSION

Los resultados de esta investigación confirman que la distribución de las larvas y huevos de *Euphausia mucronata* se restringe a los 80 primeros metros de la columna de agua. Esta distribución es relativamente superficial si se la compara con la descrita para otros miembros de la familia (Brinton, 1967; Mauchline & Fisher, 1969; Nordhausen, 1994), pero es coincidente con la descrita para eufáusidos que habitan zonas de surgencia costera, como *E. pacifica* en la corriente de California (Brinton, 1967) y *E. lucens* en la corriente de Benguela en Sudáfrica (Pillar et al, 1989).

Mauchline & Fisher (1969) describen un modelo de distribución vertical para los estados larvales de eufáusidos del océano abierto, llamado desarrollo ascendente. En él, los huevos luego de ser liberados al agua se hunden, eclosionan en profundidad (por lo general a más de 150 m) y durante el desarrollo de los nauplios y metanauplios ascienden de manera que las primeras calítopis capaces de alimentarse se encuentran en profundidades inferiores a los 50 m. Los resultados aquí obtenidos para *E. mucronata*, no se ajustan a este modelo y siguen la distribución predicha para especies costeras según la hipótesis planteada por Harrington & Thomas (1987). Dichos autores, proponen que estas especies costeras poseen huevos con un gran espacio perivitelino y bajas velocidades de hundimiento, lo que determinaría que luego del desove en superficie, el desarrollo de las larvas debiera ocurrir también en aguas superficiales. Es interesante destacar que este tipo de distribución vertical también ha sido descrita para *E. lucens* y *E. hanseni* asociadas a la surgencia costera en la Corriente de Benguela (Pillar, 1984;

Barange, 1990) y *E. pacífica* en la Corriente de California (Brinton, 1967). En esta investigación, hay evidencia clara de una profundización de los últimos estados de desarrollo (furchilias). Esto señala una migración ontogenética inversa a la planteada por Muchline & Fisher (1969), pero coincidente con la distribución descrita para *E. lucens* en la costa sureste de África y al esquema de migración ontogenética propuesto para calánidos en las zonas de surgencia costera de Oregon y California (Peterson, 1998). En las muestras obtenidas al interior de la Bahía Mejillones no se observó ningún individuo adulto, aunque su presencia ha sido descrita en el área del filamento oceánico (Olivares et al., 1999). Por tanto, es probable que el desove se produzca fuera de Bahía Mejillones, "aguas abajo" en el filamento costero, posiblemente cerca del foco desde donde se origina el filamento. Por la misma razón, no se puede saber la profundidad a la cual se produce la liberación de los huevos, aunque nuevamente la evidencia indica que no sería a profundidades mayores a 80 m, pues es difícil pensar en un mecanismo distinto al de surgencia que en el caso de un desove profundo los lleve a la superficie.

Aunque el aumento de la amplitud de las migraciones verticales en larvas de eufáusido es común (Mauchline & Fisher, 1969), en el presente estudio no se encontró evidencia significativa de migración vertical diaria en larvas de *E. mucronata*, lo que permite desestimar aquellos mecanismos que la invocan como medio de interacción con corrientes subsuperficiales de retorno a la costa (hipótesis H1). A pesar de ello, la migración ontogenética encontrada, podría constituir un medio por el cual elementos de la población larval puedan contrarrestar el transporte en la capa superficial de agua y cierren el ciclo de vida, como ha sido descrito recientemente para copépodos que habitan zonas de surgencia costera (Peterson, 1998).

Para que la migración vertical ontogenética de un organismo que habita en una zona de surgencia pueda ser un mecanismo efectivo de retención, debe probarse que la amplitud de la migración larval supera la profundidad a la cual debiera encontrarse un flujo compensatorio hacia la costa y que efectivamente el cambio de flujos produzca el efecto de retorno o permanencia en la zona de surgencia. Al respecto, Peterson (1998) señala que todos los autores que han trabajado sobre este problema de retención, han propuesto el mismo modelo básico. En ese modelo, el agua superficial se mueve costa afuera y el agua profunda hacia la costa, así que si el individuo realiza una migración vertical diaria y/u ontogenética puede permanecer en la zona de surgencia. Mas aún, como las corrientes superficiales se mueven hacia el ecuador y las profundas hacia el polo, los animales podrían no ser desplazados de su posición latitudinal. Sin embargo, la mayoría de los trabajos hacen descripciones que son exclusivamente cualitativas y no dan prueba que la retención efectivamente se produzca. *E. pacífica* en la Corriente de California no realiza migraciones verticales en ninguno de sus estados larvales (Brinton, 1967) y pese a que para *E. hanseni*, en el sector norte de la corriente de Benguela, se ha descrito migración en las furciliias más desarrolladas, la amplitud de la migración no ha sido comparada con la profundidad a la cual se produce la inversión de flujos costa-oceano (Barange, 1990). En la Corriente Sur de Benguela, se ha constatado que la amplitud de la migración de las últimas furciliias de *E. lucens* las puede llevar a profundidades en que pueden encontrar un flujo que las devuelva a la costa, pero no se ha cuantificado la deriva producto de los campos de circulación en esa zona (Pillar & Stuart, 1988; Pillar et al, 1989). Brockman (1979) es el único que ha usado un modelo numérico tridimensional para calcular el transporte efectivo de *E. kronii* en la costa nor-

oeste de Africa. Brockman usó un modelo forzado por viento para calcular la deriva de larvas en el periodo comprendido entre el estado caliptopis a postlarva, suponiendo que cada estado migra verticalmente en amplitudes que varían desde 10 m para caliptopis a 100 m en las postlarvas. El resultado fue que en 29 días la deriva fue de 100 km. hacia el Ecuador y fuera de la costa, quedando de manifiesto que la retención no es posible invocando la migración vertical diaria como mecanismo.

A diferencia de los modelos de surgencia costera descritos para otras localidades, la circulación frente a Pta. Angamos es dominada por un flujo hacia el Polo, desde la superficie hasta por lo menos 200 m. Sobre ese flujo polar y desde el foco de surgencia se desarrollan filamentos cuya dinámica está asociada a ciclos de viento con periodos de entre 3 y 8 días (Marín et al, 1993). Estos filamentos abarcan hasta los 20 m de profundidad y por lo general no alcanzan más allá de 30 km costa afuera. En el cálculo de las PMP, el punto medio entre el primer y segundo estrato es 30 m, cuando la PMP coincide con esa profundidad, la mitad de los individuos presentes en la columna de agua esta en el estrato 0 - 20 m y la otra mitad en el estrato 20 - 80 m. Desde esa perspectiva, los nauplios y caliptopis de los cruceros de primavera 1998, verano 1999 (ambos fuera de la bahía) y primavera de 1999 (Dentro de la bahía) se encontraron en el límite entre el primer y segundo estrato, donde las velocidades son las más bajas de la columna de agua. De esa forma se podría considerar que esas larvas, en condiciones de surgencia activa, serían retenidas por la interacción del filamento de surgencia con el flujo polar. Fuera de la Bahía, aquellas larvas que no se hallen en el área cubierta por el filamento serán arrastradas hacia el sur, del mismo modo que lo harán todas las larvas en condiciones de relajación de la surgencia. Una premisa básica al establecer los objetivos

de la tesis, fue la necesidad de explicar la presencia de larvas cerca de la costa bajo la acción del transporte costa afuera debido a la surgencia costera. La evidencia muestra que la deriva principal de las larvas se produce en sentido norte sur y no perpendicular a la costa. Debido al flujo polar, la deriva de las poblaciones se produciría hacia el sur y el transporte producido por la surgencia podría constituir un proceso que tiende a disminuir esa deriva, a lo menos en el área afectada por los filamentos de surgencia.

A medida que avanza el estado de desarrollo de una larva, aumenta también el tiempo que esa larva ha estado a la deriva, siendo su posición el resultado de la acumulación histórica de eventos de interacción con la circulación. Por ello, es posible que la distribución de huevos observada durante un crucero sea resultado de los procesos más recientes de transporte, mientras la distribución de furciliias sea el resultado de una serie de varios procesos que se suman sobre un tiempo más largo, los que en definitiva debieran ser responsables de la retención de la población de larvas en la zona.

No existen estimaciones publicadas de la tasa de crecimiento ni la duración de los estados larvales para *E. mucronata*, pero en la literatura se puede encontrar tasas de crecimiento para larvas de otros eufausidos que van desde 0.1 a 0.3 mm/día (Gómez, 1995). Con esas tasas, para alcanzar 1 mm de longitud aproximada de los nauplios (Melo & Antezana, 1980) son necesarios entre 3 y 10 días, de manera que es probable que los huevos observados no hallan estado en promedio más de 5 días en el agua. Desde ese punto de vista, la distribución de huevos debiera asociarse a las estructuras generadas por procesos ocurridos en esa escala de tiempo, en este caso específico, al filamento de surgencia. Lo anterior es corroborado por tres hechos: (1) la alta proporción de huevos en la estación 2 (superior al 90%); (2) como la PMP promedio en la estación 2

es inferior a 30 m (Fig. 42), la mayor parte de esos huevos tienen que haber estado sujetos a la circulación correspondiente al filamento; (3) en el lapso de 1 – 2 días de viento favorable a la surgencia, considerando las velocidades registradas en el filamento (2 cm/s), una partícula podría haber sido arrastrada mas allá de los 10 km que separan el foco de surgencia de la estación 2 y la misma zona debe haber quedado limpia de cualquier partícula presente al momento de iniciarse la fase activa de la surgencia. El transporte visualizado de esa forma, es consistente con el hecho que la abundancia de larvas en esa estación es la más baja medida en ese crucero. Aparentemente, cualquier partícula que se halla encontrado en el área cubierta por el filamento debería haber sido transportada en los filamentos durante la fase activa de surgencia y en su mayoría dispersados en el extremo del mismo por la mezcla tanto con el cuerpo de agua más cálido que se mueve hacia el sur-este, como con el extremo este de la sombra de surgencia (Graham & Largier, 1997).

La sombra de surgencia presenta un número similar de huevos, nauplios, metanauplios y caliptopis, pero muy pocas furciliias. Esto significa que esta estructura recibe un flujo permanente de huevos, los que probablemente ingresen al mezclarse el agua del filamento con la sombra en el extremo este de la bahía, como sucede en Bahía Monterey, California (Graham & Largier, 1997). La presencia de larvas más desarrolladas podría deberse a tiempos de residencia prolongados del agua en la Bahía o bien al ingreso de larvas en superficie cuando la surgencia entra en fase de relajación. La PMP inferior a 30 m que presentan las larvas puede contribuir a la retención, evitando interacciones con la circulación subsuperficial que las barrería fuera de la Bahía. Sin embargo, la observación de series de imágenes satelitales indica que la sombra colapsa

en forma periódica, ya sea por eventos fuertes de surgencia o por relajaciones prolongadas del mismo proceso, siendo su persistencia no mayor a 10 días. Esto explicaría la escasez de furciliias y la baja abundancia de larvas, a la vez que hace más probable que las larvas encontradas en esa estructura sean llevadas hasta ella por el reflujó en la fase de relajación de la surgencia.

Una de las estructuras en las que teóricamente debieran ser retenidas las larvas, son los frentes térmicos laterales del filamento. Aunque no fue posible obtener una muestra justo sobre el frente de la sombra, la estación sobre el otro frente lateral es una de las que tiene mayor abundancia de larvas en la bahía, lo que señala su importancia como estructura de acumulación en la Bahía Mejillones. Pese a que la abundancia de caliptopis es significativamente inferior a la de huevos, las abundancias de los otros estados (incluyendo a las furciliias) no difieren entre si, indicando que las larvas acumuladas en los frentes laterales podrían permanecer ahí retenidas hasta alcanzar los últimos estados de desarrollo, no obstante los movimientos periódicos de esa estructura de acuerdo a la fase en que se encuentre el ciclo de surgencia. Sin embargo, en esa estación tanto como en la ubicada en el remolino, la profundidad media de las larvas se encuentra por debajo del límite inferior de los frentes (Fig. 42). Ello implica que la acumulación de larvas se produce principalmente bajo los 20 m, y que los procesos que determinan esa acumulación no estén relacionados a las estructuras superficiales derivadas del proceso de surgencia (Fig. 43), sino más probablemente el remolino ciclónico al interior de la Bahía Mejillones.

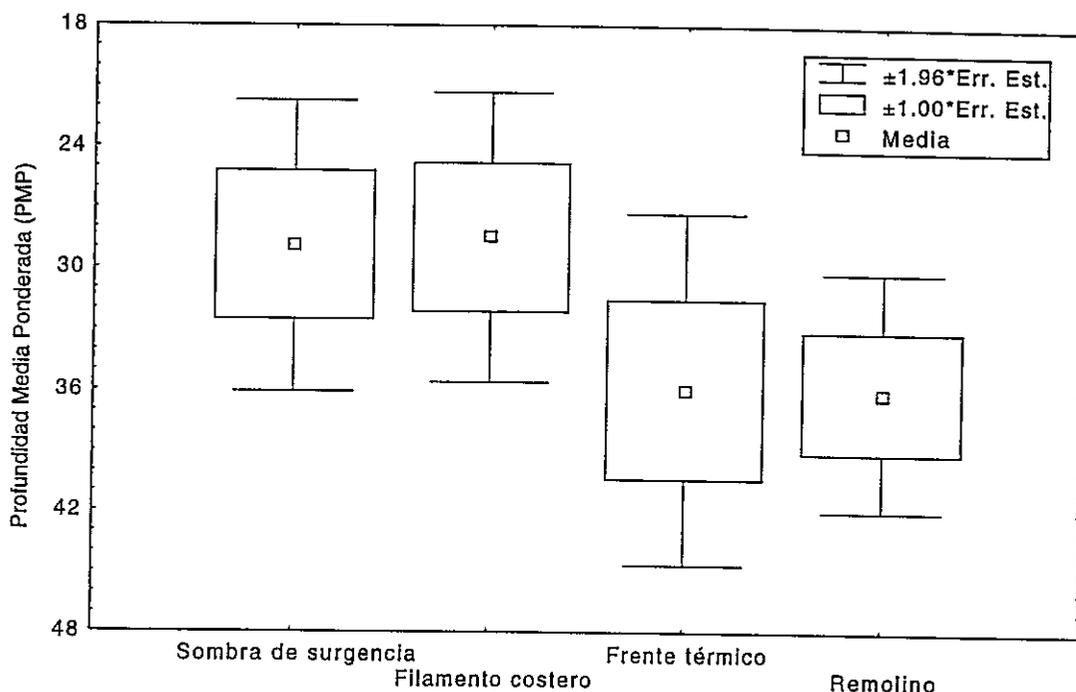


Figura 42: Profundidad Media Ponderada de las larvas en cada una de las estaciones del crucero del 8 de noviembre de 1999.

La estación que se encontró en la parte exterior del frente lateral del filamento y bajo la influencia reciente del remolino ciclónico (encontrado el día anterior a la toma de las muestras), presentó una abundancia total de larvas que no difirió de la encontrada sobre el frente, indicando su importancia en la acumulación de las mismas. La alta abundancia de furciliias, la mayor abundancia de caliptopis respecto de la estación ubicada sobre el frente lateral y una tendencia consistente a presentar menor abundancia de huevos, nauplios y metanauplios que la estación en el frente, indica que las larvas habrían estado más tiempo a la deriva y por la misma razón también indica su importancia en la retención.

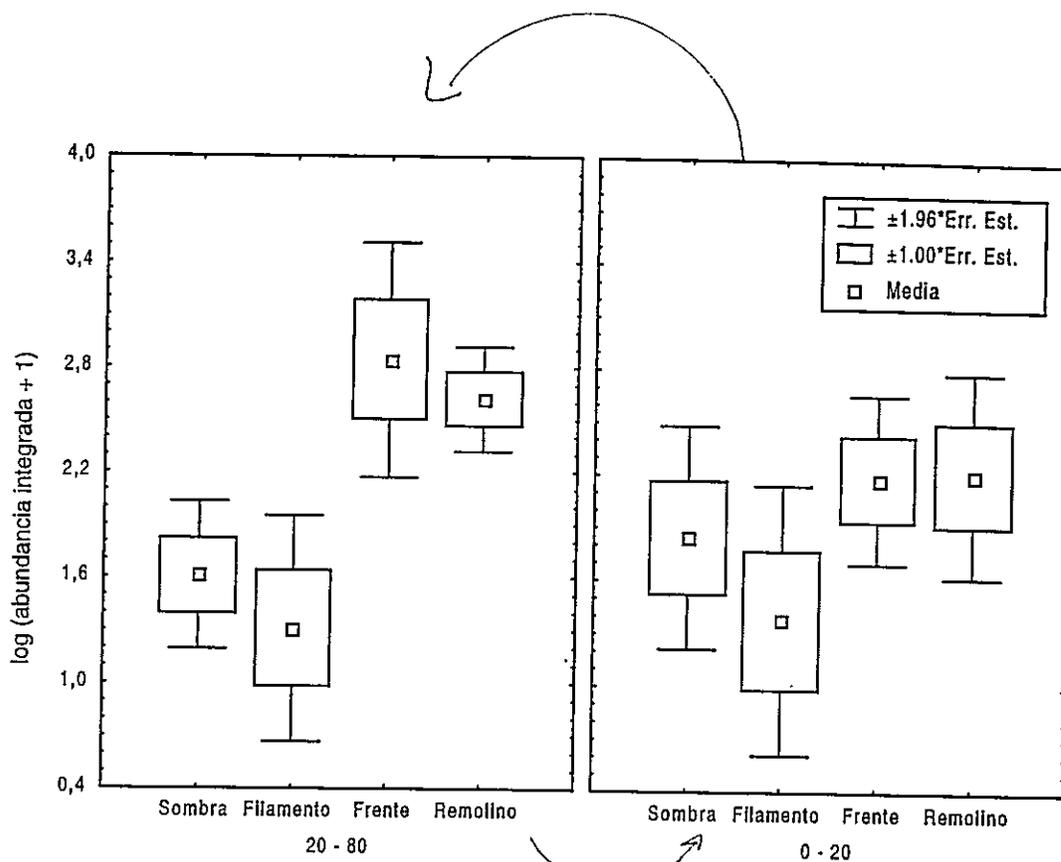


Figura 43: Abundancia integrada de todos los estados larvales agrupados en cada estrato y en cada una de las estructuras de la transecta biológica perpendicular al filamento costero observado el 8 de noviembre de 1999.

### Modelo explicativo de la distribución larval encontrada en Bahía Mejillones el 8 de noviembre de 1999.

Es claro que el modelo tradicional propuesto por Peterson (1998) no se aplica en esta zona. Tal como lo predecía ese modelo, Pillar et al. (1989) encontraron huevos y nauplios de *E. lucens* concentrados en la zona frontal, a las furciliias y caliotopis cerca de la costa (bajo el área cubierta por el filamento) y concentraciones larvales muy bajas en el agua exterior a la pluma de surgencia. La distribución de *E. mucronata* en Bahía Mejillones tiene un análogo más cercano con lo descrito para *E. hanseni* en la corriente del Norte de Benguela (Barange, 1990), donde el aumento en la abundancia de caliotopis y furciliias, a diferencia de huevos y nauplios, está asociado a una intrusión de agua

cálida desde el norte, que se opone en su movimiento al transporte derivado del proceso de surgencia costera local.

Como fue expuesto en la metodología, es probable que el desove se produzca cerca del foco frente a Pta Angamos, a una profundidad no superior a 80 m (Fig. 44 a). La velocidad en el filamento que ingresó a la Bahía es suficiente para transportar los huevos desde el foco al interior de la Bahía en poco más de un día transcurrido desde el cambio a viento favorable a surgencia (6 de noviembre). Bajo un escenario similar, es probable que larvas arrastradas en el filamento durante el evento anterior (3 de noviembre) hallan terminado mezclándose con el agua perteneciente al flujo polar y con el extremo este de la sombra de surgencia (Fig. 44 b). Los nauplios encontrados en el área debieron estar en el agua por lo menos durante 4 días, por ello, su presencia corresponde al arrastre del refluo durante la relajación del evento inmediatamente anterior (los días 5-6 de noviembre). Como en el evento anterior los huevos arrastrados en el filamento costero se mezclaron en la costa este de la bahía, durante el refluo de la relajación es probable que ingresaran en la sombra de surgencia, ya sea como huevos o como nauplios (Fig. 44 c).

Los frentes del filamento pese a tener variaciones espaciales marcadas asociadas al estado de la surgencia, se mantuvieron desde el 4 al 8 de noviembre. En ellos se deberían haber acumulado larvas arrastradas desde el foco por el filamento y desde el norte por los reflujos correspondientes a la relajación, lo que explicaría la presencia de estados avanzados. Sin embargo, la profundización de caliptopis y fundamentalmente furciliias, determina que la mayoría de esas larvas no interactúe con el régimen de corriente superficial sino con el flujo polar. La evidencia física indica que la entrada del

flujo polar en la Bahía puede formar una estructura de circulación ciclónica cerrada desde la superficie a más de 100 m de profundidad, que aunque es altamente variable en tiempo y espacio, podría atrapar larvas transportadas por el filamento costero que se profundizan al alcanzar los estados más desarrollados (Fig. 45).

La corta duración de los eventos de surgencia, puede colaborar a que pese a la mezcla y dispersión de larvas, una porción de ellas se mantenga derivando hacia el norte durante las fases activas y hacia el sur durante las de relajación, lo que explicaría la presencia de caliptopis en la sombra de surgencia. Tal fenómeno sólo sería posible hasta que las larvas alcanzan las últimas mudas del estado caliptopis, dado que las furcillas, por exhibir una mayor PMP, estarían sujetas permanentemente al régimen de circulación polar.

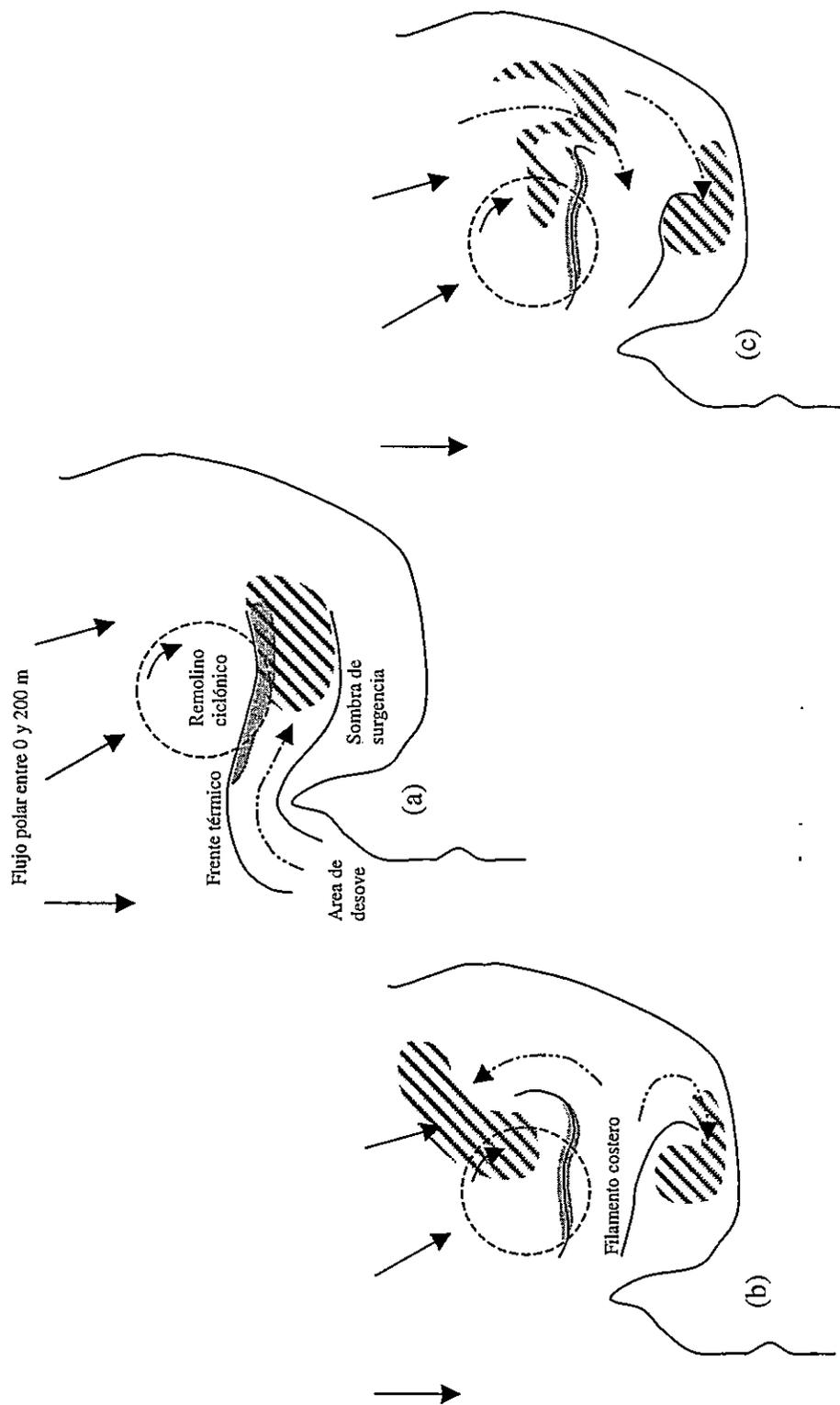


Figura 44: Modelo conceptual de retención larval en Bahía Mejillones. (a) Distribución de los huevos de eufausido al segundo día de deriva en condiciones de surgencia activa. (b) Mezcla de larvas transportadas hacia la costa este de la Bahía por el filamento de surgencia activa. (c) Reflujo de larvas hacia la Bahía en condiciones de relajación de la surgencia. En achurado se indica la posición de las larvas, las flechas continuas indican el flujo polar y las entrecortadas el flujo superficial derivado del proceso de surgencia y relajación.

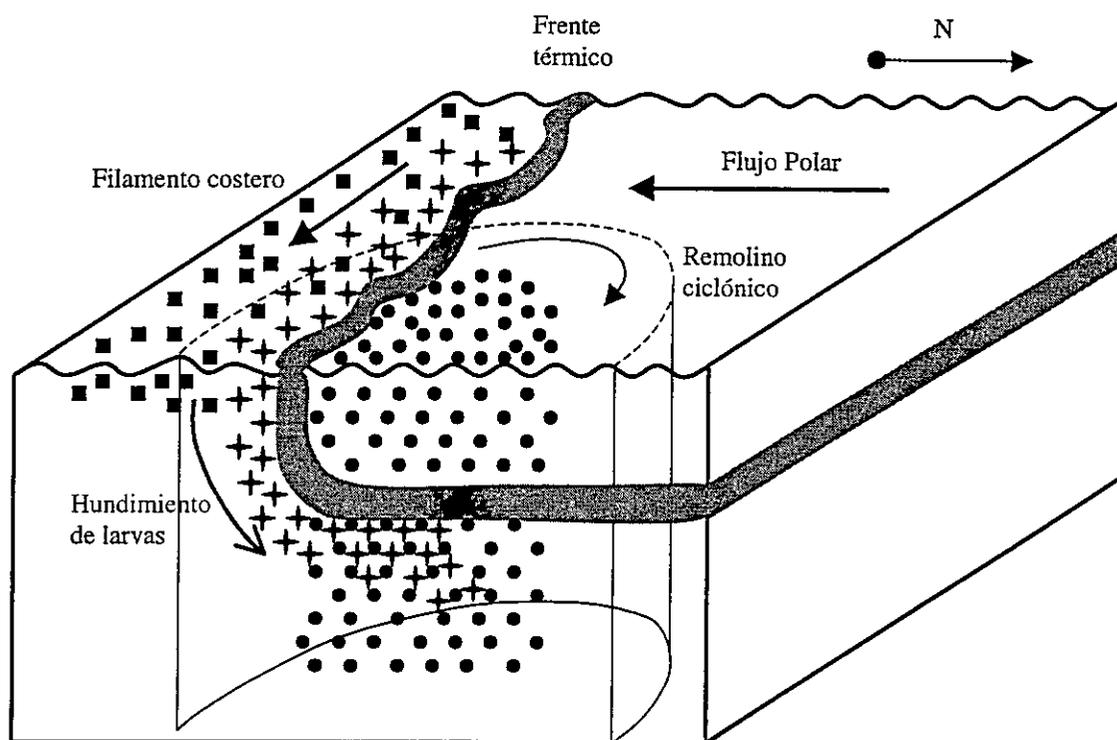


Figura 45: Esquema de la de las estructuras de retención y distribución ideal de larvas según el modelo conceptual propuesto. Los cuadrados señalan la posición de huevos y nauplios, las estrellas señalan la posición de las calíptopis y los círculos la de las furciliias.

Se ha descrito un mecanismo mediante el cual podrían haber sido acumuladas al interior de bahía Mejillones larvas generadas por una población desovante en el área del foco de surgencia (Fig. 44). Sin embargo, la evidencia indica que los huevos y larvas más tempranas lograrían permanecer en el área gracias a que los filamentos de surgencia serían un agente que contrarresta el transporte derivado del flujo polar dominante. Visto de ese modo, para los primeros estados de desarrollo el fenómeno de surgencia

representa un proceso que determina su retención en el área cercana al desove y no la fuente de dispersión como tradicionalmente se lo ha visto. Aunque Pillar et al (1989) argumentan que la migración vertical de caliptopis y furcillas permite que esas larvas alcancen flujos distintos a los encontrados en superficie, plantean que la existencia de una población de *E. lucens* asociada al sistema de surgencia del sur de Benguela está sustentada en un sistema de circulación cerrada a lo largo de la costa entre Agulhas Bank y St. Helena Bay. Lo anterior es coincidente con los resultados de esta tesis en el sentido que la posibilidad que las últimas larvas de *E. mucronata* terminen su desarrollo en el área de bahía Mejillones está determinada por la existencia de estructuras de circulación cerrada (el remolino ciclónico). Aún más, estos resultados parecen apoyar la tesis de que el mecanismo de migración vertical diaria no puede explicar la existencia de poblaciones asociadas a zonas de surgencia costera (Peterson, 1998). Retomando las preguntas hechas por Sinclair (1988), estos resultados apoyan sus planteamientos en el sentido que la presencia de una población es explicada por la existencia de patrones de circulación cerrada que permitan completar el ciclo de vida de un organismo.

Se debe tener en cuenta que las estructuras responsables de la retención larval de *E. mucronata* no son en modo alguno estáticas y, aunque se observan asociaciones a forzantes tales como el viento, la topografía y circulación a mesoescala, la manera en que son generadas y controladas en su dinámica es en gran medida desconocida. La elucidación de las interrogantes respecto de esas dinámicas debiera ser abordada mediante la modelación numérica de la circulación.

Por otro lado, se desconoce qué proporción de larvas producidas puede ser retenida por esas estructuras, problema que debiera considerar el acoplamiento de un

modelo biológico poblacional al modelo físico de circulación. Tampoco se sabe cuanto de las larvas observadas en esas estructuras fueron efectivamente originadas en la población local, así como tampoco se sabe cuanto de la población adulta es residente, lo que involucra necesariamente escalas de trabajo mayores a la utilizada en esta tesis. En ese sentido, es especialmente importante evaluar la influencia de otros centros de surgencia cercanos como vías de inmigración y emigración, así como la interacción de los mismos con la circulación en el área de la Bahía.

## CONCLUSIONES

Los antecedentes recopilados en esta tesis permiten rechazar H1. Las larvas de *Eupahusia mucronata* no presentan migración vertical diaria. En general, para todos los estados de desarrollo, la PMP los ubica en la zona limítrofe entre la capa de Ekman y el flujo polar que domina la circulación, donde se registran las menores velocidades de la columna de agua en condiciones de surgencia activa. Se comprobó que los huevos y primeros estados de desarrollo pueden ser transportados en el filamento costero hacia la Bahía Mejillones.

Se constató la formación de las dos estructuras enunciadas en H2 como potenciales zonas de retención larval, esto es, la formación de frentes térmicos que limitan el filamento costero y la formación de un remolino ciclónico al interior de la Bahía. Ambas estructuras parecen asociadas en forma consistente al área de Bahía Mejillones, aunque dentro de ella presentan alta variabilidad en tiempo y espacio.

Tanto en el cuerpo de agua influenciado por el remolino ciclónico como en el frente que separa las aguas del filamento costero de las cálidas al norte del mismo se produce una acumulación de larvas. Basado en el estado de desarrollo de las larvas encontradas en esas estructuras, es probable que ellas puedan retener larvas hasta que completen su desarrollo o acumular larvas a la deriva de manera que terminen su desarrollo al interior de bahía Mejillones. Lo anterior evidencia la potencialidad de esas estructuras para contrarrestar la expatriación de larvas desde una población de origen que ocupe el área adyacente a Pta. Angamos.

## BIBLIOGRAFIA

- Antezana, T. (1970) Eufausidos de la costa de Chile y su rol en la economía del mar. *Revista de Biología Marina, Valparaíso* 14: 19-27.
- Antezana, T. (1978) Distribution of the euphausiids in the Chile-Peru current with particular reference to the endemic *Euphausia mucronata* and the oxygen minimum layer. Ph.D. thesis dissertation. University of California, USA. 466 pp.
- Antezana, T. (1981) Zoogeography of euphausiids of the South Eastern Pacific Ocean. *Revista de Biología Marina, Valparaíso* 17: 5-23.
- Bakun, A. (1996) Patterns in the Ocean, ocean processes and marine population dynamics. California Sea Grant College System, NOAA in cooperation with Centro de Investigaciones del Noroeste, La Paz, México. 323 pp.
- Barange M. (1990) vertical migration and habitat partitioning of six euphausiid species in the northern Benguela upwelling system. *Journal of Plankton Research* 12: 1223-1237.
- Barange M. & V. Stuart (1991) Distribution patterns, abundance and population dynamics of the euphausiids *Nyctiphanes capensis* and *Euphausia hanseni* in the northern Benguela upwelling system. *Marine Biology* 109: 93-101.
- Barnes, R. (1984) Zoología de los invertebrados. Nueva Editorial Interamericana, México D.F., México. 1157 pp.
- Boltovskoy, D. (1981) Atlas del Zooplancton Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. Publicación especial del INIDEP, Mar del Plata, Argentina. 936 pp.
- Botsford, L., C. Moloney, J. Largier & A. Hastings (1998) Metapopulation dynamics of meroplanktonic invertebrates: the Dungeness crab (*Cancer magister*) as an example. In *Proceedings of the North Pacific Symposium on Invertebrate Stock Assessment and Management*. Ed. G. Jamieson and A. Campbell. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat.Sci. 124 pp. 295-306.
- Boucher, J. (1984) Localization of zooplankton population in the Ligurian marine front: role of ontogenetic migration. *Deep-Sea Research* 31: 469-484.

- Brinton, E. (1962) The distribution of pacific euphausiids. *Bulletin of Scripps Institution of Oceanography* 8: 51-270.
- Brinton, E. (1967) Vertical migration and avoidance capability of euphausiids in the California Current. *Limnology and Oceanography* 12: 451-483.
- Brockman, C. (1979) A numerical upwelling model and its application to a biological problem. *Meeresforschung* 27: 137-146.
- Chávez, F., R. Barber, P. Kosro, A. Huyer, S. Ramp, T. Stanton & B. Rojas de Mendiola (1991) Horizontal transport and the distribution of nutrients in the coastal transition zone off northern California: effects of primary production, phytoplankton biomass and species composition. *Journal of Geophysical Research* 96: 14833-14848.
- Ebert, T. & M. Russell (1988) Latitudinal variation in size structure of the west coast purple sea urchin: A correlation with headlands. *Limnology and Oceanography* 33: 286-294.
- Fernández, D. & R. Escribano (1988) Distribución espacial de eufausidos en la península de Mejillones en condiciones de surgencia y durante el niño 1997/98. *Resúmenes XVIII Congreso de Ciencias del Mar, Iquique, Chile*.
- Fonseca, T. (1989) An overview of the Polar Udercurrent and upwelling along the chilean coast. In: *Poleward Flows Along Eastern Ocean Boundaries*, S. J. Neshyba, C.N.K Mooers, R.L. Smith & R.T. Barber, eds. Springer Verlag, New York, pp. 203-228.
- Garrison, T. (1993) *Oceanography. An Invitation to Marine Science*. Wadsworth Publishing Company, Belmont California USA. 550 pp.
- Gómez, J. (1995) Distribution patterns abundance and population dynamics of the euphausiids *Nyctiphanes simplex* and *Euphausia eximia* off the west coast of Baja California, Mexico. *Marine Ecology Progress Series* 119: 63-76.
- Gonzalez, A. & V. Marín (1998) Distribution and life cycle of *Calanus chilensis* and *Centropages brachiatus* (Copepoda) in Chilean coastal waters: a GIS approach. *Marine Ecology Progress Series* 165: 109-117.
- Graham, W., J. Field & D. Potts (1992) Persistent "upwelling shadows" and their influence on zooplankton distributions. *Marine Biology* 114: 561-570.
- Graham, W. & J. Largier (1997) Upwelling shadows as a nearshore retention sites: the example of northern Monterey Bay. *Continental Shelf Research* 17: 509-532.

- Harrington, S. & P. Thomas (1987) Observations on spawning by *Euphausia crystallorophias* from waters adjacent to Enderby Land (East Antarctica) and speculations on the early ontogenetic ecology of neritic euphausiids. *Polar Biology* 7: 93-95.
- Hormazabal, S. (1995) Características de la circulación oceánica y costera frente a Coquimbo, Chile (30°S). M.S. Tesis de oceanógrafo, Universidad Católica de Valparaíso, Chile.
- Huntley, M. & C. Boyd (1984) Food-limited growth of marine zooplankton. *The American Naturalist* 124: 455-478.
- Kaartvedt, S (1993) Drifting and resident plankton. *Bulletin of Marine Science* 53(1): 154-159.
- Knauss, J. (1978) *Introduction to Physical Oceanography*. Prentice Hall Inc. N.J. USA. 338 pp.
- Kosro, P. & A. Huyer (1986) CTD and velocity surveys of seaward jets off northern California, July 1981 and 1982. *Journal of Geophysical Research* 91: 7680-7690.
- Landry, M., V. Fagerness & W. Peterson (1991) Ontogenetic patterns in the distribution of *Pseudocalanus* spp. During upwelling off the coast of Washington, USA. *Bulletin of Plankton Society of Japan, Special Volume*: 451-466.
- Lobel, P. & A. Robinson (1986) Transport and entrapment of fish larvae by ocean mesoscale eddies and currents in Hawaiian waters. *Deep-Sea Research* 33: 483-500.
- Mackas, D., L. Washburn & S. Smith (1991) Zooplankton community pattern associated with a California Current cold filament. *Journal of Geophysical Research* 96: 14781-14797.
- Makarov, R. (1981) Larval Development of the Antarctic Euphausiids. *BIOMASS Handbook* 3
- Mann, K. & J. Lazier (1991) *Dynamics of Marine Ecosystems, Biological-Physical Interactions in the Oceans*. Blackwell Scientific Publications, Boston EU. 446 pp.
- Marín, V. (1987) A simple-biology, stage-structured population model of the spring dynamics of *Calanus chilensis* at Mejillones Bay, Chile. *Ecological Modelling* 105: 65-82.

- Marín, V., L. Rodríguez, L. Vallejo, J. Fuenteseca & E. Oyarce (1993) Efectos de la surgencia costera sobre la productividad primaria primaveral de Bahía Mejillones del Sur (Antofagasta, Chile). *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 479-491.
- Marín, V. & G. Olivares (1999) Estacionalidad de la productividad primaria en Bahía Mejillones del Sur: una aproximación proceso-funcional. *Revista Chilena de Historia Natural* (aceptado).
- Marín, V., G. Olivares & R. Escribano (1999) Estructura física del campo cercano de un foco de surgencia: Punta Angamos (Bahía Mejillones del Sur). *Resúmenes XIX Congreso de Ciencias del Mar - Chile*.
- Marín, V., R. Escribano, L. Delgado, G. Olivares & P. Hidalgo (2000) Upwelling in a coastal site off the northern Humboldt Current System: spatial structure and biological consequences. En *viado a Continental Shelf Research*.
- Mauchline, J. & L. Fisher (1969) The biology of euphausiids. *Advances in Marine Biology* 7: 1-454.
- Melendez, R. (1984) Alimentación de *Merluccius gayi* (Guichenot) frente a Chile central (36° 05' - 36° 50' S) *Boletín del Museo de Historia Natural Chile*. 40: 97-133.
- Melo, C. & T. Antezana (1980) Allometric larval relations of *Euphausia mucronata* Sars 1885. *Revista de Biología Marina* 17: 135-148.
- Moffat, C. & D. Figueroa (2000) Influencia de la topografía en la inducción de surgencia costera a lo largo de la costa chilena. *Resúmenes XX Congreso Ciencias del Mar, Concepción, Chile*, p. 150.
- Moraga, J., A. Valle-Levinson, J. Olivares, W. Argandoña y J. Blanco (1999) Circulación dipolar en Bahía Guanaqueros, IV Región, Chile. *Resúmenes XIX Congreso de Ciencias del Mar - Chile*, p. 146.
- Morales, C., J. Blanco, M. Braun, H. Reyes & N. Silva (1996) Chlorophyll-a distribution and associated oceanographic conditions in the upwelling region off northern Chile during the winter and spring 1993. *Deep-Sea Research* 43: 267-289.
- Navea, E. & O. Miranda (1980) Ciclo anual de las condiciones oceanográficas en Mejillones del Sur (Chile). *Revista de Biología Marina, Valparaíso* 17: 97-133.
- Nordhausen, W. (1994) distribution and diel vertical migration of the euphausiid *Thysanoessa macrura* in Gerlache Strait, Antarctica. *Polar Biology* 14: 219-229.

- Olivares, G., V. Marín & R. Escribano (1999) Influencia de la surgencia costera frente a Punta Angamos sobre la distribución horizontal y vertical de *Euphausia mucronata*. Resúmenes XIX Congreso de Ciencias del Mar - Chile.
- Parsons, T.R. & M. Takahashi (1977) Biological Oceanographic Processes. Pergamon Press Ltd. Oxford England. 332 pp.
- Pearre, P. (1979) Problems of detection and interpretation of vertical migration. Journal of Plankton Research 1: 29-44.
- Peterson, W. (1998) Life strategies of copepods in coastal upwelling zones. Journal of Marine Systems 15: 313-326.
- Peterson, W., C. Miller & A. Hutchinson (1979) Zonation and maintenance of copepod populations in the Oregon upwelling zone. Deep-Sea Research 26: 467-494.
- Pickett, S., J. Kolasa & C. Jones (1994) Ecological understanding. Academic Press, New York.
- Pillar, S. & V. Stuart (1988) Population structure, reproductive biology and maintenance of *Euphausia lucens* in the southern Benguela Current. Journal of Plankton Research 10: 1083-1098.
- Pillar S, D. Armstrong & L. Hutchings (1989) Vertical migration, dispersal and transport of *Euphausia lucens* in the southern Benguela Current. Marine Ecology Progress Series 53: 179-190.
- Pizarro, O., S. Hormazabal, A. Gonzalez & E. Yañez (1994) Variabilidad del viento, nivel del mar y temperatura en la costa norte de Chile. Investigaciones Marinas (Chile) 22: 85-101.
- Rodríguez, L., V. Marín, M. Farías & E. Oyarce (1991) Identification of an upwelling zone by remote sensing and in situ measurements. Mejillones del Sur Bay (Antofagasta - Chile). Scientia Marina 55: 467-473.
- Roughgarden, J., J. Pennington, D. Stoner, S. Alexander & K. Miller (1991) Collisions of upwelling fronts with the intertidal zone: the cause of recruitment pulses in barnacle populations of central California. Acta Oecologia 12: 35-51.
- Smith, S. & P. Lane (1991) The jet off Point Arena: its role in aspects of secondary production in the copepod *Eucalanus californicus* Johnson. Journal of Geophysical Research 96: 14849-14858.
- Sinclair, M. (1988) Marine Populations: an assay on population regulation and speciation. University of Washington Press, Seattle US. 252 pp.

- Strub, T., J. Mesías, V. Montecino & J. Rutllant (1998) Coastal Ocean Circulation Off Western South America Coastal Segment (6, E), p. 273-312. In: The Sea, Vol.11, A. Robinson & K. Brink, Eds. John Wiley & Sons, Inc.
- Tchernia, P. (1980) Descriptive Regional Oceanography. Pergamon Press Ltd., Oxford, England. 253 pp.
- Ulloa, R., S. Palma, L. Linacre & N. Silva (1999) Cambios estacionales en la distribución vertical de sifonóforos, quetoñatos y eufáusidos asociados a las masas de agua frente a Valparaíso. Resúmenes XIX Congreso de Ciencias del Mar - Chile.
- Williams R. & N. Fragopoulou (1985) Vertical distribution and nocturnal migration of *Nyctiphanes couchii* (Crustacea: Euphausiidae) in relation to the summer thermocline in the Celtic Sea. *Marine Biology* 89: 257-262.
- Williams, R. & J. Lindley (1982) Variability in abundance, vertical distribution and ontogenetic migrations of *Thysanoessa longicaudata* (Crustacea: Euphausiacea) in the northern-eastern Atlantic Ocean. *Marine Biology* 69: 312-330.
- Wing, S., L. Botsford, S. Ralston & J. Largier (1998) Meroplanktonic distribution and circulation in a coastal retention zone of the northern California upwelling system. *Limnology and Oceanography* 43: 1710-1721.
- Wolanski, E. & W. Hamner (1988) Topographically controlled fronts in the ocean and their biological influence. *Science* 241: 177-181.
- Wroblewski, J. (1982) Interaction of current and vertical migration in maintaining *Calanus marsellae* in the Oregon upwelling zone - a simulation. *Deep-Sea Research* 29: 665-686.
- Wyatt, T. (1980) The growth season in the sea. *Journal of Plankton Research* 2: 81-96.