

Variabilidad espacial y temporal del suministro larval de mitílidos en el Seno de Reloncaví, sur de Chile

Spatial and temporal variability of mytilid larval supply in the Seno de Reloncaví, southern Chile

Aura Barria¹, Paulina Gebauer¹ y Carlos Molinet²

¹Centro i-Mar, Universidad de Los Lagos, Casilla 557, Puerto Montt, Chile. pgebauer@ulagos.cl

²Programa de Investigación Pesquera, Instituto de Acuicultura, Universidad Austral de Chile, sede Puerto Montt, Casilla 1327, Puerto Montt, Chile

Abstract.- The larval supply in benthic species is an important component for successful recruitment, and knowledge of its processes helps in understanding population dynamics. The present work describes temporal and spatial variations in larval supply of *Mytilus chilensis* and *Choromytilus chorus* in 3 sites on the coast of Seno de Reloncaví, and their relation with environmental variables (temperature, salinity and wind component). The presence of competent larvae of *M. chilensis* and *Ch. chorus* presented variations in space and time, explained by the variables year, month and location, and additionally for *M. chilensis*, the east-west wind component. The magnitude of larvae availability for both species was explained too by the year, month and locality variables, suggesting this variable, effects on a local scale. The greatest abundance of competent larvae, observed on the north-east coast of Seno de Reloncaví, was associated with low salinity and temperature values, suggesting the intrusion of waters from the Reloncaví Estuary. Extensive banks of mytilids have been identified in this zone, which may be acting as a larva source for the Seno de Reloncaví.

Key words: Competent larvae, abiotic variables, *Mytilus chilensis*, *Choromytilus chorus*

Resumen.- El suministro larval en especies bentónicas es un componente importante que contribuye al éxito del reclutamiento y por lo tanto su conocimiento permite entender la dinámica de las poblaciones. En el presente trabajo se estudió la variación temporal y espacial del suministro larval de *Mytilus chilensis* y *Choromytilus chorus* en 3 localidades en la costa del Seno de Reloncaví y su relación con variables ambientales (temperatura, salinidad y componente del viento). La presencia de larvas competentes de *M. chilensis* y *Ch. chorus* presentó variabilidad temporal y espacial, la que fue explicada por las variables año, mes y localidad, y adicionalmente para *M. chilensis* por el componente de viento este-oeste. La magnitud de la disponibilidad de larvas para ambas especies, fue explicada también por las variables año, mes y localidad, sugiriendo esta variable, efectos de escala local. Una mayor abundancia de larvas competentes observada en la costa noreste del Seno de Reloncaví fue asociada a bajos valores de salinidad y temperatura, lo que sugiere la intrusión de agua del estuario del Reloncaví. En esta zona se han identificado extensos bancos de mitílidos que podrían estar actuando como fuente de larvas para el Seno de Reloncaví.

Palabras clave: Larvas competentes, variables abióticas, *Mytilus chilensis*, *Choromytilus chorus*

INTRODUCCIÓN

En invertebrados bentónicos con ciclo de vida complejo el reclutamiento es el resultado de varios eventos que ocurren en distintas escalas temporales y espaciales: el suministro larval; el asentamiento y metamorfosis; y la supervivencia de los juveniles recién asentados. Es por ello que no siempre es clara la relación entre el suministro larval y la magnitud del reclutamiento (Pineda *et al.* 2010).

El suministro larval corresponde a la densidad de larvas competentes en las cercanías del hábitat apropiado para asentamiento (Cameron & Schroter 1980, Harrold *et al.* 1991). Este es un importante proceso pre-asentamiento que contribuye como agente estructurador de los ensambles y comunidades de invertebrados bentónicos

marinos, e incluso puede ser más importante que los procesos post-asentamiento tales como competencia, depredación y disturbios físicos (Todd 1998).

Por otra parte, la relación entre el tamaño del stock desovante y el reclutamiento es el resultado de diversos procesos, desacoplados tanto en sus escalas espaciales y temporales. Así por ejemplo, el desove, supervivencia larval y llegada de larvas competentes depende principalmente de procesos de gran escala, mientras que la receptividad de los sitios para el asentamiento, en general depende de las condiciones locales (pequeña escala) (Todd 1998, Pineda 2000, Orensanz *et al.* 2006).

El suministro larval restringe el asentamiento y reclutamiento de los organismos (Rilov *et al.* 2008, Pineda *et al.* 2010) y es afectado por la supervivencia larval, el comportamiento larval y los procesos físicos lo cual tiene consecuencias para la conectividad poblacional. Por esto, el estudio del suministro de larvas es uno de los elementos clave para entender el resultado del reclutamiento y la conectividad de las poblaciones (Pineda *et al.* 2010).

Considerables variaciones espaciales a distintas escalas (cm a km) en el asentamiento y reclutamiento en varios estudios dentro de una misma región biogeográfica han sido atribuidas al suministro larval (Connell 1985, Petraitis 1991, Bertness *et al.* 1992, Hunt & Schiebling 1996). Específicamente, Porri *et al.* (2006a) al examinar la disponibilidad larval y asentamiento del molusco bivalvo *Perna perna* concluyeron que los parches de asentamiento observados en escalas de cientos de metros es debido a que las larvas son transportadas preferentemente a algunas localidades más que a otras, probablemente por efecto de la morfología y topografía local.

En el mar interior del sur de Chile *Choromytilus chorus* (Molina, 1782) y *Mytilus chilensis* (Hupé, 1854) son mitílidos frecuentes que forman densos ‘bancos’ sobre fondos duros y fangosos hasta una profundidad de 5-7 m, aunque existen registros hasta 25 m de profundidad (Lorenzen *et al.* 1979, Zagal & Hermsilla 2001). *Mytilus chilensis* es el mitílido de mayor importancia comercial en Chile (\approx se capturan 220.000 tons, SERNAPESCA 2010). El desove de ambas especies ocurre principalmente en primavera verano (Chaparro & Winter 1983) y el desarrollo larval se extiende por 19 a 45 días para *M. chilensis* (Toro & Sastre 1995, Toro *et al.* 2004, Ruiz *et al.* 2008), siendo de 27 días a 19°C para *Ch. chorus* (Bellolio *et al.* 1996) bajo condiciones de laboratorio. A pesar de la importancia de ambas especies y al desarrollo de la acuicultura de *M. chilensis* sustentada en la captación natural de semillas, existe escasa información publicada respecto al suministro larval de estos mitílidos y a los factores relacionados a éste, en zonas naturales de asentamiento y en centros de cultivo.

Por otro lado, la zona donde se desarrolla la mitilicultura, es un complejo sistema de fiordos y canales que se extiende desde el Seno de Reloncaví (41°31'S) hasta Magallanes (56°40'S) (Pickard 1971, Silva *et al.* 1995, Silva *et al.* 1998). Diversos autores sugieren que en este tipo de ambiente se generan gradientes de densidad que pueden actuar como barreras físicas, que pueden influir en la posición de las larvas en la columna de agua y en su

transporte final a las zonas de asentamiento (Mann *et al.* 1991, Shanks 1995, Young 1995, Ardisson & Bourget 1997, Dobretsov & Miron 2001).

El objetivo del presente trabajo fue estudiar la variabilidad espacio-temporal del suministro de larvas competentes de *M. chilensis* y *Ch. chorus* y su relación con variables ambientales, en el intermareal rocoso de la costa noreste del Seno de Reloncaví.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

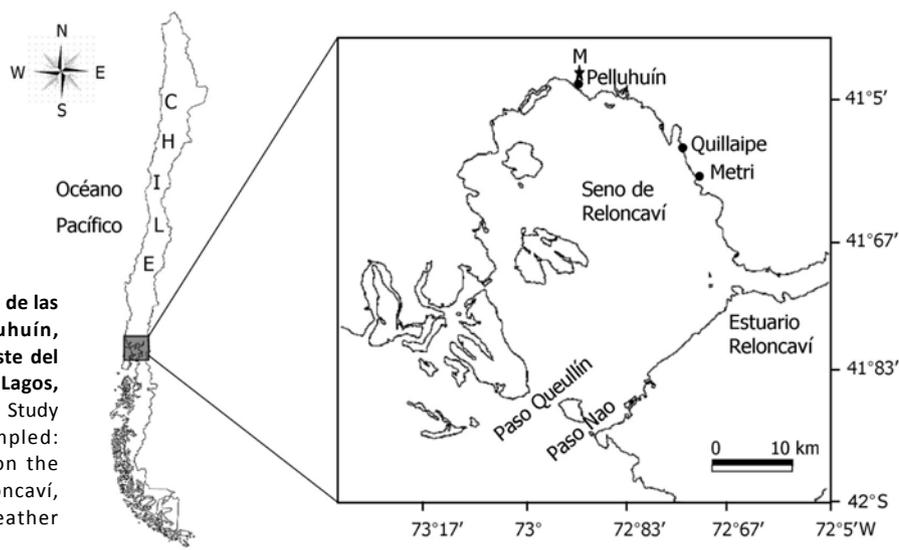
El estudio fue realizado en el Seno de Reloncaví, ubicado en el extremo norte del mar interior de la Patagonia Noroccidental que forma parte de un complejo sistema estuarino con una columna de agua estratificada (Pickard 1971, Silva *et al.* 1997, 1998; Dávila *et al.* 2002, Valle-Levinson *et al.* 2007). La temperatura superficial (0-6 m) varía entre 9°C y 18°C en invierno y verano, respectivamente, y la salinidad entre 20 y 32 (Iriarte *et al.* 2007). Bajo 7 m de profundidad la temperatura varía entre 11 y 12°C y la salinidad es \approx 33. La productividad primaria presenta estacionalidad, con mayores valores de biomasa en primavera (septiembre) y otoño (marzo-abril) (Iriarte *et al.* 2007).

Los muestreos fueron realizados en la costa noreste del Seno de Reloncaví, Puerto Montt, Chile, en el intermareal de 3 localidades: Pelluhuín (41°29'57''S, 72°53'09''W), Quillaipe (41°33'26''S, 72°43'57''W) y Metri (41°35'38''S, 72°42'12''W) (Fig. 1).

RECOLECCIÓN DE MUESTRAS

La disponibilidad de larvas competentes (LC) de mitílidos en las cercanías de las áreas de asentamiento fue muestreada desde septiembre a marzo durante 2 temporadas (años) (T2008: 2007-2008 y T2009: 2008-2009). En la zona intermareal media (2,5 m sobre la línea de marea baja) de cada localidad se fijaron 10 trampas (Tr) de larvas construidas de 35 cm de una manga plástica tejida con un monofilamento de 0,2 mm de diámetro; estas mangas plásticas fueron enrolladas formando almohadillas de aproximadamente 8 cm de diámetro, las que correspondieron a las trampas utilizadas en el estudio. Las 10 trampas fueron retiradas y reemplazadas cada 3 días. En el laboratorio se identificaron y contaron las LC de *M. chilensis* y *Ch. chorus* retenidas en cada trampa, siguiendo la descripción de Ramorino & Campos (1983).

Figura 1. Área de estudio. Ubicación de las localidades muestreadas: Pelluhuín, Quillaípe y Metri, en la costa noreste del Seno de Reloncaví, Región de Los Lagos, Chile. M: Estación Meteorológica / Study area. Location of sites sampled: Pelluhuín, Quillaípe and Metri, on the north-east coast of Seno de Reloncaví, Los Lagos Region, Chile. M: Weather Station



El criterio adoptado para definir a los individuos competentes, en el presente estudio, fue que presentaran desarrollo completo de la Prodisoconcha II y sin desarrollo de la Disoconcha, cuyo crecimiento indica que el individuo ya realizó la metamorfosis (Ramorino & Campos 1983).

En cada localidad se instalaron equipos Star Odií, Iceland para registro continuo de temperatura y salinidad, los que fueron configurados para registrar estas variables cada 15 min. Los equipos fueron instalados a una distancia de 50 m de la costa a 2 m de profundidad. Lamentablemente, solo se obtuvo registros para todo el periodo de muestreo en Metri, ya que en las otras 2 localidades no fue posible recuperar los equipos o los datos. La velocidad y dirección del viento fue registrada por un anemómetro (Wind Monitor - AQ, Campbell Scientific® Inc.), ubicado en la zona noreste del Seno de Reloncaví (Fig. 1). La amplitud de marea se obtuvo a través de información entregada por el Servicio Hidrográfico y Oceanográfico de Chile para Puerto Montt. El componente de viento fue expresada como norte-sur y este-oeste considerando magnitud y dirección siguiendo a Emery & Thompson (1997), entregando como resultado una variable continua cuyos valores pueden ser positivos (norte o este) o negativos (sur u oeste) dependiendo de la dirección predominante del componente. Las variables mencionadas fueron analizadas como el promedio de las mediciones durante los 3 días que las trampas estuvieron instaladas en el intermareal.

ANÁLISIS DE DATOS

Para modelar la abundancia de LC en las cercanías de los sitios de asentamiento para cada una de las especies estudiadas se utilizó una aproximación al modelo general lineal delta gamma (GLM) (*sensu* Stefánsson 1996) basado en el método de Aitchison-Pennington (Aitchison 1955, Pennington 1983), esto debido a la gran cantidad de valores 0 en las muestras, lo que impidió aplicar un análisis de varianza sin violar los supuestos de homogeneidad de varianza. Por otro lado, si hubieran sido excluidos los ceros del análisis, se estaría ignorando parte importante de la información. Las variables predictoras fueron año (T2008, T2009), mes (octubre, noviembre, diciembre, enero y febrero), localidad (Metri, Pelluhuín y Quillaípe), componente de viento norte-sur y componente de viento este-oeste. Un test *a posteriori* de Tukey para comparaciones múltiples fue aplicado simultáneamente a todos los factores del modelo para evaluar la significancia estadística entre cada nivel a través de los parámetros estimados siguiendo a Hothorn *et al.* (2008), usando la librería 'multcomp' en R 2.14.0.

Un modelo específico fue ajustado para *M. chilensis* en la localidad de Metri ya que en ésta se obtuvieron registros de temperatura y salinidad durante el periodo de estudio. Para esto se utilizó el promedio de los registros de temperatura y salinidad obtenidos durante los 3 días que las trampas estuvieron instaladas en el intermareal. En esta aproximación estadística la densidad positiva observable (d_p) es considerada una variable al azar con

un máximo de masa de probabilidad en el origen. La media (\hat{d}_p) fue calculada ignorando las observaciones nulas, lo cual conduce a una estimación independiente sobre la probabilidad de la presencia de LC en una muestra (\hat{p}) para luego estimar una densidad corregida (\hat{d}_c) por la siguiente relación:

$$\hat{d}_c = \hat{p} \cdot \hat{d}_p \quad v(\hat{d}_c) = \hat{p}^2 \cdot v(\hat{d}_p) + v(\hat{p}) \cdot \hat{d}_p^2$$

Las densidades medias positivas fueron calculadas a través del procedimiento de un modelo general mixto (Wolfinger & O'Connell 1993) asumiendo una distribución gamma de los errores y usando una función 'log-link'. La distribución gamma de los errores fue seleccionada por tener mayor flexibilidad en grupo de datos no normales (McCullagh & Nelder 1989).

Los datos de presencia/ausencia de LC de las muestras fueron analizadas como una variable dicotómica (0/1) y usada para estimar \hat{p} ($d > 0$) dentro del procedimiento de un modelo general mixto. Para esto, se asumió una distribución binomial de los errores y una función 'logit-link' (Kleinbaum *et al.* 1998).

Para elegir entre los modelos alternativos relacionados con las variables explicatorias (tales como la variable categórica mes de muestreo, o una variable continua 'salinidad') se utilizó el modelo que produjo el menor valor del criterio de información Akaike (AIC) (Burnham & Anderson 2004). Todos los modelos generales lineales fueron construidos y analizados usando los paquetes 'stats' y 'car' en R.2.14.0 (Fox & Sanford 2010, R Development Core Team 2011).

Aplicando la ecuación de estado a las variables temperatura, salinidad y profundidad se obtuvo la densidad, buscando una mejor caracterización de cada sitio muestreado y proveyendo parsimonia en el modelo. Sin embargo, de acuerdo al AIC, los modelos que incluyeron temperatura y salinidad tuvieron mejor ajuste que aquellos que solo incluyeron la densidad del agua, por lo que se utilizó ambas variables en el modelo.

La relación entre las series de tiempo de disponibilidad de LC para cada especie en todas las localidades (Metri, Quillaiepe y Pelluhuín) para cada año de muestreo fue analizada mediante correlaciones cruzadas (Legendre & Legendre 1998). Las series de tiempo de disponibilidad de LC de ambas especies fueron normalizadas ($\ln(x+1)$), la tendencia removida y los datos suavizados por medias móviles, 3 puntos (Chatfield 2004). Los desplazamientos ($\text{lag} = \lambda$) representan un periodo de 3 días ($\lambda: 1 = 3$ días)

mientras que $\lambda: 0$ indica la relación de la disponibilidad de LC para el mismo día de muestreo. En función del periodo en que se registró el 90% de las larvas competentes se acotaron las series de tiempo desde el 05 de noviembre del 2007 al 22 de enero del 2008 (T2008) y desde el 04 de noviembre del 2008 al 21 de enero del 2009 (T2009) para *M. chilensis*, y para *Ch. chorus*: desde el 05 de noviembre del 2007 al 09 de febrero del 2008 (T2008) y desde el 04 de noviembre del 2008 al 08 de febrero del 2009 (T2009).

RESULTADOS

VARIABILIDAD TEMPORAL Y ESPACIAL DEL SUMINISTRO DE LARVAS COMPETENTES (LC)

En ambas temporadas (años) y en todas las localidades muestreadas, LC de *Mytilus chilensis* fueron más abundantes que LC de *Choromytilus chorus*, aunque durante T2008 se observó mayor abundancia de LC en ambas especies ($136,3 \pm 153,4$ y $1,8 \pm 2,5$ LC Tr⁻¹ 3 d⁻¹, respectivamente) que durante T2009 ($41,5 \pm 61,7$ y $0,3 \pm 0,4$ LC Tr⁻¹ 3 d⁻¹, respectivamente) (Tabla 1, 2). Las larvas competentes de *M. chilensis* y *Ch. chorus* estuvieron presentes con mayor frecuencia en la localidad de Metri, la localidad más cercana al estuario del Reloncaví, que en las otras localidades (comparación *a posteriori* de Tukey, $P < 0,05$) y no se detectaron diferencias en la presencia de larvas entre las localidades de Quillaiepe y Pelluhuín ($P > 0,05$) (Tabla 1, 2, Fig. 2-3 A-F).

La mayor abundancia de LC de *Mytilus chilensis* se observó entre noviembre y enero (90%) en ambas temporadas (Fig. 2-3 A, C, E), con diferencias significativas en la presencia y densidad de larvas entre los meses. Para el caso de la densidad de larvas competentes las diferencias se detectaron en casi todos los meses (comparación *a posteriori* de Tukey, $P < 0,05$) excepto entre octubre y enero, y octubre y febrero ($P > 0,05$). En T2008 se observaron 2 modas en las series de Pelluhuín y Metri, a mediados de noviembre y diciembre, (Fig. 2 A, E). En T2009 se observó sólo una moda, durante diciembre en todas las localidades (Fig. 3 A, C, E). Al igual que para *M. chilensis*, la abundancia de LC de *Choromytilus chorus* en T2008 y T2009 se concentró desde el inicio de noviembre hasta enero en todas las localidades (Fig. 2-3 B, D, F). Durante la T2008 *Ch. chorus* presentó solo una moda durante noviembre y en la siguiente temporada una moda bien marcada en noviembre y una débil en enero, especialmente en Metri (Fig 2, 3 B, D, F).

Tabla 1. Modelo seleccionado para explicar la variabilidad de larvas competentes por trampa de *M. chilensis* en el área de estudio, usando una aproximación al modelo general lineal Delta-gamma basado en el método de Aitchison-Pennington. La presencia/ausencia de larvas competentes fue analizada como una variable dicotómica (0/1) asumiendo distribución binomial de los errores y usando una función 'logit-link'. La densidad positiva de larvas competentes, fue calculada a través del uso de un modelo lineal general mixto, asumiendo una distribución gamma de los errores y usando una función log-link / Model selected to explain the variability of competent larvae per trap of *M. chilensis* in the study area, using a general linear model approach (GLM) to Delta-gamma based Aitchison-Pennington method. Presence/absence of competent larvae was analyzed as a dichotomous variable (0/1) assuming binomial distribution of errors and using a logit-link function. Positive density of competent larvae was calculated using a mixed general linear model, assuming a gamma distribution of errors and a log-link function

	Grados de libertad	Desviación residual	Grados de libertad residual	Desviación	Pr(> χ^2)
Variable respuesta: Presencia/ausencia de larvas competentes de <i>M. chilensis</i>					
Modelo nulo			248	311,15	
Año	1	71,62	246	239,47	0,001
Mes	4	89,01	242	150,47	0,001
Localidad	2	26,20	240	124,22	0,001
Componente de viento Este-Oeste	1	14,61	238	108,65	0,001
Variable respuesta: Densidad positiva de larvas competentes de <i>M. chilensis</i>					
Modelo nulo			169	457,04	
Año	1	147,77	167	309,26	0,001
Mes	4	95,27	163	213,98	0,001
Localidad	2	11,43	161	202,55	0,017
Componente de viento Este-Oeste	1	1,80	159	199,60	0,245

Tabla 2. Modelo seleccionado para explicar la variabilidad de larvas competentes por trampa de *Ch. chorus* en el área de estudio, (ver Tabla 1 para mayores explicaciones) / Model selected to explain the variability of competent larvae per trap of *Ch. chorus* in the study area, (for further explanations see Table 1)

	Grados de libertad	Desviación residual	Grados de libertad residual	Desviación	Pr(> χ^2)
Variable respuesta: Presencia/ausencia de larvas competentes de <i>Ch. chorus</i>					
Modelo nulo			248	311,15	
Año	1	43,34	247	267,81	0,001
Mes	4	74,60	243	193,21	0,001
Localidad	2	13,96	241	179,26	0,001
Variable respuesta: Densidad positiva de larvas competentes de <i>Ch. chorus</i>					
Modelo nulo			78	46,48	
Año	1	12,65	77	33,83	0,001
Mes	4	3,85	73	29,98	0,033
Localidad	2	4,62	71	25,36	0,002

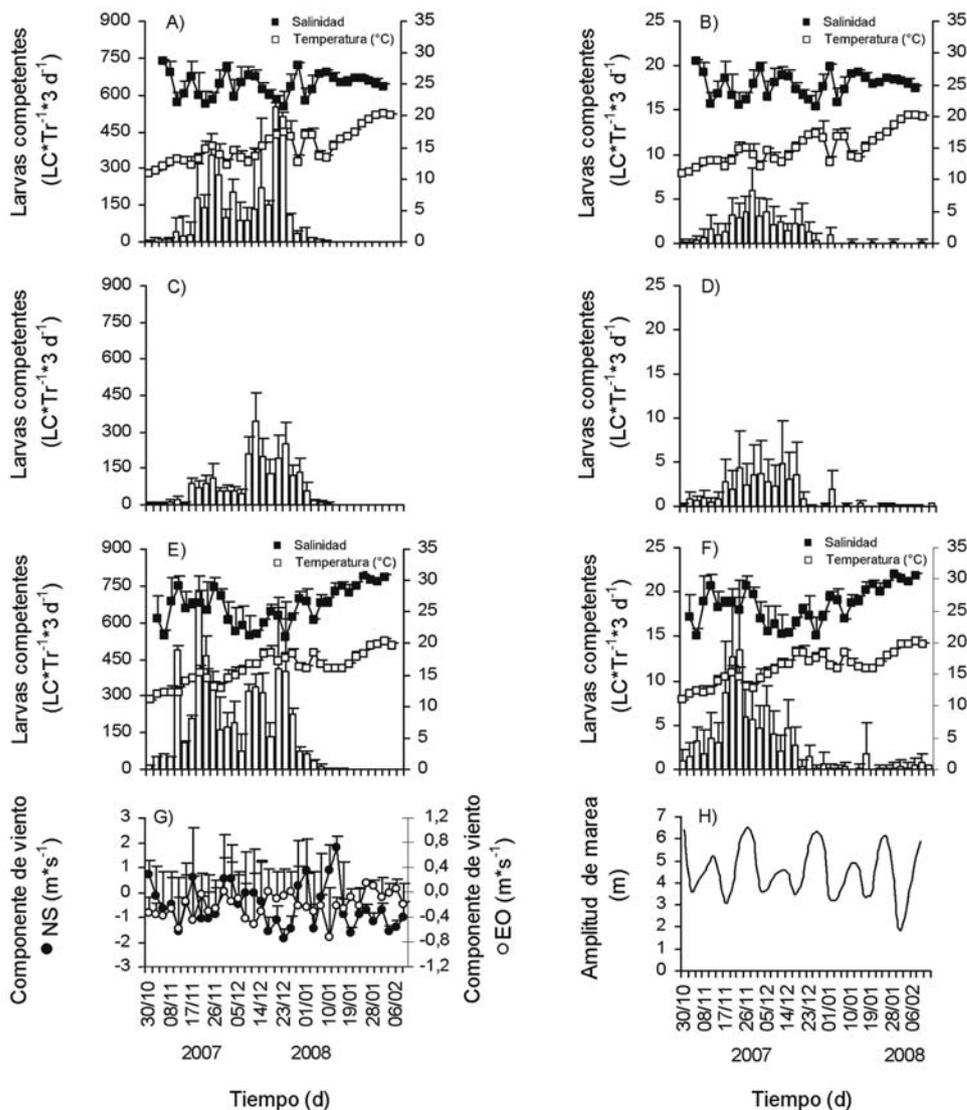


Figura 2. Patrón temporal de salinidad (cuadrado negro), temperatura (°C) (cuadrado blanco) y suministro de larvas competentes (LC) de *Mytilus chilensis* (columna izquierda) y *Choromytilus chorus* (columna derecha) ($LC \text{ Tr}^{-1} 3 \text{ d}^{-1}$) (media + DS) en A-B Pelluhuín, C-D Quillaípe y E-F Metri, respectivamente durante la temporada (año 2007-2008 (T2008)). G) Componente de viento NS (círculo negro) y EO (círculo blanco) (media + DS) (m s^{-1}), componente positivo (+): dirección de viento norte o este, componente negativo (-): dirección de viento sur u oeste y H) Amplitud de marea (m) en la costa noreste del Seno de Reloncaví / Seasonal patterns for salinity (black square), temperature (°C) (white square) and supply of competent larvae (LC) of *Mytilus chilensis* (left column) and *Choromytilus chorus* (right column) ($LC \text{ Tr}^{-1} 3 \text{ d}^{-1}$) (mean + SD) in: A-B Pelluhuín, C-D Quillaípe, and E-F Metri, respectively during the 2007-2008 year (T2008); G) wind components NS (black circle) and EW (white circle) (mean + SD) (m s^{-1}); positive component (+): wind direction north or east, negative component (-): wind direction south or west and H) tidal range (m) on the north-east coast of Seno de Reloncaví

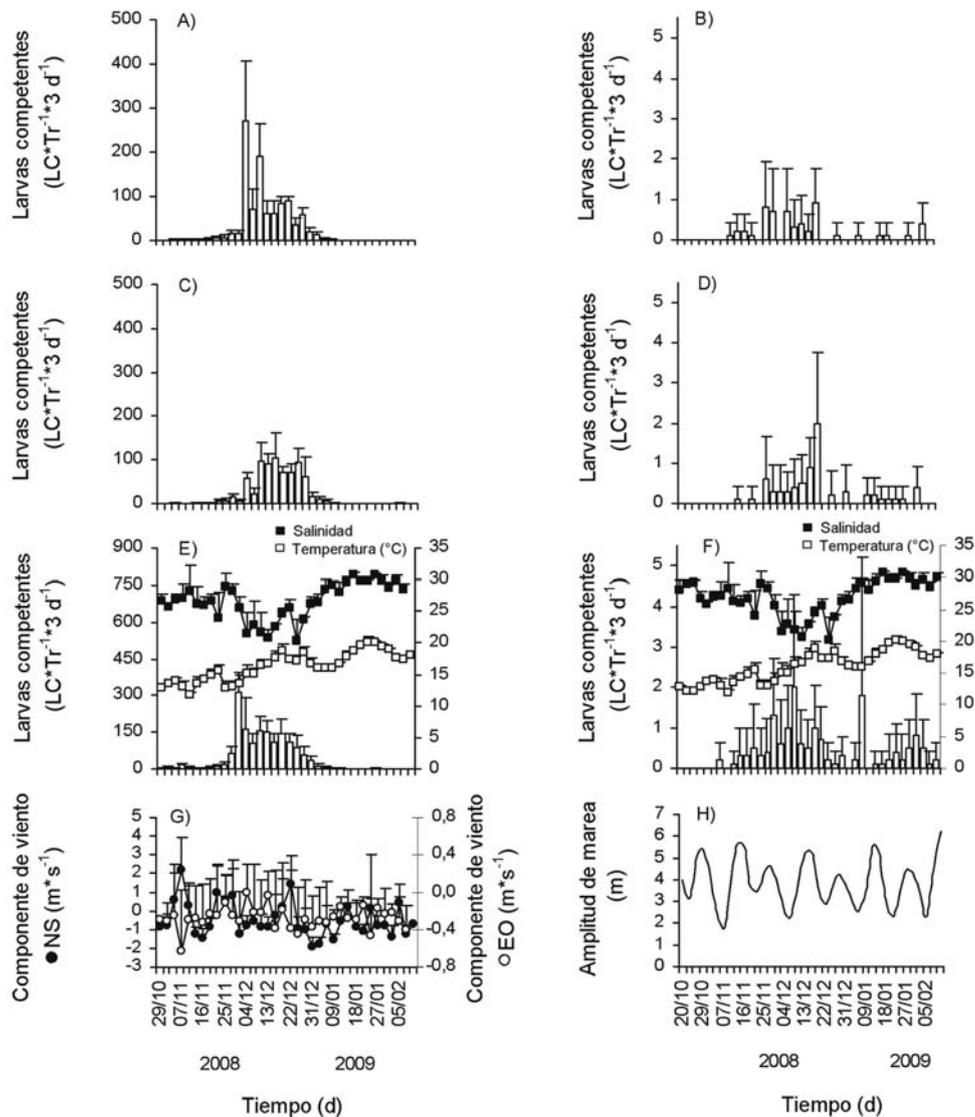


Figura 3. Patrón temporal de salinidad (cuadrado negro), temperatura (°C) (cuadrados blanco) y suministro de larvas competentes (LC) de *Mytilus chilensis* (columna izquierda) y *Choromytilus chorus* (columna derecha) ($LC \cdot Tr^{-1} \cdot 3 \text{ d}^{-1}$) (media + DS) en A-B) Pelluhuín, C-D) Quillaípe y E-F) Metri, respectivamente durante la temporada (año 2008-2009 (T2009). G) Componente de viento NS (círculo negro) y EO (círculo blanco) (media + DS) (m s^{-1}), componente positivo (+): dirección de viento norte o este, componente negativo (-): dirección de viento sur u oeste y H) Amplitud de marea (m) en la costa noreste del Seno de Reloncaví / Seasonal patterns for salinity (black square), temperature (°C) (white square) and supply of competent larvae (LC) of *Mytilus chilensis* (left column) and *Choromytilus chorus* (right column) ($LC \cdot Tr^{-1} \cdot 3 \text{ d}^{-1}$) (mean + SD) in: A-B) Pelluhuín, C-D) Quillaípe, and E-F) Metri, respectively during the 2008-2009 year (T2009); G) wind components NS (black circle) and EW (white circle) (mean + SD) (m s^{-1}); positive component (+): wind direction north or east, negative component (-): wind direction south or west; and H) tidal range (m) on the north-east coast of Seno de Reloncaví

Durante T2008, predominó el componente de viento sur (79%) y oeste (82%) con intensidades promedio de $-1,16 \pm 0,48$ y $-0,31 \pm 0,26$ m s⁻¹, respectivamente (Fig. 2 G). Durante T2009, el componente de viento sur fue menor tanto en frecuencia (66%) como intensidad promedio $-0,98 \pm 0,53$ m s⁻¹ y el promedio de la intensidad del componente de viento oeste fue de $-0,29 \pm 0,11$ m s⁻¹ (Fig. 3 G). La salinidad promedio durante T2008 fue levemente mayor en Metri ($25,9 \pm 2,8$) que en Pelluhuín ($24,78 \pm 2,1$), pero no se detectaron diferencias significativas. Para ambas localidades las menores salinidades se registraron entre fines de noviembre y diciembre (Fig. 2 A, E). La temperatura fluctuó entre 17,3 y 11,9°C en Pelluhuín y entre 19,4 y 12,2°C en Metri (Fig. 2 A, E). La amplitud mareal varió entre 6,4 m en mareas de sicigia a 1,59 m en cuadratura (Fig. 2 H) durante T2008. Durante T2009 la salinidad y temperatura promedio registrada en Metri fue de $25,9 \pm 2,9$ y $15,8 \pm 2,1$ °C, respectivamente, valores similares a lo observado durante T2008. Menores valores de salinidad (ca., 20) se observaron durante diciembre (Fig. 3 E). El promedio de la amplitud de marea fluctuó entre 5,47 a 1,58 m (Fig. 3 H).

El modelo general lineal mostró que la presencia de las larvas competentes de *M. chilensis* varió significativamente por efecto del año, mes, localidad y componente este-oeste mostrando mayor probabilidad de presencia de LC en el primer año (T2008), y con predominio de componente este de viento (Tabla 1). La densidad positiva de LC de *M. chilensis* varió por efecto de las variables año, mes y localidad (Tabla 1).

Por otro lado, la presencia y abundancia de larvas competentes de *Ch. chorus* varió significativamente por

efecto de los variables año, mes y localidad (Tabla 2), mostrando similar patrón al detectado para la presencia y abundancia de LC de *M. chilensis*, pero con baja frecuencia. La densidad de LC de *Ch. chorus* fue significativamente distinta solo entre noviembre y febrero (comparación *a posteriori* de Tukey, $P < 0,05$), pero la presencia de LC fue distinta en la mayoría de los meses, con excepción de enero, febrero y octubre y este último con noviembre (comparación *a posteriori* de Tukey, $P > 0,05$). La presencia de larvas de *Ch. chorus* fue distinta entre Metri y las otras dos localidades (comparación *a posteriori* de Tukey, $P < 0,05$), pero la densidad de larvas fue solo distinta entre las 2 localidades extremas (Metri y Pelluhuín) ($P < 0,05$).

Para el caso específico de *M. chilensis* en la localidad Metri se observó que el mejor ajuste, se obtuvo cuando se incluyeron las variables año, mes, salinidad y temperatura (Tabla 3). Aunque las variables temperatura y salinidad no fueron significativas para presencia/ausencia de larvas competentes, ni para densidad positiva para el caso de la salinidad, estas variables fueron consideradas de acuerdo al criterio de información de Akaike, donde su inclusión mejora la predicción del modelo, por lo que las variables se mantuvieron en el modelo final. El componente de viento no fue significativo en este análisis. Larvas competentes fueron más abundantes durante la primera temporada de muestreo (T2008), durante noviembre y asociadas a menores salinidades y temperaturas. El ajuste de este modelo estadístico a la abundancia de LC observada fue mejor durante el segundo año (T2009), explicando el 72% de la desviación (Tabla 3, 4).

Tabla 3. Modelo seleccionado para explicar la variabilidad de larvas competentes por trampa de *M. chilensis* en la localidad de Metri. Solamente en esta localidad se obtuvo datos de temperatura y salinidad durante el periodo total de estudio / Model selected to explain the variability of competent larvae per trap of *M. chilensis* at the Metri site. At this site only, temperature and salinity data were obtained during the whole study period

	Grados de libertad	Desviación residual	Grados de libertad residual	Desviación	Pr(> χ^2)
Variable respuesta: Presencia/ausencia de larvas competentes de <i>M. chilensis</i> en Metri					
Modelo nulo			82	78,433	
Año	1	7,55	81	70,881	0,006
Mes	4	34,92	77	35,961	0,001
Temperatura	1	3,17	76	32,795	0,075
Salinidad	1	2,31	75	30,482	0,128
Variable respuesta: Densidad positiva de larvas competentes de <i>M. chilensis</i> en Metri					
Modelo nulo			67	211,154	
Año	1	24,08	66	187,07	0,001
Mes	4	118,30	62	68,769	0,001
Temperatura	1	7,33	61	61,44	0,007
Salinidad	1	3,04	60	58,397	0,082

Por otro lado, las larvas competentes de *Ch. chorus* fueron escasas, y solo las variables año y mes explicaron significativamente su variación en Metri.

Durante T2008 se observó máxima correlación entre la disponibilidad de larvas competentes el mismo día (λ : 0; $P < 0,05$) entre todas las localidades estudiadas para ambas especies indicando suministro larval simultáneo

en las 3 localidades (Tabla 5). En cambio, durante la T2009, se observó, además del suministro simultáneo, una correlación positiva a los 3 días entre Metri y las otras dos localidades para *M. chilensis* (λ :-1, r: 0,71 y r: 0,86) y para *Ch. chorus* entre Metri y Pelluhuín (λ :-1, r: 0,54), indicando un desfase en la abundancia de LC entre las localidades (Tabla 5).

Tabla 4. Parámetros del modelo ajustado para densidad de larvas competentes de *M. chilensis* en Metri (Larvas competentes= año+mes+temperatura+salinidad). El valor del intercepto es obtenido considerando los factores año: 1 y mes: diciembre. El valor de probabilidad (t) indica la probabilidad que el coeficiente sea igual a 0 / Model parameters adjusted for density competent larvae of *M. chilensis* in Metri (Competent larvae = year+month+temperature+salinity). The value of the intercept is obtained considering the factors year: 1 and month: December. The probability value (t) denotes the probability that the coefficient is equal to 0

Coefficiente	Estimado	Error estándar	Valor t	Probabilidad (> t)
Variable respuesta: Densidad positiva de larvas competentes de <i>M. chilensis</i> en Metri				
Intercepto	13,71	2,42	5,66	0,001
Año 2	-1,65	0,25	-6,64	0,001
Octubre	-4,35	0,81	-5,35	0,001
Noviembre	-1,17	0,56	-2,09	0,041
Enero	-2,49	0,61	-4,07	0,001
Febrero	-4,01	0,76	-5,25	0,001
Temperatura	-0,25	0,09	-2,64	0,010
Salinidad	-0,15	0,09	-1,66	0,102

Tabla 5. Correlaciones cruzadas de la disponibilidad de larvas competentes de *Mytilus chilensis* y de *Choromytilus chorus* entre las distintas localidades estudiadas, Pelluhuín, Quillaípe y Metri, en ambos años de muestreo, T2008, T2009. λ : lapso, valores negativos indican que la variable 2 se correlaciona con la variable 1 con un retraso en el tiempo, λ :-1 indica un retraso de un periodo de muestreo o tres días en la correlación de la variable 2 con respecto a la variable 1. r: coeficiente de correlación. ns: no significativo, $P > 0,05$) / Cross-correlations of competent larvae availability of *Mytilus chilensis* and *Choromytilus chorus* between the different sites studied, Pelluhuín, Quillaípe and Metri, in the T2008 and T2009 years. λ : lag, negative values indicate that variable 2 correlates with variable 1 with a lag; λ :-1 indicates a lag of one sampling period or three days in the correlation of variable 2 with respect to variable 1. r: correlation coefficient. ns: not significant, $P > 0.05$)

Especie	Localidad	λ	T2008 r	T2009 r
<i>M. chilensis</i>	Metri-Quillaípe	-1	n.s	0,71
		0	0,82	0,56
	Metri-Pelluhuín	-1	n.s	0,86
		0	0,64	0,56
	Quillaípe-Pelluhuín	-1	0,54	n.s
0		0,65	0,66	
<i>Ch. chorus</i>	Metri-Quillaípe	-1	0,75	n.s
		0	0,83	n.s
	Metri-Pelluhuín	-1	0,76	0,54
		0	0,77	n.s
	Quillaípe-Pelluhuín	-1	0,77	n.s
0		0,87	0,65	

DISCUSIÓN

El suministro larval de *Mytilus chilensis* y *Choromytilus chorus* presentó variabilidad temporal y espacial en una extensión de aproximadamente 30 km en la costa noreste del Seno de Reloncaví. Espacialmente, LC de *M. chilensis* mostraron mayor densidad en Metri disminuyendo hacia las otras localidades, pero correlacionándose entre sí. *Ch. chorus* presentó un patrón similar, aunque su abundancia fue significativamente menor.

Aunque la variabilidad en la abundancia de larvas de *M. chilensis* ha sido estudiada en la zona (Leiva *et al.* 2007, Marilao 2009, Avendaño *et al.* 2011), poco se conoce sobre la dinámica de los estadios tempranos de *M. chilensis* y mucho menos de sus procesos de transportes asociados en la zona, elementos considerados clave para entender la disponibilidad de LC en este sistema de mar interior.

La variabilidad espacial y temporal del suministro larval observado en este estudio, asociada principalmente a la variación en el componente de viento este-oeste, a la temperatura y en menor grado a la salinidad sugieren: i) el efecto de variables ambientales afectado la disponibilidad de LC en las zonas de estudio y ii) el potencial transporte de larvas desde el sureste del Seno de Reloncaví hasta al menos la zona de Pelluhuín.

Se han observado variaciones espaciales en el asentamiento en numerosos invertebrados a distintas escalas espaciales (cm a km) en una misma región biogeográfica (Petratis 1991, Bertness *et al.* 1992, Hunt & Schiebling 1996). Sitios separados en escalas de kilómetros o menos presentan diferente intensidad en el asentamiento pudiendo relacionarse con diferencias en el suministro larval (Connell 1985, Sutherland 1990, Porri *et al.* 2006a), como fue observado en el presente estudio, lo que podría reflejar la influencia de características oceanográficas y topográficas locales (Gaines & Bertness 1992, Connolly *et al.* 2001, Menge *et al.* 2003, Porri *et al.* 2006b, Mc Quaid & Phillips 2006, Lagos *et al.* 2007).

Específicamente, en el intermareal de la costa central de Chile se ha observado para *Perumytilus purpuratus* alta variabilidad espacial asociada a procesos de micro y mesoescala (Lagos *et al.* 2007). Adicionalmente, se ha documentado que el asentamiento en la familia Mytilidae es afectado por las condiciones de flujo de microescala (Cáceres-Martínez *et al.* 1994, Pernet *et al.* 2003) y por la

amplitud mareal (Hunt & Scheibling 1996).

En este estudio la presencia de LC de *M. chilensis* y *Ch. chorus* fue afectada por la variable mes, año y localidad, y adicionalmente para *M. chilensis* la variable componente de viento este-oeste, registrada de manera global para toda el área de estudio, sugiriendo variaciones anuales, mensuales y locales en la disponibilidad de LC de ambas especies. Sin embargo, la magnitud de la disponibilidad de larvas competentes de *M. chilensis*, no fue afectada por el componente de viento sugiriendo variaciones locales en los procesos que modulan el suministro larval de las especies estudiadas. En el caso de *Ch. chorus* la magnitud de larvas competentes disponibles también fue afectada por la variación anual, mensual y local.

La presencia de LC de *M. chilensis* en la localidad Metri estuvo asociada sólo a la variación temporal (anual y mensual), mientras que la variación en la abundancia de larvas competentes estuvo asociada a la temperatura y salinidad. Aunque esta última variable no explica por sí sola una fracción significativa de la desviación del modelo, en presencia de la variable temperatura, y considerando el AIC y su contribución en mejorar la predicción del modelo estadístico, se optó por mantenerla en el modelo. Así una menor temperatura y salinidad explican una mayor disponibilidad de LC en Metri, lo que sugiere la intrusión de agua mas estuarina que podría estar transportando larvas hacia esta localidad probablemente desde el estuario Reloncaví cuya desembocadura se encuentra a 13 km aproximadamente al sureste de Metri. En este estuario se han descrito extensos bancos de *M. chilensis* (Lizama 2003¹), además de la presencia de centros de cultivo de esta especie los que podrían estar actuando como fuente de larvas para el área estudiada, considerando los rasgos de la circulación descritos por Gebauer (2004). Lo anterior, es consistente con lo sugerido por Valle-Levinson *et al.* (2007) quienes proponen que en términos de una partícula boyante (*e.g.*, larva planctónica) viajando los 55 km de fiordo a 5 cm s⁻¹, la partícula tomaría en promedio 12 a 13 días desde la cabecera hasta la boca del fiordo. Considerando que el desarrollo larval de *M. chilensis* dura 19 a 45 días (Toro & Sastre 1995, Toro *et al.* 2004, Ruiz *et al.* 2008) es altamente probable que el suministro de larvas de *M. chilensis* en Metri dependa en alguna magnitud del aporte de larvas desde el estuario.

¹Lizama O. 2003. Catastro de bancos naturales en el estuario Reloncaví. Servicio País, pp. 42, Cochamo.

Ya que la disponibilidad de larvas competentes de *M. chilensis* en Metri estuvo positivamente correlacionada con la disponibilidad de LC en Quillaipe y Pelluhuín, es probable que este sistema sea dependiente de la producción de larvas del estuario Reloncaví y de eventos de transporte larval común para todas las localidades, por ejemplo los generados por el componente de viento este. Un patrón similar ha sido propuesto para explicar variaciones en la abundancia de larvas megalopas, de *Carcinus maenas* en la costa oeste de Portugal, atribuyéndose estas variaciones a la distribución de la abundancia de las poblaciones y al flujo general de viento sur durante la temporada de presencia de larvas en la costa (Queiroga *et al.* 2006).

Diferentes mecanismos de transporte han sido propuestos para explicar la sincronía en el asentamiento en invertebrados marinos, por ejemplo: i) ondas internas en escalas espaciales entre 30 y 300 m en cirripedios en el norte de Baja California (Ladah *et al.* 2005), ii) surgencia a mayores distancias (< 30 km) para distintas especies de cirripedios y para el bivalvo *Perumytilus purpuratus* en la costa central de Chile (Lagos *et al.* 2007) y, iii) aspiraciones de Bernoulli en larvas de *Concholepas concholepas* (Molinet *et al.* 2006). Además, la correlación espacial en el asentamiento en escalas desde 100s de m a km ha sido asociada a mecanismos de retención y advección, asociados a vientos permanentes hacia la costa a través de extensas áreas costeras (Bertness *et al.* 1996, Jeffrey & Underwood 2000).

Aunque el modelo estadístico predice moderadamente bien la presencia y magnitud del suministro larval de *M. chilensis* en Metri, durante la primera temporada, la predicción está desfasada en aproximadamente 24 días. Esto implica que existen otras variables probablemente asociadas a procesos locales ya sea de Metri (producción larval local), como a procesos locales en el estuario Reloncaví u otro sector aledaño, lo que también estaría afectando el transporte de larvas hacia la zona estudiada. Finalmente, considerando que larvas de *M. chilensis* como de otros mitílidos se ubican principalmente en la capa superficial de la columna de agua (Buzeta *et al.* 1998, Garland *et al.* 2002, McQuaid & Phillips 2006), es altamente probable que su advección sea afectada por vientos, lo que se evidenció en el presente trabajo, y por variaciones en la descarga de ríos y precipitaciones, lo que debe ser estudiado en mayor profundidad.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue financiada por el proyecto DI-Universidad de Los Lagos (0707) y Programa Bicentenario de Ciencia y Tecnología (Ecología y Nutrición larval).

LITERATURA CITADA

- Aitchison J. 1955.** On the distribution of a positive random variable having a discrete probability mass at the origin. *Journal of the American Statistical Association* 50: 901-908.
- Ardissón PL & E Bourget. 1997.** A study of the relationship between freshwater runoff and benthos abundance: a scale-oriented approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 45: 535-545.
- Avendaño M, M Cantillán, M Le Pennec, C Varela & C Garcías. 2011.** Distribución temporal de larvas de *Mytilus chilensis* (Hupé, 1954) (Mollusca: Mytilidae), en el mar interior de Chiloé, sur de Chile. *Latin American Journal of Aquatic Research* 39(3): 416-426.
- Bellolio G, P Toledo & E Dupré. 1996.** Desarrollo larvario de *Choromytilus chorus* en condiciones de laboratorio. *Scientia Marina* 60(2-3): 353-360.
- Bertness MD, SD Gaines, EG Stephens & PO Yund. 1992.** Components of recruitment in populations of the acorn barnacle *Semibalanus balanoides* (Linnaeus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 156: 199-215.
- Bertness MD, SD Gaines & RA Wahle. 1996.** Wind-driven settlement patterns in the acorn barnacle *Semibalanus balanoides*. *Marine Ecology Progress Series* 137: 103-110.
- Burnham KP & DR Anderson. 2004.** Multimodel inference: Understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research* 33(2): 261-304.
- Buzeta, R, JE Winter, OR Chaparro, J Toro, M Sanhueza, M Matamala, A Gutiérrez, JM Navarro & H Arriagada. 1988.** Desarrollo de la maricultura en Chiloé, Chile, 147 pp. Universidad Austral de Chile, Centro Internacional de Investigaciones para el Desarrollo (CIID-Canada), Valdivia.
- Cáceres-Martínez J, JAF Robledo & A Figueras. 1994.** Settlement and post-larvae behaviour of *Mytilus galloprovincialis*: field and laboratory experiments. *Marine Ecology Progress Series* 112: 107-117.
- Cameron RA & SC Schroter. 1980.** Sea urchin recruitment: Effect of substrate on juvenile distribution. *Marine Ecology Progress Series* 2: 243-247.
- Chaparro OR & JE Winter. 1983.** The effect of winter period, gametogenesis and spawning on the calorific content of soft parts in *Mytilus chilensis*. *Aquaculture* 32: 419-422.
- Chatfield C. 2004.** The analysis of time series, 333 pp. Chapman & Hall, London.
- Connell JH. 1985.** The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 93: 11-45.

- Connolly SR, BA Menge & J Roughgarden. 2001.** A latitudinal gradient in recruitment of intertidal invertebrates in the northeast Pacific Ocean. *Ecology* 82: 1799-1813.
- Dávila PM, D Figueroa & E Müller. 2002.** Freshwater input into the coastal ocean and its relation with the salinity distribution off austral Chile (35-55°S). *Continental Shelf Research* 22: 521-534.
- Dobretsov S & G Miron. 2001.** Larval and postlarval vertical distribution of the mussel *Mytilus edulis* in the White Sea. *Marine Ecology Progress Series* 218: 179-187.
- Emery WJ & RE Thomson. 1997.** Data analysis methods in physical oceanography, 634 pp. Pergamon, Great Britain.
- Fox J & W Sanford. 2010.** Car: Companion to Applied Regression. R package version 2.0-2. [on line] <<http://CRAN.R-project.org/package=car>>
- Gaines SD & MD Bertness. 1992.** Dispersal of juveniles and variable recruitment in sessile marine species. *Nature* 360: 579-580.
- Garland ED, CA Zimmer & SJ Lentz. 2002.** Larval distributions in inner-shelf waters: the roles of wind-driven cross-shelf currents and diel vertical migrations. *Limnology and Oceanography* 47(3): 803-817.
- Gebauer P. 2004.** Factores físicos y biológicos involucrados en el cierre del eslabón larval y reclutamiento de *Petrolisthes laevigatus* (Guerin, 1835) (Decapoda: Porcellanidae) en el Seno de Reloncaví. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia, 99 pp.
- Harrold C, S Lisin, KH Light & S Tudor. 1991.** Isolating settlement from recruitment of sea urchins. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 147: 81-94.
- Hothorn T, F Bretz & P Westfall. 2008.** Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal* 50(3): 346-363.
- Hunt HL & RE Scheibling. 1996.** Physical and biological factors influencing mussel (*Mytilus trossulus*, *M. edulis*) settlement on a wave-exposed rocky shore. *Marine Ecology Progress Series* 142: 1-3.
- Iriarte JL, HE González, KK Liu, C Rivas & C Valenzuela. 2007.** Spatial and temporal variability of chlorophyll and primary productivity in surface waters of southern Chile (41.5-43°S). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 74: 471-480.
- Jeffrey CJ & AJ Underwood. 2000.** Consistent spatial patterns of arrival of larvae of the honeycomb barnacle *Chaemaesiphon tasmanica* Foster and Anderson in New South Wales. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology* 252: 109-117.
- Kleinbaum DG, LL Kupper, KE Muller & A Nizam. 1998.** Applied regression analysis and other multivariate methods, 906 pp. Publishing Company, Pacific Grove.
- Ladah LB, FJ Tapia, J Pineda & M López. 2005.** Spatial heterogeneous, synchronous settlement of *Chthamalus* spp. larvae in northern Baja California. *Marine Ecology Progress Series* 302: 177-185.
- Lagos NA, FJ Tapia, SA Navarrete & JC Castilla. 2007.** Spatial synchrony in the recruitment of intertidal invertebrates along the coast of central Chile. *Marine Ecology Progress Series* 350: 29-39.
- Legendre P & L Legendre. 1998.** Numerical ecology, 853 pp. Elsevier Science B.V, Amsterdam.
- Leiva G, C Santibañez, JL Bartheld, C Molinet & JM Navarro. 2007.** Definición de criterios biológicos, ambientales, sanitarios y operativos para la instalación de colectores de moluscos bivalvos en la X región. Informe Final FIP 2005-18: 1-197. [en línea] <<http://www.fip.cl/FIP/Archivos/pdf/informes/inffinal%202005-18.pdf>>
- Lorenzen S, C Gallardo, C Jara, E Classing, G Pequeño & C Moreno. 1979.** Mariscos y peces de importancia comercial en el sur de Chile, pp. 24-25. Universidad Austral de Chile, Valdivia.
- Mann R, BM Campos & MW Luckenbach. 1991.** Swimming rate and responses of larvae of three mactrid bivalves to salinity discontinuities. *Marine Ecology Progress Series* 68: 257-269.
- Marilao G. 2009.** Distribución espacial y temporal de estadios larvales tempranos de mitílidos en Bahía Ilque (41°38'20''S; 73°05'00''W), X región, Chile. Tesis de Ingeniería en Acuicultura, Instituto de Acuicultura, Universidad Austral de Chile, Puerto Montt, 62 pp.
- McCullagh P & JA Nedler. 1989.** General linear models, 532 pp. Chapman and Hall, London.
- McQuaid CD & TE Phillips. 2006.** Mesoscale variation in reproduction, recruitment and population structure of intertidal mussels with low larval input: a bay/open coast comparison. *Marine Ecology Progress Series* 327: 193-206.
- Menge BA, J Lubchenco, MES Bracken, F Chan, MM Foley, TL Freidenburg, SD Gaines, G Hudson, C Krenz, H Leslie, DNL Menge, R Russel & MS Websyler. 2003.** Coastal oceanography sets the pace of rocky intertidal community dynamics. *Proceedings of the National Academic of Sciences* 100(21): 12229-12234 of United States.
- Molinet C, A Valle-Levinson, CA Moreno, M Cáceres, M Bello & M Castillo. 2006.** Effects of sill processes on the distribution of epineustonic competent larvae in a stratified system of Southern Chile. *Marine Ecology Progress Series* 324: 95-104.
- Orensanz JM, A Parma, T Turk & J Valero. 2006.** Dynamics, assessments and management of exploited natural population. En: Shunway S & GJ Parsons (eds). *Scallops: Biology, ecology and aquaculture*, pp. 765-868. Elsevier. Amsterdam.
- Pennington JT. 1983.** Efficient estimators of abundance for fish and plankton surveys. *Biometrics* 39: 281-286.
- Pernet F, R Tremblay & E Bourget. 2003.** Settlement success, spatial pattern and behavior of mussel larvae *Mytilus* spp. in experimental 'downwelling' systems of varying velocity and turbulence. *Marine Ecology Progress Series* 260: 125-140.

- Petraitis PS. 1991.** Recruitment of the mussel *Mytilus edulis* L. in sheltered and exposed shores in Maine, U. S. A. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 147: 65-80.
- Pickard GL. 1971.** Some physical oceanographic features of inlets of Chile. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 28: 1077-1106.
- Pineda J. 2000.** Linking larval settlement to larval transport: assumptions, potential and pitfalls. *Oceanography of the Eastern Pacific* 1: 84-105.
- Pineda J, F Porri, V Starczak & J Blythe. 2010.** Causes of decoupling between larval supply and settlement and consequences for understanding recruitment and connectivity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 392: 9-21.
- Porri F, CD McQuaid & S Radloff. 2006a.** Spatio-temporal variability of larval abundance and settlement of *Perna perna*: differential delivery of mussels. *Marine Ecology Progress Series* 315: 141-150.
- Porri F, CD McQuaid & S Radloff. 2006b.** Temporal scales of variation in settlement and recruitment of the mussel *Perna perna* (Linnaeus, 1758). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 332: 178-187.
- Queiroga H, MJ Almeida, T Alpium, AAV Flores, S Francisco, I González-Gordillo, AI Miranda, I Silva & J Paula. 2006.** Tide and wind control of megalopal supply to estuarine crab populations on the Portuguese west coast. *Marine Ecology Progress Series* 307: 21-36.
- R Development Core Team. 2011.** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [on line] <<http://www.R-project.org>>
- Ramorino L & B Campos. 1993.** Larvas y postlarvas de Mytilidae (Mollusca: Bivalvia). *Revista de Biología Marina* 19(2): 143-192.
- Rilov G, SE Dudas, BA Menge, BA Grantham, J Lubchenco & DR Schiel. 2008.** The surf zone: a semi-permeable barrier to onshore recruitment of invertebrate larvae? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 361: 59-74.
- Ruiz M, E Tarifeño, A Llanos-Rivera, C Padget & B Campos. 2008.** Efecto de la temperatura en el desarrollo embrionario y larval del mejillón, *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819). *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 43(1): 51-61.
- SERNAPESCA. 2010.** Anuario estadístico de pesca. Servicio Nacional de Pesca y Acuicultura, Ministerio de Economía, Fomento y Turismo, Valparaíso. [en línea] <www.sernapesca.cl>
- Shanks AL. 1995.** Mechanisms of cross-shelf dispersal of larval invertebrates and fish. In: McEdward L (ed). *Ecology of marine invertebrate larvae*, pp. 323-367. CRC Press, Boca Raton.
- Silva N, HA Sievers & R Prado. 1995.** Características oceanográficas y una proposición de circulación, para algunos canales australes de Chile entre 41° 20'S, 46°40'S. *Revista de Biología Marina* 30(2): 207-254.
- Silva N, C Calvete & HA Sievers. 1997.** Características oceanográficas físicas y químicas de canales australes chilenos entre Puerto Montt y laguna San Rafael (Crucero CIMAR-Fiordo 1). *Ciencia y Tecnología del Mar* 20: 23-106.
- Silva N, C Calvete & HA Sievers. 1998.** Masas de agua y circulación general para algunos canales australes entre Puerto Montt y laguna San Rafael, Chile (Crucero Cimar-Fiordo 1). *Ciencia y Tecnología del Mar* 21: 17-48.
- Stefánsson G. 1996.** Analysis of groundfish survey abundance data: combining the GLM and delta approaches. *ICES Journal of Marine Science* 53: 577-588.
- Sutherland JP. 1990.** Recruitment regulates demographic variation in a tropical intertidal barnacle. *Ecology* 71: 955-972.
- Todd CD. 1998.** Larval supply and recruitment of benthic invertebrates: do larvae disperse as far as we believe? *Hidrobiología* 375/376: 1-21.
- Toro JE & D Sastre. 1995.** Induced triploidy in the Chilean blue mussel, *Mytilus chilensis* (Hupe 1854), and performance of triploid larvae. *Journal of Shellfish Research* 14: 161-164.
- Toro JE, AC Alcapán, AM Vergara & JA Ojeda. 2004.** Heritability estimates of larval and spat shell height in the Chilean blue mussel (*Mytilus chilensis* Hupe 1854) produced under controlled laboratory conditions. *Aquatic Research* 35: 56-61.
- Valle-Levinson A, N Sarkar, R Sana, D Soto & J León. 2007.** Spatial structure of hydrography and flow in a Chilean fjord, Estuario Reloncaví. *Estuaries and Coasts* 30: 113-126.
- Wolfinger R & M O'Connell. 1993.** Generalized linear mixed models: a pseudo likelihood approach. *Journal of Statistical Computation and Simulation* 4: 233-243.
- Young CM. 1995.** Behavior and locomotion during the dispersal phase of larval life. In: McEdward L (ed). *Ecology of marine invertebrate larvae*, pp. 249-277. CRC Press, Boca Raton.
- Zagal C & C Hermosilla. 2001.** Guía de invertebrados marinos del litoral valdiviano, 217 pp. Quebecor Wild Chile, Santiago de Chile.

Recibido el 19 de abril de 2012 y aceptado el 5 de noviembre de 2012

Editor Asociado: Mauricio Landaeta D.