



Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas - Programa de Magister en Ciencias
Mención Oceanografía

**Variabilidad en abundancia, composición y distribución de larvas
planctónicas del langostino *Munida gregaria* en relación a cambios en las
condiciones hidrográficas y productividad en el fiordo Baker-Martínez,
Patagonia chilena**

Tesis para optar al grado de Magister en Ciencias
con mención en Oceanografía

Daniela Andrea Henríquez Durán
CONCEPCIÓN-CHILE
2018

Profesor Guía: Fabián José Tapia Jorquera
Dpto. de Oceanografía, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción

Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado

La Tesis de “*Magister en Ciencias mención Oceanografía*” titulada “Variabilidad en abundancia, composición y distribución de larvas planctónicas del langostino *Munida gregaria* en relación a cambios en las condiciones hidrográficas y productividad en el fiordo Baker-Martínez, Patagonia chilena” de la Srta. *Daniela Andrea Henríquez Durán* y realizada bajo la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, ha sido aprobada por la siguiente Comisión de Evaluación:

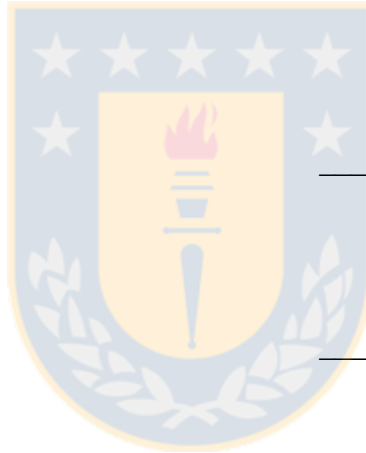
Dr. Fabián Tapia Jorquera
Profesor Guía
Universidad de Concepción

Dr. Silvio Pantoja
Miembro Comité de Tesis
Universidad de Concepción

Dr. Leonardo Castro Cifuentes
Miembro Comité de Tesis
Universidad de Concepción

Dr. Carlos Moffat Varas
Miembro Comité de Tesis
University of Delaware

Dr. Fabián Tapia Jorquera
Director
Programa de Magister en Oceanografía
Universidad de Concepción



DEDICATORIA

Este trabajo va dedicado a mi padres, mis hermanas, mi pareja y su familia por su enorme cariño y motivación durante este largo pero hermoso proceso.



AGRADECIMIENTOS

Agradecer al capitán de la embarcación Sur-Austral de la Universidad de Concepción, Rodrigo Mansilla, por brindar su apoyo durante las campañas oceanográficas en Patagonia.

Al equipo de terreno y laboratorio: Valentina Manríquez, Nelson Hidalgo y Claudio Iturra.

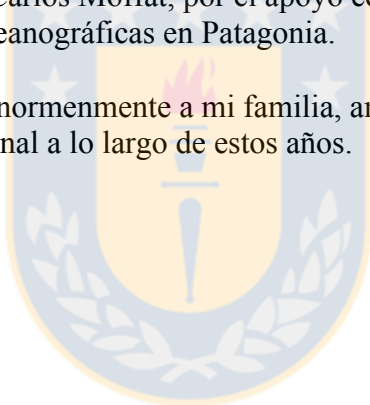
A mi profesor guía, Dr. Fabián Tapia por su gran apoyo en mi formación como profesional. Por sus sugerencias y comentarios que han mejorado significativamente mi investigación.

Al Programa de Magíster en Oceanografía de la Universidad de Concepción, que ha contribuido en mi crecimiento como profesional del área de las ciencias de la tierra.

Agradecer a Dirección de Postgrado de la Universidad de Concepción por la beca de matrícula obtenida durante los primeros dos años de carrera.

Al Centro COPAS Sur-Austral (CONICYT PIA PFB-31) y al Proyecto CONICYT Chile-USA, USA2012-0012 del Dr. Carlos Moffat, por el apoyo económico personal y para la realización de las campañas oceanográficas en Patagonia.

Finalmente, quiero agradecer enormemente a mi familia, amigos y compañeros del magister por el apoyo y amor incondicional a lo largo de estos años.



Curriculum Vitae

Daniela Andrea Henríquez Durán

Nacido el 13 de Julio, 1989, en Santiago, Chile

2008-2013: Bióloga Marina, Universidad de Concepción, Chile

2015-2018: Candidata a grado de Magíster en Ciencias con mención en Oceanografía,
Universidad de Concepción, Chile.

PUBLICACIONES

Tapia, F., Henríquez, D., Moffat, C (2018) Seasonal and weekly variability in the abundance and stage structure of planktonic *Munida gregaria* larvae along a Patagonian fjord. Estuarine, Coastal and Shelf Science (En revisión)

ÁREAS DE INVESTIGACIÓN

Principal: Oceanografía costera

Secundaria: Ecología

EXPERIENCIA DOCENTE

Ayudante de los siguientes cursos de pregrado:

- Zoología General II. Universidad de Concepción, Chile, agosto a diciembre 2011
- Biología de Recursos de Invertebrados I. Universidad de Concepción, Chile, marzo a julio, 2012.
- Biología de Recursos II. Universidad de Concepción, Chile, agosto a diciembre 2012.
- Computación Básica. Universidad de Concepción, Chile, marzo a julio, 2016.

CRUCEROS OCEANOGRÁFICOS

- Crucero de investigación en el fiordo Baker, COPAS Sur-Austral, Universidad de Concepción, Chile, enero 2016.

- Crucero de investigación en el fiordo Baker, COPAS Sur-Austral, Universidad de Concepción, Chile, marzo 2016.
- Crucero de investigación en el fiordo Baker, COPAS Sur-Austral, Universidad de Concepción, Chile, agosto 2016
- Crucero de investigación en el fiordo Baker, COPAS Sur-Austral, Universidad de Concepción, Chile, enero 2017.

EXTENSIÓN Y DIVULGACIÓN CIENTÍFICA

4 Octubre 2015 Monitora de la muestra ChileMio durante la jornada del “*Día de las Ciencias en familia*” en la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas de la Universidad de Concepción.

6 Octubre 2015 Expositora del Centro COPAS Sur-Austral en actividad 1000 científicos 1000 aulas, Programa EXPLORA CONICYT. Charla titulada “*Diversidad de Mamíferos de Chile*” realizada en la Escuela Cerro Alto José Opazo Díaz E-383, comuna de Constitución, Región del Maule.

6 Octubre 2015 Expositora del Centro COPAS Sur-Austral en actividad 1000 científicos 1000 aulas, Programa EXPLORA CONICYT. Charla titulada “*Diversidad de Mamíferos de Chile*” realizada en la Escuela San Pedro de Molina F-290, comuna de Molina, Región del Maule.

23 Octubre 2015 Expositora del Centro COPAS Sur-Austral en actividad 1000 científicos 1000 aulas, Programa EXPLORA CONICYT. Charla titulada “*Diversidad de Mamíferos de Chile*” realizada en el Liceo Técnico La Araucana, comuna de Concepción, Región del Biobío.

17 Mayo 2016 Monitora en muestra científica ChileMio realizada en el Liceo Rebeca Matte Bello, Concepción.

24-26 Mayo 2016 Stand Centro COPAS Sur-Austral (Departamento de Oceanografía, Universidad de Concepción) – XXXVI Congreso de Ciencias del Mar, Universidad de Concepción, Campus Concepción.

8 Junio 2016 Stand Centro COPAS Sur-Austral (Departamento de Oceanografía, Universidad de Concepción) en “Día Mundial de los Océanos”, realizado en los Tribunales de Justicia, Concepción.

22 Marzo 2017 Monitora en actividad “Escuela a Bordo” para alumnos de 8° básico del Colegio Brasil de Concepción, realizada en Talcahuano.

Noviembre 2017 Monitora en muestra ChileMio - V Congreso de Oceanografía Física, Meteorología y Clima, Universidad de Concepción.

28 Marzo 2018 Monitora en actividad de terreno “Chile mas Mar que Tierra”, realizada en localidades de Coliumo y Dichato. Exposición stand ChileMio, Centro COPAS Sur-Austral.

7 Mayo 2018 Monitora en muestra ChileMio, Centro COPAS Sur-Austral. Lanzamiento mes del Mar. Dichato.

CONGRESOS

Mayo 2014: XXXIV Congreso de Ciencias del Mar, Osorno. Exposición oral: “*Variabilidad espacial y temporal en la relación entre nitrato y condiciones hidrográficas en la costa de Chile centro-norte*”. D. Henríquez D, F. Tapia J.

Septiembre 2014: III Encuentro Estudiantil de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción. Exposición oral: “*Variabilidad espacial y temporal en la relación entre nitrato y condiciones hidrográficas en la costa de Chile centro-norte*”. **D. Henríquez D, F. Tapia J.**

Mayo 2017: XXXVII Congreso de Ciencias del Mar, Valparaíso. Exposición oral: “*Distribución de larvas de *Munida gregaria* en relación a las condiciones hidrográficas en el sistema de canales Martínez/Baker*”. D. Henríquez, F. Tapia y C. Moffat.

Tabla de contenidos

CURRICULUM VITAE.....	v
Índice de Figuras.....	x
Índice de Tablas.....	xiii
RESUMEN	xiv
ABSTRACT	xvi
1.- INTRODUCCIÓN	1
1.1. Región de fiordos en Chile.....	1
1.2. Variabilidad hidrográfica y biogeoquímica	2
1.3. Características del área de estudio y composición del meroplancton.....	3
1.4. Modelo actual de la dinámica poblacional de <i>Munida gregaria</i>	5
2.- HIPÓTESIS Y OBJETIVOS ESPECÍFICOS	7
2.1. Objetivo General	7
2.2. Objetivos específicos.....	7
3. MATERIAL Y MÉTODOS	9
3.1. Área de estudio	9
3.2. Caracterización de la variabilidad hidrográfica e hidrodinámica a lo largo del fiordo	10
3.3. Caracterización de la distribución, abundancia y composición por estadios de <i>Munida gregaria</i>	12
3.4. Análisis de datos	14
3.4.1. Procesamiento de datos hidrográficos	14
4. RESULTADOS	16
4.1. CAPÍTULO 1. Variabilidad estacional y semanal en la abundancia y estructura por estadios de larvas planctónicas de <i>Munida gregaria</i> a lo largo de un fiordo Patagónico ...	16
4.2. CAPÍTULO 2. Variabilidad espacial y temporal de larvas de <i>Munida gregaria</i> en relación al patrón de clorofila-a registrado a lo largo del fiordo Baker-Martínez	54
5. DISCUSIÓN	57

5.1. Variabilidad en la distribución de larvas y composición por estadios	58
5.2. Estructura hidrográfica y dinámica en los aportes de agua dulce	61
5.3. Modelo de funcionamiento de la población de <i>Munida gregaria</i> : una revisión	62
5.4. Variabilidad a gran escala: Futuros escenarios climáticos	64
6. CONCLUSIONES	67
7. REFERENCIAS	69



Índice de Figuras

- Figura 1.-** Área de estudio y ubicación de estaciones de muestreo (izquierda) en el contexto de la Patagonia central (derecha). Puntos amarillos indican estaciones donde sólo se realizaron perfiles de CTD. Puntos púrpuras corresponden a estaciones donde se realizaron muestreos oblicuos de zooplancton y perfiles de CTD. Puntos verde, azul y naranja corresponden a las posiciones de las estaciones hidrológicas para datos de caudales y precipitación.....10
- Figura 2.-** Series de tiempo (izquierda) y climatología mensual (derecha) para registros de caudal de ríos (a, b) y precipitación (c, d) obtenidos desde estaciones hidrológicas/meteorológicas desde la Dirección General de Aguas (DGA) para los ríos Baker y Pascua. Los datos fueron obtenidos desde el explorador climático CR2 (<http://explorador.cr2.cl>).....11
- Figure 1.-** Study area and location of sampling sites (left) in the context of central Patagonia (right). Yellow dots indicate sites where only CTD profiling was conducted. Purple dots correspond to sites where vertical plankton tows and water sampling for nutrient analyses were also conducted. Positions of the hydrological stations from which outflow and precipitation data were gathered are also shown (see Methods).....24
- Figure 2.-** Time series (left) and monthly climatologies (right) for river outflow (a, b) and precipitation (c, d) records gathered from hydrological/meteorological stations maintained by Chile's Dirección General de Aguas (DGA) on rivers Baker and Pascua. Data were downloaded from the CR2 Climate Research Center's Climatic Explorer (<http://explorador.cr2.cl>).....25
- Figure 3.-** T-S diagrams based on hydrographic profiles collected during CTD surveys along the Martínez and Baker channels between January 2016 and January 2017. Contours indicate potential density (minus 1000, σ_θ) and the color scale corresponds to depth (m). Dashed lines in (a) show the temperature and salinity ranges for Estuarine Water (EW) and Modified Subantarctic Water (MSAAW). Only data corresponding to 0-100 depth are shown in this figure.....30
- Figure 4.-** Along-channel sections for temperature (a-b), salinity (c-d), chlorophyll-a (e-f), and turbidity (g-h) for channels Martínez (left) and Baker (right) in **January 2016**. Position of

each CTD (black triangles) is shown as distance to the corresponding river mouth, i.e. Baker for Martínez channel and Pascua for Baker channel. Black contours in a-b correspond to 10°C, white contours in c-d show isopycnals, whereas black contours in e-f indicate 1 mg/m³.....32

Figure 5.- Along-channel sections for temperature (a-b), salinity (c-d), chlorophyll-a (e-f), and turbidity (g-h) for channels Martínez (left) and Baker (right) in **August 2016**. Position of each CTD (black triangles) is shown as distance to the corresponding river mouth, i.e. Baker for Martínez channel and Pascua for Baker channel. Contours in individual panels as in Figure 3.....33

Figure 6.- Along-channel sections for temperature (a-b), salinity (c-d), chlorophyll-a (e-f), and turbidity (g-h) for channels Martínez (left) and Baker (right) in **January 2017**. Position of each CTD (black triangles) is shown as distance to the corresponding river mouth, i.e. Baker for Martínez channel and Pascua for Baker channel. Contours in individual panels as in Figure 3.....34

Figure 7.- Sections for temperature (a-b), salinity (c-d), chlorophyll-a (e-f), and turbidity (g-h) along the Martínez channels during the two passes conducted in January 2017: 11-12 January (left) and 18-20 Jan (right). Position of each CTD (black triangles) is shown as distance to the Baker river mouth. Contours in individual panels as in Figure 3.....35

Figure 8.- Diurnal and along-fjord distribution of the fraction of total larval abundance found in the surface layer (0-10 m) during the zooplankton surveys conducted along the Baker-Martínez fjord in (a) January 2016, (b) August 2016, and (c) January 2017. Positive values (red shading) correspond to cases in which larvae were more abundant in the surface layer, whereas negative values (blue shading) indicate higher abundance in the sub-surface layer (10-50 m). Dotted vertical lines on each panel indicate midday. Times >1 in (b) correspond to evening sampling..... 36

Figure 9.- Total and stage-specific depth-averaged abundance of *Munida gregaria* larvae along channels Martínez (top) and Baker (bottom) during summer and winter surveys conducted between January 2016 and January 2017.....37

Figure 10.- Distribution of stage-specific abundance of *Munida gregaria* larvae relative to mean potential temperature and salinity within the depth interval spanned by each zooplankton tow during each survey. Abundances for both channels (Martínez and Baker) and shown

together in each panel. The size of circles is proportional to larval abundance, and the colors signify larval stage. Gray contours correspond to isopycnals.....38

Figure 11.- Distribution of stage-specific abundance of *Munida gregaria* larvae relative to mean salinity and chlorophyll-a within the depth interval spanned by each zooplankton tow during each survey. Abundances for both channels (Martínez and Baker) and shown together in each panel. The size of circles is proportional to larval abundance, and the colors signify larval stages.....39

Figure 12.- Results of the Principal Components Analysis (PCA) applied to environmental variables measured along the Baker-Martínez fjord system in (a) January 2016, (b) August 2016, and (c) January 2017. Only measurements collected on the first part of the January 2017 campaign were used.....40

Figure 13.- Climatology of water-column temperatures recorded between 2008 and 2016 at a mooring deployed near the Baker river mouth, at the head of the Baker-Martínez fjord. Heights on the y axis are relative to the bottom. Mean depth at the mooring site was 24 m. Color scale corresponds to temperatura (°C).....46

Figura 3.- Clorofila-a integrada [mg m^{-2}] (símbolos verdes) y abundancia larval integrada [ind m^{-2}] (símbolos amarillos) a lo largo del fiordo Baker-Martínez. Las distancias a lo largo de cada sección son relativas a la estación más cercana a la boca de los ríos Baker (canal Martínez) y Pascua (canal Baker). Para la campaña de 2017 (paneles e-f), los círculos y diamantes corresponden al primer y segundo transecto por el canal Martínez respectivamente.....56

Figura 4.- Climatología de temperaturas de la columna de agua reportada desde el 2008 al 2016 mediante sensores instalados cerca de la boca del río Baker, en la cabeza del fiordo Baker-Martínez. Las elevaciones en el eje y son relativas al fondo. La profundidad media de anclaje de 24 m. Escala de colores corresponde a la temperatura (°C).....64

Índice de Tablas

Table 1.- Statistics for river outflow and cumulative precipitation during the 30 days prior to each survey. Data from Chile's Dirección General de Aguas (DGA) provided online by the CR2 Climate Research Center through its Climate Explorer (http://explorador.cr2.cl).....	29
Table 2.- Pearson's coefficients (and p-values in parentheses) obtained from the analysis of correlation between depth-averaged abundance of <i>Munida gregaria</i> larvae and the first principal component (PC1) of hydrographic variability along the Baker-Martínez fjord system. Significant correlations are shown in bold-face.....	40
Tabla 3.- Correlación de Kendall (valores p en paréntesis) obtenidos desde análisis de correlación entre abundancia de larvas de <i>Munida gregaria</i> y clorofila-a integradas verticalmente.....	55



Variabilidad en abundancia, composición y distribución de larvas planctónicas del langostino *Munida gregaria* en relación a cambios en las condiciones hidrográficas y productividad en el fiordo Baker-Martínez, Patagonia chilena

Autor: Daniela Henríquez Durán, Año: 2015, Profesor guía: Fabián Tapia Jorquera

RESUMEN

El langostino de los canales *Munida gregaria* es un componente importante de las tramas tróficas en fiordos y canales de la Patagonia chilena (41-56°S). Los patrones de distribución de larvas planctónicas de esta especie sugieren una estrecha conexión entre el ciclo reproductivo y la variabilidad estacional en condiciones hidrográficas y productividad. En este trabajo se analizan los cambios estacionales y semanales (escala sinóptica) en la abundancia y composición por estadios de larvas de *M. gregaria* a lo largo del fiordo Baker-Martínez, en la Patagonia chilena (47,5°S) y se evalúa su relación con la variabilidad en condiciones hidrológicas e hidrográficas, así como su consistencia con un modelo de funcionamiento de la población actualmente aceptado. Se realizaron tres campañas oceanográficas (2 en verano y 1 en invierno) entre enero de 2016 y enero de 2017, con perfiles hidrográficos en 32 estaciones a lo largo del fiordo y muestras estratificadas de zooplancton en 17 de ellas. Se observó la presencia de larvas zoea (estadios ZI a ZV) en todas las campañas, con una alta variabilidad entre campañas tanto en abundancia como en composición por estadios. En verano (máximo caudal de ríos Baker y Pascua) las larvas fueron más abundantes en la sección exterior del fiordo y exhibieron una estructura mixta en la composición por estadios (ZI a ZV). En invierno (mínimo caudal de ríos), todas las larvas encontradas correspondieron al estadio más temprano (ZI), la abundancia fue menor, y la distribución más homogénea a lo largo del fiordo. Aunque ni la abundancia larval ni la composición por estadios observadas en las muestras profundidad-específicas se asociaron directamente con el patrón observado para la clorofila-a, el patrón a lo largo del fiordo en abundancia larval integrada se correlacionó positivamente en verano con el primer componente principal de la estructura hidrográfica, que explicó un 76-89% de la variabilidad total y representó el grado de influencia marina en las condiciones hidrográficas en cada punto de muestreo. El hecho de que las larvas ZI se encontraran en todas las campañas, y fueran más abundantes en verano que en invierno, cuestiona el modelo de periodicidad reproductiva y dinámica larval actualmente propuesto

para *M. gregaria* en los fiordos y canales de la Patagonia. Dado el rol trófico de esta especie y su potencial importancia para las pesquerías de la región, se requiere comprender en mayor detalle su comportamiento reproductivo y ecología larval, especialmente bajo escenarios climáticos que indican un cambio en el balance entre agua dulce y forzamiento oceánico en este y otros fiordos de la Patagonia.

Palabras claves: *Munida gregaria*, estadios larvales, fiordo, río Baker.



Variability in the abundance, composition, and distribution of planktonic larvae of the squat lobster *Munida gregaria* relative to changes in hydrography and productivity along the Baker-Martinez fjord, Chilean Patagonia

By: Daniela Henríquez Durán, Year: 2015, Advisor: Fabián Tapia Jorquera

ABSTRACT

The squat lobster *Munida gregaria*, is an important component of food webs along the fjords and channels of Chilean Patagonia (41-56°S). The patterns of larval distribution observed for this species suggest a strong connection between the reproductive cycle and seasonal variability in hydrography and productivity. We explored the seasonal and weekly changes (synoptic scale) in the abundance and stage composition of *M. gregaria* larvae along the Baker-Martínez fjord, in central Patagonia (47.5°S), and tested their relationship with hydrographic variability, as well as their consistency with the currently accepted model of reproduction. Three oceanographic surveys (2 in summer and 1 in winter) were conducted between January 2016 and January 2017. Hydrographic profiles were gathered from 32 sampling stations, whereas depth-stratified plankton samples were obtained from 17 out of 32 sites. Larvae of *M. gregaria* were found in all surveys, exhibiting high variability in abundance and stage structure along the fjord. In the summer (maximum river outflow), larvae were more abundant in the outer section of the fjord and exhibited a mixed structure in stage composition (ZI to ZV). During winter (minimum outflow), larvae were less abundant than in summer, more homogeneously distributed along the fjord, and consisted exclusively of early stages (ZI). Although depth-specific larval abundance and stage structure were not directly associated with chlorophyll-a concentrations, the along-fjord pattern of depth-integrated larval abundance during summer was positively correlated with the first principal component of hydrographic structure, which accounted for 76-89% of total variability and represented the degree of marine influence on hydrographic conditions at each sampling station. The fact that ZI larvae were found in all surveys, and were more abundant in summer than in winter, questions the model of reproductive periodicity and larval dynamics currently held for *M. gregaria* in the fjords and channels of Patagonia. Given the importance of this species for the Patagonian food webs, a better understanding of its reproductive behavior and larval ecology

is needed, especially under climate scenarios of declining freshwater discharges and a shift in the balance between ocean forcing and river influence along this and other Patagonian fjords.

Keywords: *Munida gregaria*, larval stages, fjord, Baker river



1. INTRODUCCIÓN

1.1 Región de fiordos en Chile

La zona sur austral de Chile es una de las regiones de fiordos más extensas en el mundo, abarcando desde el fiordo Reloncaví en el extremo noreste de la región de Los Lagos (41,5°S), hasta Cabo de Hornos en la región de Magallanes (55,9°S) (Silva y Palma 2008). Se caracteriza por presentar una geometría costera compleja de fiordos, canales, islas y archipiélagos, abarcando una longitud de 1.600 km y un área superficial de aproximadamente 240.000 km² (Palma y Silva, 2004). A lo largo de esta región se encuentran numerosos aportes de agua dulce provenientes de descargas de ríos de régimen pluvial, nival o mixto (Dávila *et al.* 2002), deshielos de glaciares (Moffat *et al.* 2018), y precipitación directa (2.000 - 7.000 mm año⁻¹, DGA 1987, Strub *et al.* 1998), además de fuentes adicionales y hasta ahora no cuantificadas como la escorrentía superficial. En conjunto, estos aportes de agua dulce producen fuertes gradientes verticales y horizontales en condiciones hidrográficas y físico-químicas a lo largo de los canales y fiordos a lo largo de la región (González *et al.* 2013). Además, se genera un patrón de circulación característico conocido como circulación estuarina, la que en términos generales se caracteriza por presentar una estructura de dos capas estratificadas: una capa superficial de agua salobre de baja densidad, que se mueve hacia la boca del fiordo a un rango de velocidades entre 5 y 10 cm s⁻¹, una fuerte pycnoclina a aproximadamente 20-30 m de profundidad, y una capa salina de mayor densidad que ingresa al sistema – en dirección a la cabeza – con velocidades que oscilan entre 0.5 y 3 cm s⁻¹ (Ross *et al.* 2014, Silva *et al.* 1997, Silva y Calvete, 2002, Valle-Levinson *et al.* 2007, Castillo *et al.* 2012).

Este esquema de circulación estuarina típica puede variar en algunos fiordos de la Patagonia, tales como el fiordo Reloncaví, en el cual se ha documentado un patrón de circulación de tres capas: una delgada capa superficial (< 5 m), una capa intermedia de mayor espesor y una capa profunda (> 100 m). En la primera y tercera capa se produce un flujo neto de agua hacia la boca del fiordo, mientras que en la capa intermedia estaría entrando agua hacia la cabeza (Valle-Levinson *et al.* 2007). Este patrón de circulación podría estar modulado por efectos de marea no lineales generados cerca de la cabeza del fiordo (Valle-Levinson *et al.*

2007, Valle-Levinson *et al.* 2014). Por otro lado, el fiordo Puyuhuapi (44°19'S) exhibe un patrón de circulación estuarina típica de dos capas, con una capa superficial altamente variable a escala estacional, principalmente en términos de salinidad. En términos de estratificación de la columna de agua, el fiordo Puyuhuapi se separaría en dos secciones: una parte norte caracterizada por una alta estratificación y una parte sur menos estratificada y parcialmente mezclada principalmente en época de primavera-verano (Schneider *et al.* 2014), a diferencia de otros fiordos Patagónicos (e.g. sistema de canales Baker-Martínez y fiordo Reloncaví) en que se ha observado una capa superficial permanente de baja salinidad (Aiken 2012, Valle-Levinson *et al.* 2007, Castillo *et al.* 2012, Pérez-Santos *et al.* 2014).

1.2. Variabilidad hidrográfica y biogeoquímica

Los fiordos cumplen un rol importante en la productividad biológica y en el ciclo del carbono en sistemas acuáticos de altas latitudes (Burrell 1988, Silva *et al.* 1997, 1998, González *et al.* 2011). Estos sistemas reciben e intercambian grandes cantidades de materia orgánica, tanto de la producción planctónica *in situ* (marina y estuarina) como de fuentes alóctonas (detritus de plantas terrestres, residuos urbanos), la que es transportada hacia la zona estuarina por cursos de agua dulce (Burrell 1988, Walsh 1991, Rojas y Silva 2005).

La interacción entre el forzamiento oceánico y los aportes de agua dulce a lo largo del fiordo determina las escalas de variabilidad dominantes en condiciones hidrográficas e hidrodinámicas (Farmer y Freeland 1983, Dávila *et al.* 2002, Goebel *et al.* 2005, Aiken 2012, Schneider *et al.* 2014). Los gradientes horizontales y verticales producidos por la combinación de estos factores tienen una fuerte influencia en la estructura espacial y la productividad primaria, los flujos de carbono y la estructura comunitaria en el plancton y bentos de estos sistemas (Nielsen y Andersen, 2002, González *et al.* 2013, Meerhoff *et al.* 2014, Smith *et al.* 2015, Quiroga *et al.* 2016).

La estructura comunitaria del zooplancton en fiordos y canales de la Patagonia está dominada por crustáceos holoplanctónicos, principalmente copépodos y eufáusidos, seguido de quetognatos y grupos de gelatinosos carnívoros como cnidarios y sifonóforos (Palma y Silva 2004). En cuanto al meroplancton, las etapas larvarias de los crustáceos decápodos y

otros invertebrados bentónicos como los bivalvos y los gastrópodos son dominantes (Meerhoff *et al.* 2014a).

Se ha reportado ampliamente que procesos advectivos tales como corrientes de marea y flujos verticales típicos de la circulación estuarina son los principales impulsores físicos del transporte de larvas planctónicas desde y hacia los estuarios (e.g. Cronin y Forward 1982, Rothlisberg *et al.* 1983, Queiroga *et al.* 2006). Este tipo de circulación, combinada con los patrones de natación vertical que muestran varios grupos de zooplancton, puede promover la retención y/o exportación de determinados estadios larvales, influyendo en su distribución en la columna de agua dentro de estos sistemas (Basedow *et al.* 2004, DiBacco *et al.* 2001). Cabe destacar la importancia de estas zonas como áreas de desove y/o reclutamiento de un amplio grupo de peces e invertebrados, los que han desarrollado estrategias reproductivas para prevenir el fuerte impacto advectivo, especialmente sobre estadios tempranos de desarrollo (Jhonson y Gonor 1982, Boehlert y Mundy 1988, Landaeta y Castro 2006).

1.3. Características del área de estudio y composición del meroplancton

El sistema de canales Baker-Martínez es una extensa red de canales y fiordos localizados en Patagonia centro (47,5-47,8°S 74,5-73,5°W), al este del Golfo de Penas y entre los Campos de Hielo Patagónicos Sur y Norte. Se caracteriza por presentar una batimetría y geometría costera compleja (ver Piret 2016) y dos canales principales (Martínez y Baker), a lo largo de los cuales se observan fuertes gradientes de salinidad superficial, con valores cercanos a cero cerca de la desembocadura de los dos ríos principales (Baker y Pascua) y alrededor de 32 cerca del Golfo de Penas (Aiken 2012, González *et al.* 2013). Este gradiente de salinidad también se ve reflejado en la distribución de sedimentos en suspensión a lo largo de ambos canales, con concentraciones de 50-100 g m⁻³ hacia la cabeza y <1 mg m⁻³ hacia la boca, cerca del Golfo de Penas (González *et al.* 2013).

La producción primaria y la biomasa de fitoplancton a lo largo de este sistema muestran un patrón espacio-temporal, modulado fuertemente por cambios estacionales en la hidrografía y disponibilidad de nutrientes. Las tasas de producción primaria integrada en la sección interna de este fiordo alcanzan los 91 mg C m⁻² d⁻¹ en primavera-verano, con valores notablemente menores en época de invierno (Aracena *et al.* 2011, Quiroga *et al.* 2016). Las

concentraciones de clorofila superficial en esta área fluctúan entre 1 mg m^{-3} en primavera-verano y $< 0,5 \text{ mg m}^{-3}$ en invierno (González *et al.* 2013, Quiroga *et al.* 2016).

El meso-zooplancton en este sistema está dominado numéricamente por copépodos y eufáusidos, mientras que el micro-zooplancton estaría mayormente representado por dinoflagelados tecados. En cuanto al meroplancton, las larvas de bivalvos y crustáceos son las más abundantes, aunque la estructura comunitaria varía estacionalmente en estrecha relación con las fluctuaciones estacionales en aportes de agua dulce a este fiordo (Meerhoff *et al.* 2014a). Entre los crustáceos cuyas larvas forman parte del meroplancton de este sistema, una especie destacada es el langostino Patagónico *Munida gregaria*, el cual representa una fracción importante de la comunidad bentónica, constituyendo más de la mitad de la biomasa de invertebrados en sistemas de fiordos (Arntz y Gorny 1996).

Munida gregaria (Fabricius, 1793) (Decapoda, Anomura, Munididae) se encuentra en toda la Patagonia, desde la costa de Chiloé (41°S) hasta el Cabo de Hornos (56°S) en el lado Pacífico, y hacia el norte por el Atlántico hasta las costas de Uruguay (35°S), incluyendo las Islas Malvinas (Islas Falkland). Además es posible encontrarlo en las costas de Australia y Nueva Zelandia (Rayner 1935, Boschi 1979, Zeldis 1985, Boschi y Gavio 2005, Retamal y Moyano 2010). Su ciclo de vida comprende tres fases distintas: larvas planctónicas (5 zoeas y 1 megalopa), juveniles pelágicos y adultos bentónicos (Williams 1973, Williams 1980, Zeldis 1985). Los juveniles y adultos se alimentan de detritus (material orgánico suspendido y depositado en sedimentos superficiales), y se cree que contribuyen sustancialmente al flujo de materia y energía desde el detritus hasta los niveles tróficos superiores (Romero *et al.* 2004).

La distribución batimétrica de esta especie está sujeta al hábitat pelágico y bentónico que presentan sus dos morfotipos (Varisco y Vinuesa 2007, Pérez-Barros *et al.* 2008), comprendida entre los 0 y 1100 m de profundidad (Retamal 1973, 1974, Gorny 1999). Se ha documentado que tanto las etapas avanzadas (post-larvas y juveniles) como la población adulta de *Munida gregaria* realiza migraciones verticales a lo largo de la columna de agua (Zeldis 1985), y pareciera estar asociada con el ciclo mareal (Castro *et al.* 2001, Meerhoff *et al.* 2013). Esta especie alcanza grandes enjambres, con densidades de hasta 27 ind m^{-2} (Retamal y Gorny 2001), y puede constituir una fracción importante de la comunidad, representando más de la mitad de la biomasa de especies de invertebrados bentónicos (Arntz y Gorny 1996, Arntz *et al.* 1999).

Esta especie es parte de la dieta de muchas especies en la región, incluidos peces, mamíferos marinos, aves e incluso otros crustáceos (Thompson 1993, Rodríguez y Bahamonde 1986, Schiavini *et al.* 1997, Vinuesa y Varisco 2007). La dinámica reproductiva y larval de esta especie en la Patagonia chilena parece estar estrechamente relacionado con la dinámica estacional de las aguas interiores (León *et al.* 2008).

1.4. Modelo actual de la dinámica poblacional de *Munida gregaria*

En relación al ciclo de vida de *Munida gregaria* en los canales Patagónicos, las observaciones publicadas hasta ahora sobre la distribución espacial de diferentes estadios larvales (e.g. León *et al.* 2008) han llevado a plantear un modelo conceptual del ciclo de vida y dinámica reproductiva de esta especie. Se ha propuesto que las hembras grávidas migrarían en época de invierno hacia canales interiores, donde ocurriría la eclosión y liberación de los primeros estadios larvales (zoeas) al plancton. Entre fines de invierno y comienzos de primavera, las zoeas tempranas de *M. gregaria* se transportarían desde la sección interna hacia la sección media de los fiordos (áreas con mayor influencia marina), mientras que en primavera-verano los estadios larvales avanzados (zoeas tardías y post-larvas) se desplazarían en la dirección opuesta, desde la sección externa hacia la cabeza del fiordo (León *et al.* 2008). Desafortunadamente, la información disponible sobre los patrones espacio-temporales en la abundancia de larvas de *M. gregaria* al interior de fiordos Patagónicos es aún escasa para verificar si modelo de funcionamiento poblacional recién planteado es correcto (véase Mujica *et al.* 2013 para datos primaverales que abarcan 41-47°S). En el caso particular del canal Martínez (47,5°S), los datos derivados de muestreos mensuales de zooplancton realizados en la cabeza del fiordo durante varios años, revelaron un aumento estacional en la abundancia de post-larvas y juveniles cerca de la desembocadura del río Baker, con valores máximos durante el período de máximo caudal del río en el verano austral (Meerhoff *et al.* 2013). Observaciones más recientes (Meerhoff *et al.* en revisión) indican que las post-larvas de *M. gregaria* encontradas cerca del río Baker en verano consumen materia orgánica de origen terrestre, revelando así una conexión trófica entre el detritus terrestre transportado por el río y las tramas tróficas Patagónicas a través de esta especie. A pesar de estos avances en el

entendimiento de la sincronía entre abundancia larval en la cabeza del fiordo y las descargas de agua dulce, aún no se cuenta con información sobre el patrón de distribución de larvas a lo largo del fiordo y sobre cómo los cambios en dicho patrón se relacionarían con la variabilidad estacional y de menor escala en los aportes de agua dulce y materia orgánica provenientes de los ríos Baker y Pascua.

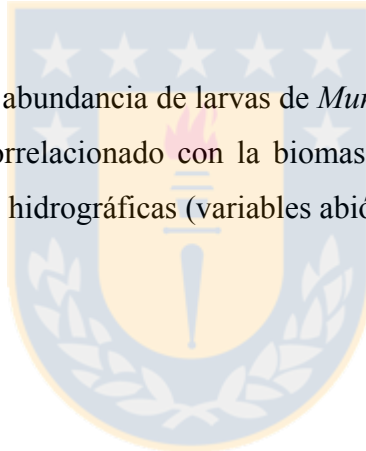
Con base en el modelo descrito anteriormente, y los patrones documentados hasta ahora en la región, la abundancia y la composición de las larvas de *M. gregaria* a lo largo del fiordo deben exhibir un patrón espacial que cambia estacionalmente, con una mayor/menor abundancia de larvas tempranas cerca de la cabeza del fiordo en meses de invierno/verano, y el patrón opuesto para estadios larvales avanzados. Además de estos patrones estacionales, observaciones recientes indican cambios en la estructura hidrográfica a lo largo del fiordo inducidos por el forzamiento del viento a escala sinóptica en la zona del Golfo de Penas (Tapia *et al.* datos no publicados), y sugieren que la distribución espacial de larvas de *M. gregaria* también podría responder a estos cambios a corto plazo.

Dado este contexto, en este trabajo se caracterizó el patrón espacial de abundancia y composición por estadios en las larvas de *Munida gregaria* a lo largo del fiordo Baker-Martínez, y se evaluó la relación entre los patrones de distribución larval y la estructura hidrográfica, que a su vez se ve afectada por cambios estacionales y sinópticos en el balance entre la influencia fluvial y oceánica sobre el fiordo. Comprender el efecto que estas fluctuaciones puedan tener sobre la distribución de larvas planctónicas de *Munida gregaria* es crucial para comprender el efecto que futuros escenarios de cambio climático – principalmente cambios en aportes de agua dulce a los fiordos – podrían tener sobre la dinámica poblacional de esta especie, así como sobre el rol que juega en conectar las tramas tróficas marinas con los aportes terrígenos de nutrientes y materia orgánica transportada por ríos Patagónicos.

2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS ESPECÍFICOS

De acuerdo al modelo de funcionamiento de la población de *Munida gregaria* se plantean las siguientes hipótesis:

- I) La abundancia de larvas de *Munida gregaria* en el sistema de canales Baker-Martínez aumenta hacia la cabeza del fiordo en invierno, y es mayor hacia la boca del fiordo en verano.
- II) La composición por estadios de larvas de *M. gregaria* varía estacionalmente, con un cambio en dominancia numérica de estadios larvales tempranos en invierno a estadios avanzados en verano.
- III) El patrón espacial en la abundancia de larvas de *Munida gregaria* a lo largo del sistema Baker-Martínez está correlacionado con la biomasa fitoplanctónica (clorofila-a) más que con las condiciones hidrográficas (variables abióticas).



2.1. Objetivo General

Caracterizar el patrón espacial en la abundancia y composición por estadios de larvas de *Munida gregaria* a lo largo del fiordo Baker-Martínez, y evaluar la relación entre la distribución de larvas y los cambios estacionales y a escala sinóptica en la estructura hidrográfica, incluyendo biomasa fitoplanctónica, mediados por cambios en los aportes de agua dulce dentro del fiordo, que proviene principalmente de los ríos Baker y Pascua.

2.2. Objetivos específicos

- I) Caracterizar la variabilidad en las condiciones hidrográficas a lo largo del fiordo en estaciones contrastantes en términos de aportes de agua dulce, así como entre semanas consecutivas dentro de una misma estación.

II) Caracterizar la distribución espacial en la abundancia y composición por estadios de larvas de *M. gregaria* a lo largo del fiordo.

III) Evaluar la relación entre la variabilidad temporal y a escala sinóptica en el patrón de distribución de la abundancia larval de *M. gregaria* y la variabilidad en las condiciones hidrográficas a lo largo del fiordo.



3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Área de estudio

El sistema de canales Baker-Martínez, con un área superficial cercana a los 27.000 km² (Dussailant *et al.* 2012), posee dos conexiones hacia mar abierto; por el norte el canal Martínez (3,5 km de ancho), con una longitud aproximada de 100 km y profundidades máximas de ~500 m, y por el sur el canal Baker (5 km de ancho), con una longitud de 130 km aproximadamente y profundidades máximas cercanas a 1000 m (Marín *et al.* 2012, Piret 2016). En estos canales principales desembocan dos de los ríos más importantes de la Patagonia (Baker y Pascua), que descargan agua de lagos de origen glacial hacia la cuenca estuarina. El río Baker nace en el lago Bertrand (46°55,3'S 72°51,3'W) que es alimentado por el lago General Carrera (46°31'S 71°44'W); posee un flujo medio anual de 1133 m³ s⁻¹ (DGA) y una longitud total de 370 km, desplazándose a lo largo del lado Este del Campo de Hielo Norte, hasta desembocar en el canal Martínez, cerca de la localidad de Caleta Tortel (47,5°S 73°34'W). El río Pascua posee un flujo medio anual de 753 m³ s⁻¹ (DGA); nace en el lago O'Higgins (48°55'S 73°07'W) y, luego de recorrer 67 km, desemboca cerca del Glaciar Jorge Montt (48°22'S 73°30'W) (Meerhoff *et al.* 2013, Vargas *et al.* 2011).

Una fuerte señal estacional en la estructura hidrográfica es impulsada principalmente por un cambio estacional en el equilibrio entre la entrada de agua dulce y el forzamiento oceánico (Aiken 2012, Moffat *et al.* 2018). Aunque cuatro ríos descargan agua dulce en este sistema (ver Fig. 1), sólo hay datos hidrológicos disponibles para los ríos Baker y Pascua, que en los últimos cinco años (2013-2017) tuvieron caudales diarios promedio de 862 y 698 m³ s⁻¹, respectivamente (Fig. 2). Ambos ríos muestran un régimen nival, es decir, con máximos y mínimos que coinciden con las estaciones de mayor y menor fusión de hielo (Dávila *et al.* 2002). Después de una disminución sostenida durante el otoño-invierno (mayo-septiembre), alcanzan su caudal mínimo a comienzos de la primavera austral (octubre, ver Fig. 2). El caudal máximo del río Baker (ca. 1200 m³ s⁻¹) ocurre en enero-febrero, mientras que el río Pascua alcanza su máximo (ca. 1000 m³ s⁻¹) durante marzo (Fig. 2). En cuanto a la precipitación pluvial, según los datos disponibles para el área, los valores máximos y mínimos ocurren en meses de otoño-invierno y comienzos de primavera, respectivamente (Fig. 2).

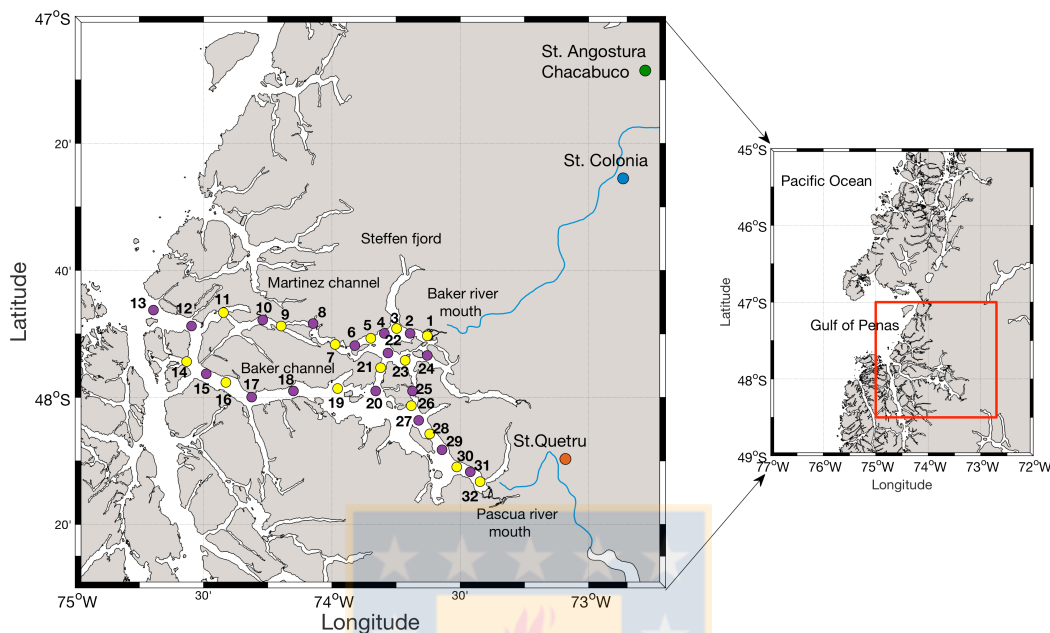


Fig. 1. Área de estudio y ubicación de estaciones de muestreo (izquierda) en el contexto de la Patagonia central (derecha). Puntos amarillos indican estaciones donde sólo se realizaron perfiles de CTD. Puntos púrpuras corresponden a estaciones donde se realizaron muestreos oblicuos de zooplancton y perfiles de CTD. Puntos verde, azul y naranja corresponden a las posiciones de las estaciones hidrológicas para datos de caudales y precipitación. Fuente: Elaboración propia.

3.2. Caracterización de la variabilidad hidrográfica e hidrodinámica a lo largo del fiordo

Se realizaron tres campañas oceanográficas entre enero 2016 y enero 2017, que abarcaron 32 estaciones a lo largo del sistema de fiordos Baker-Martínez (Fig. 1). Dos de estas campañas fueron llevadas a cabo en verano (enero), bajo condiciones de máximo caudal, mientras que la tercera se realizó temporada de mínima descarga (agosto 2016). Todas las prospecciones se realizaron a bordo de la embarcación de investigación “Sur-Austral” (11 m de eslora), operada por el Centro COPAS Sur-Austral de la Universidad de Concepción.

Para caracterizar la estructura de la columna de agua, se obtuvieron perfiles hidrográficos en las 32 estaciones de muestreo. En enero y agosto de 2016 se utilizó un CTD Sea-Bird SBE-25, con una frecuencia de muestreo de 8 Hz y equipado con sensores

adicionales para oxígeno disuelto, fluorescencia y turbidez. Los perfiles durante la campaña de enero de 2017, se obtuvieron utilizando un CTD RBR XR-620, con una frecuencia de muestreo de 6 Hz, acoplado con sensores adicionales para oxígeno disuelto, fluorescencia y turbidez. El CTD se bajó a una velocidad media de 1 m s^{-1} , y hasta profundidades máximas que oscilaron entre 60 y 200 m.

Para proporcionar un contexto para el análisis de las condiciones hidrográficas, se utilizó series de tiempo de precipitación y caudal diario de los ríos Baker y Pascua recopilados por la Dirección General de Aguas de Chile (DGA, www.dga.cl), y distribuidos en línea por el Centro de Investigación del Clima y Resiliencia (CR²) a través de su plataforma web (<http://explorador.cr2.cl>). Los datos de caudal del río Baker correspondieron a la estación Colonia ($47^{\circ}20,8'S$ $72^{\circ}51,6'W$) ubicada ca. 100 km río arriba de la boca, mientras que para el río Pascua se utilizaron datos de la estación Quetru ($48^{\circ}10,3'S$ $73^{\circ}4,4'W$) ubicada ca. 31 km río arriba. Los datos de precipitación se obtuvieron de las estaciones Angostura Chacabuco ($47^{\circ}8,5'S$ $72^{\circ}43,6'W$) y Quetru para los ríos Baker y Pascua, respectivamente (ver Fig. 1). Pevio al cálculo de climatologías mensuales, las series de tiempo diarias de precipitación se convirtieron a series acumuladas mensuales.

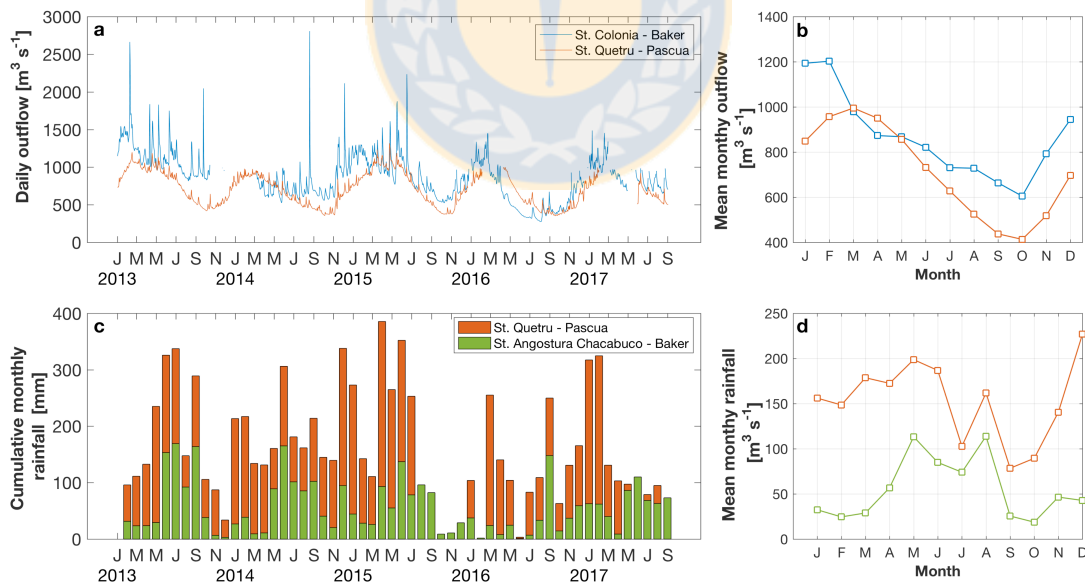


Fig. 2. Series de tiempo (izquierda) y climatología mensual (derecha) para registros de caudal de ríos (a, b) y precipitación (c, d) obtenidos desde estaciones hidrológicas/meteorológicas desde la Dirección General de Aguas (DGA) para los ríos Baker y Pascua. Los datos fueron obtenidos desde el explorador climático CR2 (<http://explorador.cr2.cl>) Fuente: Elaboración propia.

3.3. Caracterización de la distribución, abundancia y composición por estadios de *Munida gregaria*

Para caracterizar la distribución horizontal y vertical de larvas de *M. gregaria*, se obtuvieron muestras de zooplankton en 17 de las 32 estaciones de muestreo (ver Fig. 1, símbolos púrpura) ubicadas a lo largo de los canales Martínez y Baker. Las muestras fueron colectadas utilizando una red Tucker Trawl con abertura de boca de 50x50 cm y un tamaño de malla de 300 μm . La red fue remolcada oblicuamente durante un tiempo promedio de 10 minutos, a una velocidad nominal de 3 nudos, y desde los 50 m de profundidad hacia la superficie. Para cada estación se obtuvieron tres muestras diferentes: una muestra integrada en profundidad (0-50 m), otra desde los 50 m hasta la base de la picnoclina (ca. 10 m) y una tercera muestra desde la picnoclina hasta la superficie (10-0 m). La muestra integrada en profundidad se congeló y se almacenó para análisis químicos posteriores. Las dos muestras estratificadas en profundidad se conservaron en una solución al 5% de formaldehído tamponado con bórax, y se almacenaron para la clasificación en el laboratorio y al conteo de estadios larvales de *Munida gregaria*, según los criterios propuestos por Rayner (1935) y Roberts (1973), utilizando una lupa binocular ZEISS modelo Stemi 305, con doble iluminación Led.

Todas las larvas encontradas en las muestras fueron contadas y clasificadas, es decir, no hubo sub-muestreo. Para convertir los conteos de estadios larvales de *M. gregaria* en datos de abundancia (individuos por m^3), se estimó previamente el volumen de agua filtrada durante cada arrastre de plancton, utilizando un flujómetro mecánico (General Oceanics 2030, EE.UU), acoplado a la boca de la red. El volumen de agua filtrada (m^3) durante el i arrastre se calculó como:

$$v_i = \Delta f_i a c \quad (1)$$

Donde Δf_i es la diferencia entre el conteo final e inicial del número de revoluciones del flujómetro, a es el área de boca de la red ($0,25 \text{ m}^2$) y c es el factor de calibración del flujómetro (m). La fracción de este volumen total correspondiente a cada estrato de

profundidad (es decir, 50-10 y 10-0 m) se obtuvo multiplicando por la fracción del tiempo de arrastre en el momento que la red permanece abierta.

Además de calcular la abundancia de larvas para cada estrato de profundidad, la abundancia media (A_m) en el intervalo de profundidad de 50-0 m se calculó como:

$$A_m = \Sigma C_i / \Sigma V_i \quad (2)$$

Donde el numerador corresponde a la sumatoria de los conteos de larvas en ambos estratos (50-10 y 10-0 m), y el denominador corresponde a la sumatoria de los volúmenes de agua filtrada para cada estrato.

En cada campaña, los arrastres de zooplancton se llevaron a cabo en varios momentos del día, desde el amanecer hasta después de la puesta de sol, como fue el caso durante la campaña de agosto de 2016. Para descartar posibles sesgos en los patrones de distribución a lo largo del fiordo inducidos por cambios diurnos en la distribución vertical de las larvas, se calculó un índice de diferencias verticales en la abundancia larval y se analizó su variación en relación a la hora del día. La fracción de abundancia total que se encontró dentro de la capa superficial (F_{sup}) fue calculada para cada estación como:

$$F_{sup} = (A_{sup} - A_{subs}) / (A_{sup} + A_{subs}) \quad (3)$$

La cual produjo valores positivos/negativos siempre que las larvas fueran más abundantes en la capa superficial/sub-superficial. Se obtuvo valores extremos de +1 y -1 cuando las larvas sólo estuvieron presentes en una de las capas (superficial o sub-superficial, respectivamente). Los tiempos de muestreo para cada estación fueron re-escalados en relación a las horas de salida y puesta del sol del día respectivo como:

$$F_{día} = (T_{muestreo} - T_{salida}) / (T_{puesta} - T_{salida}) \quad (4)$$

De modo que los valores de 0,5 y 1,0 indican el mediodía y puesta de sol, mientras que valores >1 corresponden a muestreo nocturno. La distribución de F_{sup} en función de F_{dia} , y sus cambios a lo largo del fiordo, fueron examinados para cada campaña.

Con el propósito de evaluar la relación entre la distribución de larvas y la biomasa fitoplanctónica a lo largo del fiordo, la abundancia larval y los datos de clorofila-a obtenidos a partir del sensor de fluorescencia, fueron integrados verticalmente (50-0 m) mediante los siguientes cálculos:

$$A_I = \Sigma (A_i \times D_i) \quad (5)$$

Donde A_i corresponde a la abundancia de larvas para el estrato i (50-10 m y 10-0 m) y D_i corresponde a la profundidad del estrato i

$$Chla_I = \Sigma Chla_{i(50-0)} \quad (6)$$

Donde $\Sigma Chla_{i(50-0)}$ corresponde a la sumatoria de las concentraciones de clorofila-a para el estrato integrado (50-0 m) en cada estación i de muestro.

3.4. Análisis de datos

3.4.1. Procesamiento de datos hidrográficos

Los datos brutos obtenidos de los perfiles hidrográficos de cada campaña de muestreo fueron procesados utilizando el software SBE-Data Processing, el cual corresponde a un menú modulador que contiene rutinas de adquisición, despliegue, procesamiento y archivo de datos oceanográficos. La información es adquirida en formato hexagesimal (.hex). El modulo de conversión del programa 'DataConversion' usa los coeficientes de calibración y archivo de configuración del instrumento para crear un nuevo archivo de datos en unidades legibles (.cnv), para el posterior análisis. Los datos fueron promediados a una resolución vertical de 1 m.

Inicialmente, se utilizaron los perfiles hidrográficos para producir diagramas T-S con el fin de identificar las principales masas de agua que estuvieron presentes en el área de estudio durante cada campaña. Posteriormente, se calcularon valores promedio de temperatura potencial y salinidad para el rango de profundidad cubierto por el muestreo de zooplancton (hasta ~ 50 m), con el fin de verificar posibles patrones de abundancia específica por estadios en el espacio T-S. Finalmente, se utilizaron secciones hidrográficas a lo largo del fiordo para comparar la estructura de la columna de agua entre canales y épocas del año.

Con el fin de evaluar el grado de asociación entre la distribución de la abundancia de larvas de *Munida gregaria* y el patrón de clorofila-a a lo largo del fiordo, se calculó el coeficiente de correlación τ de Kendall (Adbi 2007, Kendall 1955) entre las series de abundancia larval y clorofila-a integradas verticalmente, que iguala la profundidad de cada lance del muestreo de zooplancton (hasta 50 m).

Dada la alta correlación observada entre todas las variables ambientales medidas con el CTD, y considerando que probablemente sea una combinación de variables que estaría afectando la distribución de larvas, se utilizó un Análisis de Componentes Principales (PCA) para reducir la dimensionalidad del conjunto de datos y así condensar toda la información ambiental en una sola variable predictora. Antes de realizar el análisis, se obtuvieron valores promedio de profundidad para cada variable y estación de muestreo, de modo que la matriz de datos que ingresó al PCA tenía tantas filas como estaciones de muestreo y cuatro columnas, correspondientes a (1) temperatura, (2) salinidad, (3) clorofila, y (4) turbidez (estas dos últimas variables transformadas logarítmicamente).

Cada variable fue estandarizada previo al cálculo de valores y vectores propios de la matriz de varianza-covarianza. Posteriormente, el primer componente principal identificado (PC1), fue utilizado para analizar la correlación entre la abundancia larval (total, por estadios tempranos: ZI y ZII, y por estadios avanzados: ZIII, ZIV y ZV) y las condiciones hidrográficas. Este análisis se realizó por separado para cada una de las campañas.

4. RESULTADOS

4.1. CAPÍTULO 1. Variabilidad estacional y semanal en la abundancia y estructura por estadios de larvas planctónicas de *Munida gregaria* a lo largo de un fiordo Patagónico

Fabián Tapia, Daniela Henríquez, Carlos Moffat
Enviado a Estuarine, Coastal and Shelf Science

Resumen

El langostino de los canales *Munida gregaria*, es un componente importante de las tramas tróficas Patagónicas. Sus larvas se han encontrado en canales y fiordos a lo largo de la Patagonia chilena (41-56°S), con patrones de distribución que sugieren una fuerte conexión entre el ciclo reproductivo de esta especie y cambios estacionales en las propiedades hidrográficas y la productividad. Se examinaron los cambios estacionales y a escala semanal en la abundancia y composición por estadios de larvas de *Munida gregaria* a lo largo del fiordo Baker-Martínez en la Patagonia central (47,5°S), para evaluar su asociación con la variabilidad hidrográfica a lo largo del fiordo, así como su consistencia con el modelo actualmente aceptado de migración y reproducción de esta especie. A partir de tres campañas estacionales (2 de verano y 1 de invierno), realizadas entre enero 2016 y enero 2017, se obtuvo perfiles hidrográficos en 32 estaciones de muestreo y muestras estratificadas de zooplancton desde 17 de las 32 estaciones. Se encontraron larvas de *M. gregaria* en todas las campañas, con una alta variabilidad tanto en su abundancia como en la composición por estadios a lo largo del fiordo y entre estaciones. Las larvas fueron 6 veces más abundantes en verano (67,8 ind 100 m⁻³) que en invierno (11,4 ind 100 m⁻³), donde la etapa larval más temprana (ZI) siempre fue numéricamente dominante (> 70% en verano y 100% en invierno). Las distribuciones encontradas en verano mostraron un patrón espacial que fue consistente con el aumento en la abundancia total y con la ocurrencia de los estadios larvales avanzados hacia la sección externa del fiordo, mientras que en temporada de invierno las abundancias fueron más homogéneas a lo largo del fiordo. La abundancia larval integrada en profundidad en verano se correlacionó positivamente con el primer componente principal de la estructura hidrográfica a lo largo del fiordo, que explicó un 76-89% de la variabilidad hidrográfica total en verano y representó el grado de influencia marina en las condiciones hidrográficas a lo largo del fiordo. El hecho de que las larvas ZI se encontraran en todas las campañas, y fueran más abundantes

en verano que en invierno, cuestiona el modelo de periodicidad reproductiva y dinámica larval hasta ahora propuesto para *M. gregaria* en los fiordos y canales de la Patagonia. Dada la importancia de esta especie para las tramas tróficas Patagónicas, es necesario obtener una mejor comprensión de su comportamiento reproductivo y ecología larval, especialmente bajo escenarios climáticos que predicen un cambio en el balance entre las descargas de agua dulce y el forzamiento oceánico en este y otros fiordos Patagónicos.



Seasonal and weekly variability in the abundance and stage structure of planktonic *Munida gregaria* larvae along a Patagonian fjord

Fabián J. Tapia^{a,b,c,*}, Daniela Henríquez^d, Carlos Moffat^e

^aDepartamento de Oceanografía, Universidad de Concepción, Concepción, Chile

^bCOPAS Sur-Austral, Universidad de Concepción, Concepción, Chile

^cCentro Interdisciplinario de Investigación en Acuicultura Sustentable (INCAR), Universidad de Concepción, Concepción, Chile

^dPrograma de Postgrado en Oceanografía, Universidad de Concepción, Concepción, Chile

^eSchool of Marine Science and Policy, University of Delaware, Newark DE, USA

Abstract

The squat lobster *Munida gregaria* is an important component of Patagonian food webs; its planktonic larvae have been found in the channels and fjords along Chilean Patagonia (41-56°S), with patterns of distribution that suggest a strong connection between the reproductive cycle of this species and the seasonal changes in hydrographic conditions and productivity. Here we examined seasonal and weekly changes in abundance and stage composition of *M. gregaria* larvae along the Baker-Martínez fjord in central Patagonia (47.5°S), to test their association with hydrographic variability along the fjord, as well as their consistency with the currently accepted model of seasonal migration and reproduction of this species. From three seasonal surveys (2 summer, 1 winter) spanning January 2016 through January 2017, hydrographic profiles and depth-stratified zooplankton samples were gathered from 32 and 17 stations, respectively. Larvae of *M. gregaria* were found in all surveys, with widely varying abundance and stage compositions both along the fjord and among seasons. Larvae were 6 times more abundant in summer than in winter (up to 67.8 vs. 11.4 larvae per 100 m³, respectively), with the earliest zoea stage (ZI) being always numerically dominant (>70% in summer and 100% in winter). Summertime distributions showed a consistent spatial pattern of increasing total abundance and occurrence of advanced larval stages towards the outer section of the fjord, whereas wintertime abundances were more homogeneous along

the fjord. Depth-integrated larval abundance in summer was positively correlated with the first principal component of hydrographic structure along the fjord, which accounted for 76–89% of total variability and represented the degree of marine influence on hydrographic conditions at each station. The fact that ZI larvae were found in all surveys, and were more abundant in summer than in winter, questions the model of reproductive periodicity and larval dynamics currently held for *M. gregaria* in the fjords and channels of Patagonia. Given the importance of this species for Patagonian food webs, a better understanding of its reproductive behavior and larval ecology is needed, especially under climate scenarios that predict a shifting balance between freshwater discharges and ocean forcing on this and other Patagonian fjords.

Keywords: *Munida gregaria*, larvae, Patagonia, fjord, Baker river

1. Introduction

The fjord region of southern Chile is among the most extensive in the world, spanning over 15 degrees of latitude from the southern lake district (41.5°S) down to Cape Horn (55.9°S). The region exhibits a complex shoreline geometry, with numerous channels, fjords, and islands, spanning a linear distance of ca. 1,600 km and surface area of ca. 240,000 km² (Palma & Silva, 2004). Numerous sources of freshwater from rivers of pluvial, nival, and mixed regimes (Dávila et al., 2002) are combined with the melting of glaciers (Moffat et al., 2018), and direct precipitation that reaches 2,000–7,000 mm per year (Strub et al., 1998), to produce strong vertical and horizontal gradients in the channels and fjords along this region (González et al., 2013). Combined, these multiple sources of freshwater, and their interaction with seasonal and synoptic-scale changes in atmospheric and oceanic forcing, produce complex patterns of circulation along the channels and fjords of Patagonia (Castillo et al., 2016; Ross et al., 2015). Mean velocities of ca. 5 cm s⁻¹ and 0.5 cm s⁻¹ have been

*Corresponding author

Email address: ftapiaj@udec.cl (Fabián J. Tapia)

14 observed for the surface and sub-surface layer at various sites along the region (Silva et al.,
15 1997; Ross et al., 2015; Silva & Calvete, 2002; Palma & Silva, 2004). Although the pattern of
16 estuarine circulation expected for a fjord typically consists of two layers flowing in opposite
17 directions (i.e. a low-salinity surface layer with a seaward net flux and a high-salinity sub-
18 surface layer with a landward net flux), observations conducted thus far in Patagonian fjords
19 show an assortment of more complex patterns (e.g. Valle-Levinson et al., 2007, 2014).

20 Fjords play an important role for biological productivity and the carbon cycle in high-
21 latitude aquatic systems (Burrell, 1988; González et al., 2011). These systems receive large
22 quantities of organic matter that is produced *in situ* by marine and estuarine plankton,
23 as well as up-river by terrestrial plants and human activities such as agriculture (Burrell,
24 1988; Walsh, 1991; Rojas & Silva, 2005). The persistent but fluctuating interaction be-
25 tween oceanic forcing and freshwater inputs along a fjord determine the dominant scales of
26 variability in hydrographic and hydrodynamic conditions (Farmer & Freeland, 1983; Dávila
27 et al., 2002; Goebel et al., 2005; Aiken, 2012; Schneider et al., 2014). Horizontal and vertical
28 gradients produced by this combination of factors have a strong influence on the spatial
29 structure of primary productivity, carbon fluxes, and community structure in the plankton
30 and benthos of these systems (Nielsen & Andersen, 2002; González et al., 2013; Meerhoff
31 et al., 2014; Smith et al., 2015; Quiroga et al., 2016).

32 In fjords and channels of Patagonia, zooplankton community structure is dominated by
33 holo-planktonic crustaceans, mainly copepods and euphausiids, followed by chaetognats and
34 carnivorous gelatinous groups such as cnidarians and siphonophores (Palma & Silva, 2004).
35 As for meroplankton, larval stages of decapod crustaceans and other benthic invertebrates
36 such as bivalves and gastropods are dominant (Meerhoff et al., 2014). It is widely accepted
37 that advective processes such as tidal currents and vertical fluxes typical of estuarine circula-
38 tion are the main physical drivers of larval transport out of and into estuaries (e.g. Cronin &
39 Forward, 1982; Rothlisberg et al., 1983; Welch et al., 1999; Queiroga et al., 2006). Estuarine
40 circulation combined with the vertical swimming patterns displayed by various zooplank-
41 ton groups may promote the retention and/or export of larval stages from these systems
42 (e.g. Basedow et al., 2004; DiBacco et al., 2001). In fact, estuarine waters are known to be

43 nursery areas for many species of invertebrates and fish which have developed reproductive
44 strategies to prevent advective losses, especially of early larval stages (Johnson & Gonor,
45 1982; Boehlert & Mundy, 1988; Landaeta & Castro, 2006).

46 The life cycle of the Patagonian squat lobster *Munida gregaria* (Fabricius, 1793) appears
47 to be closely linked to the seasonal dynamics of estuarine waters along this region. This
48 species is found throughout Patagonia, from the coast of Chiloé (41°S) to Cape Horn (56°S)
49 on the Pacific side, and up to 51°S on the Atlantic side (Boschi, 1979; Boschi & Gavio, 2005;
50 Retamal & Moyano, 2010). Its life cycle comprises three distinct phases: planktonic larvae
51 (5 zoeae and 1 megalopa), pelagic juveniles, and benthic adults (Williams, 1973, 1980; Zeldis,
52 1985). Juvenile and adult squat lobsters feed on detritus (i.e. organic material suspended
53 and deposited on surface sediments), and are thought to contribute substantially to energy
54 fluxes from detritus to higher trophic levels (Romero et al., 2004). *M. gregaria* is part of
55 the diet of many species in the region, including fish, marine mammals, birds, and even
56 other crustaceans (Thompson, 1993; Rodríguez & Bahamonde, 1986; Schiavini et al., 1997;
57 Vinuesa & Varisco, 2007).

58 From observations of the spatial distribution of *M. gregaria* larvae and juveniles, it has
59 been hypothesized that gravid females migrate towards the inner section of channels and
60 fjords, where hatching would take place during winter months (León et al., 2008). During
61 the late winter and spring months, early zoeae would then be transported towards the
62 middle section of fjords (i.e. areas with a stronger marine influence), whereas late zoeae
63 and megalopae would move in the opposite direction during summer months (León et al.,
64 2008). However, currently available information on the spatial-temporal patterns of larval
65 abundance for *M. gregaria* in Patagonian fjords is still too limited to test the validity of
66 this population model, and whether it is actually synchronized with seasonal changes in
67 hydrographic conditions. At the inner section of the Baker-Martínez fjord (47.5°S), data
68 derived from monthly zooplankton surveys conducted over several years revealed a seasonal
69 increase in the abundance of post-larvae and juveniles near the Baker river mouth, reaching
70 maximum values when river outflow is maximum in austral summer (Meerhoff et al., 2013).
71 More recent observations (Meerhoff et al., Estuaries and Coasts, in review) have confirmed

72 that post-larvae of *M. gregaria* sampled during summer near the Baker river mouth do
73 consume organic matter of terrestrial origin, thus revealing a trophic connection between
74 terrestrial detritus and Patagonian food webs through this species. Despite these advances
75 in understanding the timing of larval abundance near freshwater discharges, the along-fjord
76 pattern of larval distribution, and its response to seasonal and shorter-scale changes in the
77 outflow of the main Patagonian rivers (Baker and Pascua) are still largely unknown. Based
78 on the previously described model, and the patterns documented thus far in the region,
79 abundance and stage composition of *M. gregaria* larvae along the fjord should exhibit a
80 spatial pattern that changes with the seasons, with higher/lower concentration of early
81 stages near the fjord's head during winter/summer months, and the opposite pattern for late
82 stages. Superimposed on this seasonal pattern, recently observed synoptic-scale changes in
83 hydrographic structure along the Martínez channel (Tapia et al., unpublished data) suggest
84 that the along-fjord distribution of *M. gregaria* larvae could also respond to these short-term
85 changes.

86 Given this context, in this contribution we characterize the spatial pattern of abundance
87 and stage composition for larvae of *Munida gregaria* along the Baker-Martínez fjord, and
88 assess the relationship between along-fjord larval distributions and changes in hydrographic
89 structure, which in turn is affected by seasonal-scale changes in freshwater discharge into
90 the fjord, as well as synoptic-scale changes in wind conditions.

91 **2. Materials and Methods**

92 *2.1. Study area and hydrographic context*

93 The Baker-Martínez fjord system is an extensive network of channels located in central
94 Patagonia (47.5-47.8°S, 74.5-73.5°W) between the southern and northern Patagonian Ice
95 Fields (PIF), and east of the Penas Gulf (Fig. 1). It has a complex bathymetry and coastline
96 geometry (see Piret, 2016), with two main channels: the northern Martínez channel, with
97 an approximate length of 100 km and maximum depths of ca. 550 m, and the longer and
98 deeper Baker channel in the south, with an approximate length of 130 km and maximum

99 depths of ca. 1000 m (see Piret, 2016). Overall, this system has a surface area of ca. 27,000
100 km² (Dussailant et al., 2012), and a connection with the Penas Gulf and Messier Channel
101 through two main passages: the mouth of the Martínez channel (3.5 km wide) and the mouth
102 of the Baker channel (5 km wide). Along these two channels, strong gradients of surface
103 salinity can be observed, with values close to zero near the mouth of the two main rivers
104 (Baker and Pascua) and ca. 32 near the Penas Gulf (Aiken, 2012; González et al., 2013).
105 The strong salinity gradient is also reflected by a zonal gradient in suspended sediments,
106 with concentrations of 50-100 g m⁻³ near river mouths and less than 1 g m⁻³ near the Penas
107 Gulf (González et al., 2013).

108 A strong seasonal signal in hydrographic structure is driven mostly by a seasonal change
109 in the balance between freshwater inputs and ocean forcing (Aiken, 2012; Moffat et al., 2018).
110 Although four rivers discharge freshwater into this system (see Fig. 1), hydrological data are
111 available only for rivers Baker and Pascua, which over the past five years (2013–2017) had
112 mean daily outflows of 862 and 698 m³ s⁻¹, respectively (Fig. 2). Both rivers exhibit a nival
113 regime, i.e. with maxima and minima coinciding with the seasons of highest and lowest ice
114 melting. After a sustained decline in outflow during autumn-winter (May–September), they
115 reach a minimum in early austral spring (October, see Fig. 2). Maximum outflow of the
116 Baker river (ca. 1,200 m³ s⁻¹) occurs in January–February, whereas the Pascua river reaches
117 its maximum (ca. 1,000 m³ s⁻¹) during March (Fig. 2). As for precipitation, available data
118 for the area show that maximum values are reached during autumn-winter months, whereas
119 minimum rainfall tends to occur in early spring (September–October) (Fig. 2).

120 Primary production and phytoplankton biomass along this system exhibit a spatial-
121 temporal pattern that indicates a strong modulation by seasonal changes in hydrography
122 and nutrient conditions. Depth-integrated rates of primary production in the inner section
123 of this fjord reach 90 gC m⁻² d⁻¹ in spring-summer and can be as low as 90 gC m⁻²
124 d⁻¹ in winter (Aracena et al., 2011; Quiroga et al., 2016). Near-surface concentrations of
125 chlorophyll-a in the area range from ca. 1 mg m⁻³ in spring-summer to < 0.5 mg m⁻³ in
126 winter (González et al., 2013; Quiroga et al., 2016). While meso-zooplankton in this system
127 is numerically dominated by copepods and euphausiids, thecate dinoflagellates dominate

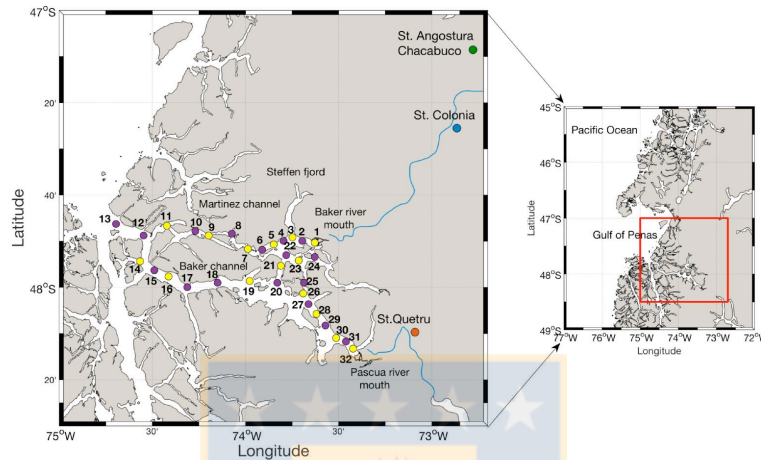


Figure 1: Study area and location of sampling sites (left) in the context of central Patagonia (right). Yellow dots indicate sites where only CTD profiling was conducted. Purple dots correspond to sites where vertical plankton tows and water sampling for nutrient analyses were also conducted. Positions of the hydrological stations from which outflow and precipitation data were gathered are also shown (see Methods).

Fuente: Elaboración propia

128 the micro-zooplankton (González et al., 2013). As for meroplankton, larvae of bivalves and
 129 crustaceans (barnacles and crabs) are the most abundant; its variability in composition is
 130 closely linked to seasonal fluctuations in hydrographic conditions (Meerhoff et al., 2014).

131 2.2. Hydrological data

132 To provide context for the analysis of hydrographic conditions, we used time series of daily
 133 precipitation and outflow from rivers Baker and Pascua gathered by Chile's Dirección Gen-
 134 eral de Aguas (DGA, www.dga.cl), and made available online by the CR2 Climate Research
 135 Center through its Climate Explorer web platform (<http://explorador.cr2.cl>). Outflow data
 136 for the Baker river corresponded to station Colonia (47°20.8'S, 72°51.6'W) located ca. 100
 137 km upriver from the mouth, whereas for the Pascua river we used data from station Quetru
 138 (48°10.3'S, 73°4.4'W) located ca. 31 km upriver. Precipitation data were obtained from

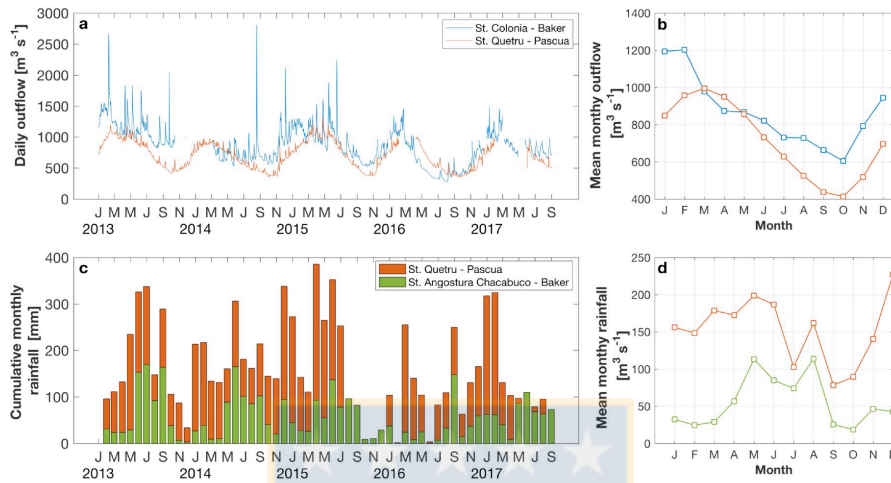


Figure 2: Time series (left) and monthly climatologies (right) for river outflow (a, b) and precipitation (c, d) records gathered from hydrological/meteorological stations maintained by Chile's Dirección General de Aguas (DGA) on rivers Baker and Pascua. Data were downloaded from the CR2 Climate Research Center's Climatic Explorer (<http://explorador.cr2.cl>)

Fuente: Elaboración propia

139 stations Angostura Chacabuco ($47^{\circ}8.5'S$, $72^{\circ}43.6'W$) and Quetru for the Baker and Pascua
 140 rivers, respectively (see Fig. 1). Daily time series for precipitation were converted into
 141 cumulative monthly precipitation series prior to the computation of monthly climatologies.

142 2.3. Hydrography and zooplankton sampling

143 Three oceanographic surveys spanning 32 stations along the Baker-Martínez fjord sys-
 144 tem (Fig. 1) were conducted between January 2016 and January 2017: two during the
 145 maximum-outflow period in austral summer (January of both years), and one during the
 146 season of minimum outflow (August 2016). Synoptic-scale variability in hydrography and
 147 larval abundance was assessed from two passes conducted along both channels over a 7-day
 148 period in January 2017. All surveys were conducted aboard the 11-meter research boat
 149 "Sur-Austral" owned and operated by the COPAS Sur-Austral Center, University of Con-

150 cepción.

151 To characterize the water column structure during each survey, CTD profiles were col-
152 lected at all 32 stations. A Seabird SBE-25 CTD with a sampling rate of 8 Hz and equipped
153 with additional sensors for dissolved oxygen, fluorescence and turbidity was used in January
154 and August 2016. Profiles during the January 2017 survey were collected with a different
155 CTD (RBR XR-620), with a sampling rate of 6 Hz and additional sensors for dissolved
156 oxygen, fluorescence and turbidity. The CTD was lowered at a mean rate of $0.6 - 1 \text{ m s}^{-1}$,
157 and to maximum depths that ranged from 60 to 200 m.

158 At 17 out of 32 stations (see Fig. 1, purple symbols), zooplankton samples were collected
159 in addition to the CTD profiles. A Tucker trawl with 50x50 cm mouth opening and mesh
160 size of 300 μm was towed obliquely for an average time of 10 minutes at a nominal speed of
161 3 knots, and from 50 m depth to the surface. Three different samples were obtained from
162 each tow/station: a depth-integrated sample (0-50 m), one from 50 m to the base of the
163 pycnocline (ca. 10 m), and a third sample from the pycnocline to the surface (10-0 m). The
164 depth-integrated sample was frozen and stored for chemical analyses reported elsewhere.
165 The two depth-stratified samples were preserved in a 5% solution of formaldehyde buffered
166 with borax, and stored for laboratory sorting and enumeration of *Munida gregaria* larval
167 stages based on criteria by Rayner (1935) and Roberts (1973). All larvae in the samples
168 were sorted (i.e. there was no sub-sampling).

169 2.4. Data analysis

170 Larval counts were converted into abundance (individuals per 100 m^3) using the volume of
171 water filtered during each plankton tow, which was estimated with a mechanical flowmeter
172 (General Oceanics, 2030, USA) attached to the net's mouth. The total volume of water
173 filtered (in m^3) during tow i was computed as

$$V_i = \Delta f_i a c \quad (1)$$

174 where Δf is the difference between the final and initial count in the flowmeter, a is the
175 net's mouth area (0.25 m^2), and c is the flowmeter's calibration factor (m per count). The

176 fraction of this total volume corresponding to each depth stratum (i.e. 50-10 and 10-0 m)
 177 was obtained using the fraction of total tow time during which an individual net remained
 178 open.

179 In addition to computing larval abundance for each depth stratum, mean abundance in
 180 the 50-0 m depth interval at each station i was computed as

$$A_i = \frac{\sum C_i}{\sum V_i} \quad (2)$$

181 where the numerator is the sum of larval counts in both strata, and the denominator is
 182 the sum of volumes of water filtered.

183 On each survey, zooplankton tows were conducted at various times of day spanning
 184 from sunrise until after sunset in some cases during the August 2016 campaign. To rule
 185 out potential biases in along-fjord patterns of distribution introduced by diurnal changes
 186 in the vertical distribution of larvae, we computed an index of vertical differences in larval
 187 abundance and checked for diurnal patterns. The fraction of total abundance that was found
 188 within the surface layer (F_s) was computed for each station as

$$F_s = \frac{A_{surf} - A_{subs}}{A_{surf} + A_{subs}} \quad (3)$$

189 which produced positive/negative values whenever larvae were more abundant in the
 190 surface/sub-surface layer (0-10). Extreme values of +1 and -1 were obtained when larvae
 191 were only present in the surface or sub-surface layer, respectively. Sampling times for each
 192 station were rescaled relative to the times of sunrise and sunset as

$$F_{day} = \frac{T_{sampling} - T_{sunrise}}{T_{sunset} - T_{sunrise}} \quad (4)$$

193 so that values of 0.5 and 1.0 indicate midday and sunset, respectively, whereas values
 194 >1 correspond to evening sampling. The distribution of F_s as a function of F_{day} , and its
 195 changes along the fjord, were examined for each campaign.

196 Hydrographic profiles were used initially to produce T-S diagrams in order to identify the
 197 main water masses present in the area during each survey. Later, mean values of potential

198 temperature and salinity were computed for the depth range spanned by each zooplankton
199 sample, in order to check for potential patterns of stage-specific abundance in the T-S space.
200 Finally, along-fjord sections of the different hydrographic variables were used to compare
201 water-column structure among channels and time of year.

202 Given the high correlation observed between all environmental variables measured with
203 the CTD, and considering that it is most likely a combination of variables that affects larval
204 distribution, we used Principal Component Analysis (PCA) to reduce the dimensionality of
205 our dataset and condense all environmental information into one predictor variable. Prior to
206 the analysis, depth-averaged values were obtained for each variable and sampling station, so
207 that the data matrix that entered the PCA had as many rows as sampling stations and four
208 columns corresponding to (1) temperature, (2) salinity, (3) log-transformed chlorophyll-a,
209 and (4) log-transformed turbidity. Each variable was standardized prior to the computation
210 of eigenvectors and eigenvalues of the variance-covariance matrix. Later, the first principal
211 component identified in this way was used to analyze the correlation between larval abun-
212 dance (total and stage-specific) and hydrographic conditions. This analysis was performed
213 separately for each of the three surveys.

214 **3. Results**

215 *3.1. Hydrological context*

216 The analysis of river outflow data indicated that both summertime surveys (January 2016
217 and January 2017) were conducted under conditions of maximum freshwater discharge from
218 rivers Baker and Pascua, whereas the August 2016 campaign corresponded with conditions
219 of minimum outflow (Fig. 2). Mean outflow for the 30-day period that preceded each
220 survey, together with other statistics, are given in Table 1. Records of mean daily outflow
221 for rivers Baker and Pascua during the month preceding each survey revealed substantial
222 differences between seasons. In the summer of 2016, mean daily outflow for the Baker river
223 ranged between 1,000 and 1,200 m^3s^{-1} , whereas the Pascua river ranged between 700 and
224 1,000 m^3s^{-1} . Both rivers reached their lowest outflow at the time of the winter campaign

225 in August 2016, with minimum values of ca. $600 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$. The mean daily flow in January
 226 2017 was slightly higher than observed during the previous summer, reaching values of 1,600
 227 m^3s^{-1} and $1,000 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$ for the Baker and Pascua river, respectively (Table 1).

Table 1: Statistics for river outflow and cumulative precipitation during the 30 days prior to each survey. Data from Chile's Dirección General de Aguas (DGA) provided online by the CR2 Climate Research Center through its Climate Explorer (<http://explorador.cr2.cl>). Fuente: Elaboración propia

Statistic	Jan 2016	Aug 2016	Jan 2017	Jan 2017*
<i>River outflow ($\text{m}^3 \text{ s}^{-1}$)</i>				
Baker Mean	1033.8	347.5	1025.6	1077.8
Baker SD	115.5	95.1	180.0	118.6
Pascua Mean	825.0	443.7	750.4	787.0
Pascua SD	69.8	39.7	76.7	55.9
<i>Cumulative precipitation (mm)</i>				
Baker	24.8	102.6	100.8	91.7
Pascua	5.1	145.8	360.7	323.8

228 3.2. Hydrographic structure and its variability

229 The exploratory analysis of T-S diagrams indicated the presence of two main water
 230 masses: Estuarine Water (EW) and Modified Subantarctic Water (MSAAW), with salinity
 231 values of 0-27 and 30-33, respectively (Fig. 3). Clear differences were found among seasons,
 232 as well as among summer surveys, which much greater variability in temperature during the
 233 January 2016 surveys (Fig. 3a-b) than during the summer of 2017 (Fig. 3e-g). In all three
 234 surveys, there were consistent differences in T-S structure among channels. Mainly, CTD
 235 profiles gathered from the Baker channel's inner section exhibited a cold-water signal that
 236 was associated with the sub-surface plume of the Jorge Montt glacier (Fig. 3b,d,f). This
 237 signal, however, was more apparent during the winter campaign (Fig. 3d).

238 During the January 2016 campaign, strong thermal and haline stratification were ob-
 239 served along both channels (Fig. 4). Water temperature within the top 5 m ranged between

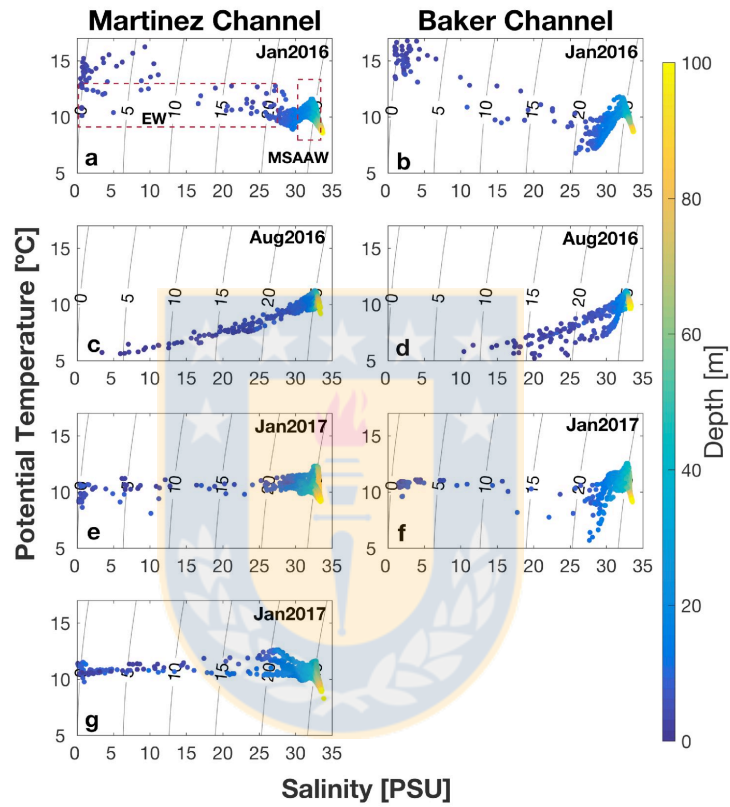


Figure 3: T-S diagrams based on hydrographic profiles collected during CTD surveys along the Martínez and Baker channels between January 2016 and January 2017. Contours indicate potential density (minus 1000, σ_θ) and the color scale corresponds to depth (m). Dashed lines in (a) show the temperature and salinity ranges for Estuarine Water (EW) and Modified Subantarctic Water (MSAAW). Only data corresponding to 0-100 depth are shown in this figure. Fuente: Elaboración propia

240 14 and 17°C and dropped to ca. 10°C or less in the sub-surface layer. This drop in temper-
241 ature was particularly apparent in the Baker channel, with temperatures of 5-10°C between
242 10 and 15 m depth (Fig. 4b). This cold layer was detected towards the fjord's head and
243 appeared to be associated with the submarine melting of Jorge Montt glacier (Moffat et al.,
244 2018). As for salinity sections, a strong gradient was observed at the surface, with values
245 close to zero near the mouth of both rivers and reaching values close to 21 towards the fjord's
246 mouth. Below 10 m depth, salinity values >30 were observed (Fig. 4c-d). Fluorescence pro-
247 files showed chlorophyll-a concentrations >5 mg m⁻³ towards the fjord's mouth, and values
248 close to zero towards the head, near the mouth of both rivers. Maximum chlorophyll-a con-
249 centrations were consistently found below the surface, at 5-10 m depth (Fig. 4e-f). Surface
250 turbidity was noticeably higher in the Martínez channel (≈ 25 NTU) than in the Baker
251 channel (up to 8 NTU), especially along the channel's inner section, within 15 km of the
252 Baker river mouth (Fig. 4g-h).

253 In the winter of 2016, the water column along both channels was highly stratified by
254 temperature, with a vertical structure that was opposite to that observed in the summer.
255 Minimum temperatures of ca. 5°C were observed within the top 10 m, and > 10°C in the
256 sub-surface layer, especially towards the fjord's head (Fig. 5a-b). A thin layer (0-5 m) of
257 brackish water was observed, with minimum values of 3 and 17 at the Martínez and Baker
258 channel, respectively (Fig. 5c-d). The fluorescence sections revealed a more uniform along-
259 fjord distribution of chlorophyll-a – relative to the previous summer – for both channels, with
260 lower concentrations in the Martínez vs the Baker channel (2.6 and 5.8 mg m⁻³, respectively)
261 and highest values at the surface (Fig. 5e-f). Surface turbidity was clearly higher in the
262 Martínez channel (23.4 NTU) than in the Baker channel (9.7 NTU), although in both cases
263 these values were lower than those observed in the summer.

264 In January 2017, the distribution of surface temperature was more homogeneous than
265 the previous summer, with values of 8.1-12.3°C through most of the water column in the
266 Martínez channel, and slightly lower temperatures (5.7-12.6°C) in the Baker channel (Fig.
267 6a-b). As in January 2016, a sub-surface plume of cold water was observed at ca. 30 m depth
268 along the inner section of the Baker channel (Fig. 6b). A strong haline stratification was also

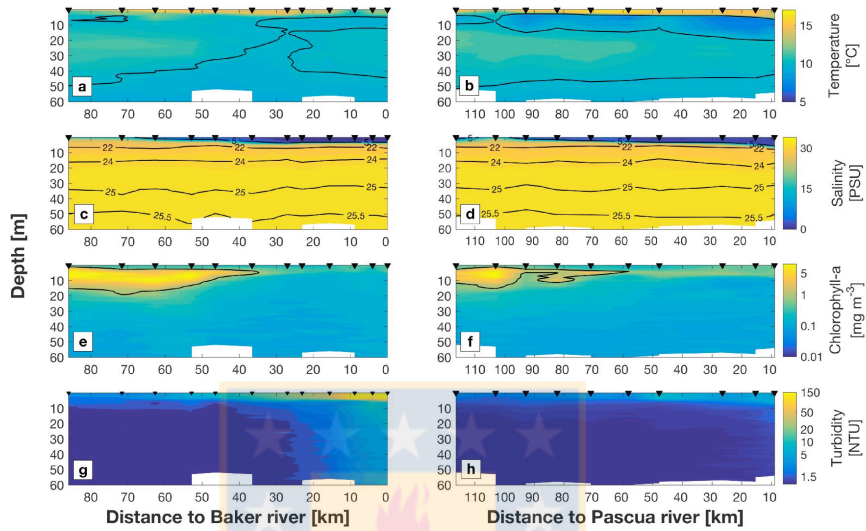


Figure 4: Along-channel sections for temperature (a-b), salinity (c-d), chlorophyll-a (e-f), and turbidity (g-h) for channels Martínez (left) and Baker (right) in **January 2016**. Position of each CTD (black triangles) is shown as distance to the corresponding river mouth, i.e. Baker for Martínez channel and Pascua for Baker channel. Black contours in a-b correspond to 10°C, white contours in c-d show isopycnals, whereas black contours in e-f indicate 1 mg/m³.

Fuente: Elaboración propia

269 observed, with surface values ranging between 0 and 15 near the fjord's head and mouth,
 270 respectively, and values >30 below 20 m depth (Fig. 6c-d). Fluorescence distributions
 271 were similar among channels, with chlorophyll-a concentrations <1 mg m⁻³ through most
 272 of the water column. The along-fjord pattern of fluorescence was comparable with the one
 273 observed during the previous summer, although higher values were observed in the mid and
 274 outer sections (Fig. 6e-f). As for surface turbidity, along the Martínez channel it reached
 275 values substantially higher than in the previous summer, with 170 NTU near the Baker river
 276 mouth. Turbidity along the Baker channel was contrastingly low, with surface values of ca.
 277 20 NTU (Fig. 6g-h).

278 A comparison of the hydrographic structure along the Martínez channel on consecutive

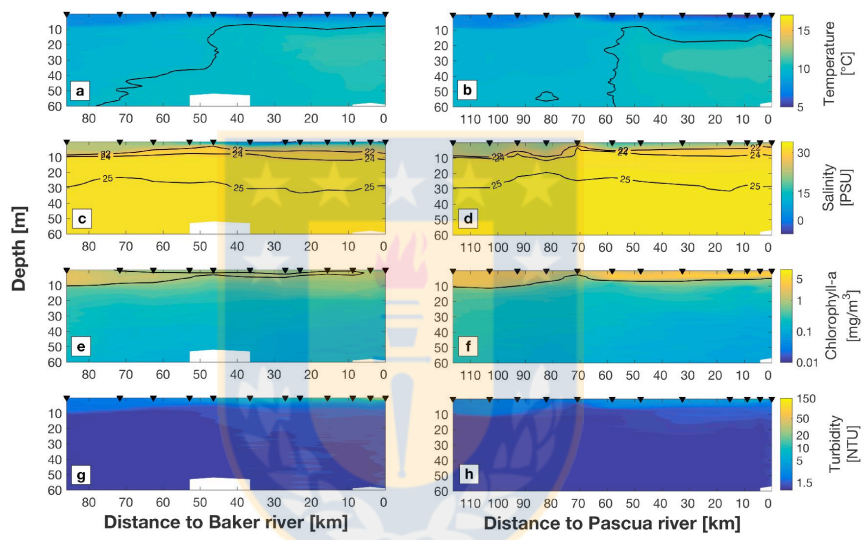


Figure 5: Along-channel sections for temperature (a-b), salinity (c-d), chlorophyll-a (e-f), and turbidity (g-h) for channels Martínez (left) and Baker (right) in **August 2016**. Position of each CTD (black triangles) is shown as distance to the corresponding river mouth, i.e. Baker for Martínez channel and Pascua for Baker channel. Contours in individual panels as in Figure 3.

Fuente: Elaboración propia

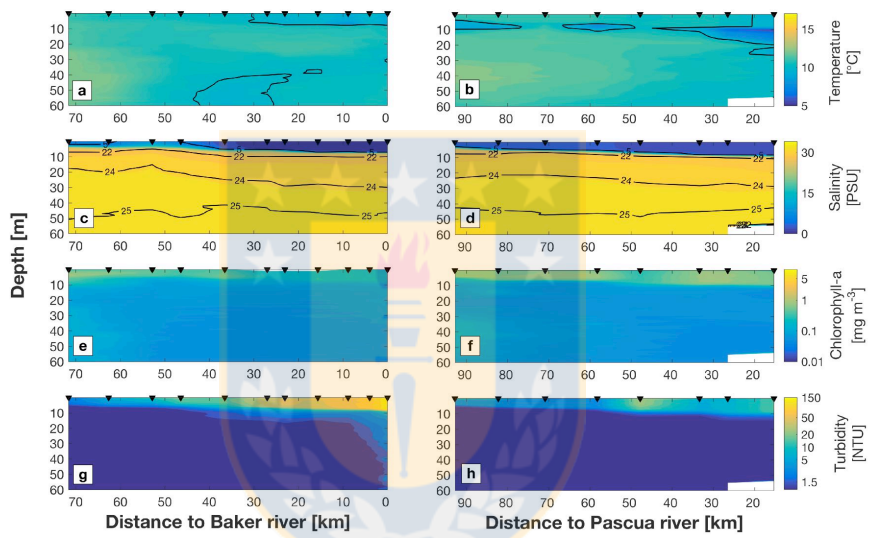


Figure 6: Along-channel sections for temperature (a-b), salinity (c-d), chlorophyll-a (e-f), and turbidity (g-h) for channels Martínez (left) and Baker (right) in **January 2017**. Position of each CTD (black triangles) is shown as distance to the corresponding river mouth, i.e. Baker for Martínez channel and Pascua for Baker channel. Contours in individual panels as in Figure 3.

Fuente: Elaboración propia

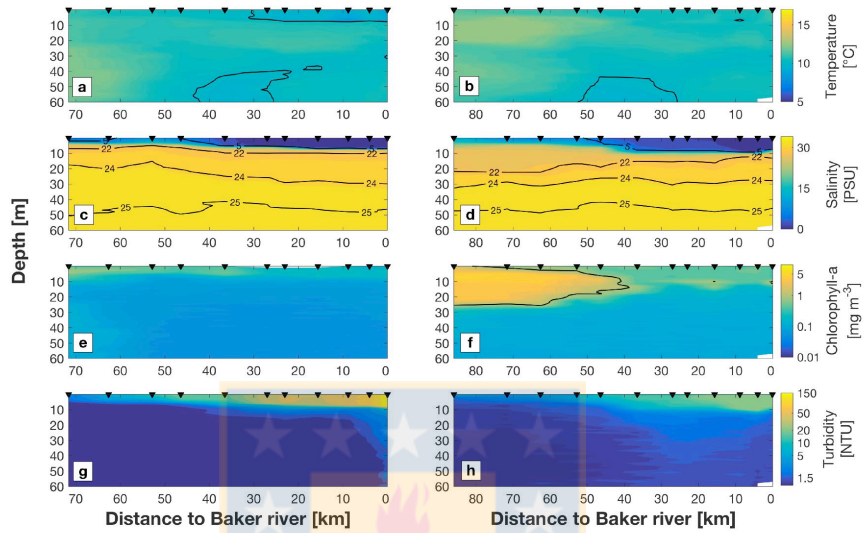


Figure 7: Sections for temperature (a-b), salinity (c-d), chlorophyll-a (e-f), and turbidity (g-h) along the Martínez channels during the two passes conducted in January 2017: 11-12 January (left) and 18-20 Jan (right). Position of each CTD (black triangles) is shown as distance to the Baker river mouth. Contours in individual panels as in Figure 3.

Fuente: Elaboración propia

279 weeks during January 2017 (Fig. 7) revealed substantial changes between the first and
 280 second pass, which were consistent with a drop in river outflow and a subsequent increase
 281 in oceanic influence. As the plume of cold, fresh and turbid water receded from one week to
 282 the next, a sub-surface maximum in chlorophyll-a was observed progressing from the outer
 283 to mid section of the fjord (Fig. 7e-f).

284 3.3. Larval abundance and stage-structure

285 Abundance of *Munida gregaria* larvae ranged between 0.6 and 67.8 larvae in 100 m³ for
 286 all three zooplankton surveys, with greater maximum values in the summer campaigns (61.1
 287 and 67.8 larvae in 100 m³ in January 2016 and January 2017, respectively) than in the winter
 288 of 2016 (11.4 larvae in 100 m³). In terms of larval stages, the earliest zoea stage (Z1) was the

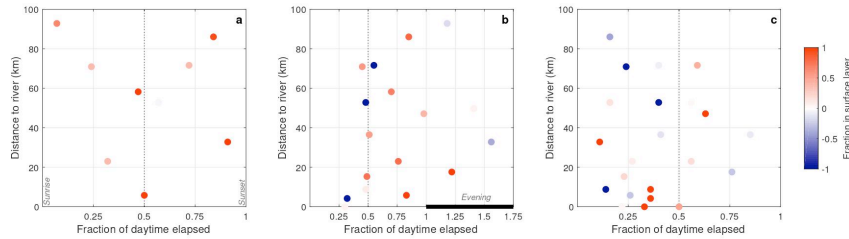


Figure 8: Diurnal and along-fjord distribution of the fraction of total larval abundance found in the surface layer (0-10 m) during the zooplankton surveys conducted along the Baker-Martínez fjord in (a) January 2016, (b) August 2016, and (c) January 2017. Positive values (red shading) correspond to cases in which larvae were more abundant in the surface layer, whereas negative values (blue shading) indicate higher abundance in the sub-surface layer (10-50 m). Dotted vertical lines on each panel indicate midday. Times >1 in (b) correspond to evening sampling. Fuente: Fabián Tapia J.

289 most abundant throughout this study. It was numerically dominant in all three campaigns,
 290 representing 71%, 100%, and 76% of total larvae found in the January 2016, August 2016,
 291 and January 2017 campaigns, respectively. As for vertical differences in abundance, larvae
 292 were always more abundant at the surface layer (0-10 m) in January 2016, irrespective of
 293 sampling time or position along the fjord (Fig. 8a). During the August 2016 survey, most
 294 zooplankton tows were conducted between midday and the early evening (Fig. 8b), and
 295 again revealed a dominance of cases in which more larvae were found within the surface
 296 layer; three cases in which all larvae were found in the sub-surface layer corresponded to
 297 morning or midday sampling (Fig. 8b). A similar observation was made during the January
 298 2017, with cases of higher larval abundance in the sub-surface layer concentrated in the
 299 morning hours, and other cases scattered throughout the day and along-fjord axis (Fig. 8c).

300 The along-fjord distribution of depth-averaged larval abundance varied among seasons
 301 and channels, as well as between the second and first pass conducted along both channels
 302 in January 2017 (Fig. 9). In January 2016, a mix of early larval stages was found (i.e. ZI
 303 through ZIII) in the mid and outer sections of the fjord, whereas only the earliest stage
 304 (ZI) was found near the fjord head (Fig. 9a,e). In general, total abundance of *M. gregaria*
 305 larvae during this first summer campaign increased towards the outer fjord, reaching max-

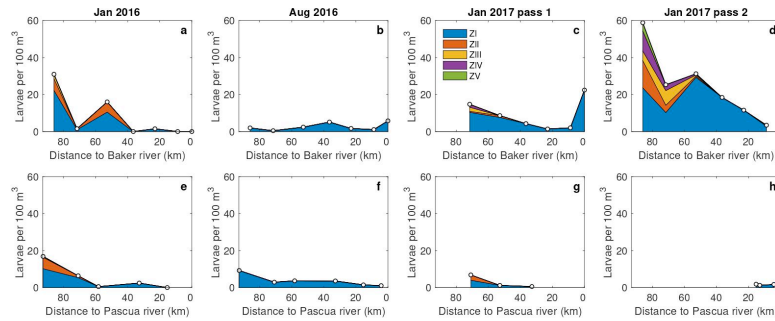


Figure 9: Total and stage-specific depth-averaged abundance of *Munida gregaria* larvae along channels Martínez (top) and Baker (bottom) during summer and winter surveys conducted between January 2016 and January 2017.

Fuente: Fabián Tapia J.

306 inum values of 3 and 1 larvae per 100 m³ in the Martínez and Baker channel, respectively
 307 (Fig. 9a,e). During the winter campaign in August 2016, only the earliest larval stage (ZI)
 308 was found, with overall lower abundance than in the previous summer (< 1 larva per 100
 309 m³) and a more homogeneous distribution along the fjord (Fig. 9b,f). During the second
 310 summer campaign in January 2017, a wider range of larval stages and a more segregated
 311 spatial distribution were observed, with apparent differences in abundance and stage struc-
 312 ture between the Martínez and Baker channels (Fig. 9c,g). Also, the stage structure of *M.*
 313 *gregaria* larvae along the Martínez channel changed substantially within a 1-week period
 314 (Fig. 9c-d). Overall, early larval stages (mostly ZI) were more abundant in the fjord's inner
 315 section, whereas a mix of early and late stages (ZI through ZV) was found in the outer
 316 fjord, particularly in the outer section of the Martínez channel (Fig. 9d). Only early stages
 317 were found along the Baker channel, with ZI and ZII in the outer section and only ZI in the
 318 middle and inner sections.

319 3.4. Association between larval abundance and environmental variables

320 The distribution of stage-specific larval abundance on the T-S plane (Fig. 10) revealed
 321 the lack of a clear hydrographic segregation among stages, with a substantial overlap in the
 322 range of conditions occupied by early and late larval stages. Early zoeae (ZI) were found

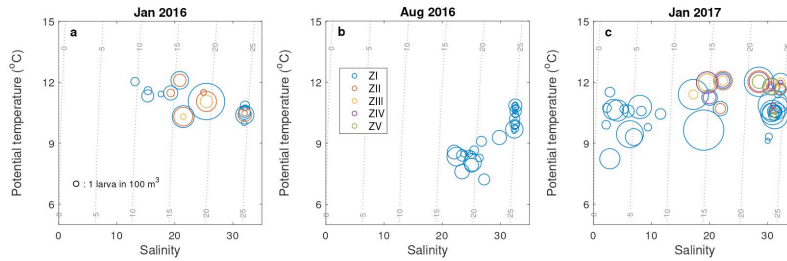


Figure 10: Distribution of stage-specific abundance of *Munida gregaria* larvae relative to mean potential temperature and salinity within the depth interval spanned by each zooplankton tow during each survey. Abundances for both channels (Martínez and Baker) and shown together in each panel. The size of circles is proportional to larval abundance, and the colors signify larval stage. Gray contours correspond to isopycnals.

Fuente: Fabián Tapia J.

323 occupying a wide range of salinity values, from ca. 0 to >30 (Fig. 10c), whereas later stages
 324 (ZIII-ZV) were associated to higher salinity values (>15) and a consequently narrower range
 325 of conditions (Fig. 10a,c). Consistently with the weak freshwater signal detected in August
 326 2016, most of the larvae collected during that survey were associated to salinities >20 and
 327 low temperatures (<10°C). Interestingly, larvae collected at a number of stations during this
 328 winter survey were associated to the 25 isopycnal (Fig. 10b), with salinity values >30 and
 329 temperatures of 9-11°C.

330 Given the lack of apparent segregation among larval stages on the T-S plane, and con-
 331 sidering that water density was mostly driven by salinity (Fig. 10), the distribution of
 332 stage-specific larval abundance was examined in terms of salinity and the mean concentra-
 333 tion of chlorophyll-a within the depth range spanned by each zooplankton tow (Fig. 11).
 334 Larvae of *M. gregaria* were associated with chlorophyll-a concentrations that spanned two
 335 orders of magnitude, from 0.1 up to ca. 10 mg m⁻³, with no clear separation among larval
 336 stages in terms of chlorophyll-a ranges (Fig. 11).

337 Results of the Principal Component Analysis (PCA) indicated that both in summer and
 338 winter, the conditions established by river-ocean interactions have the strongest influence on

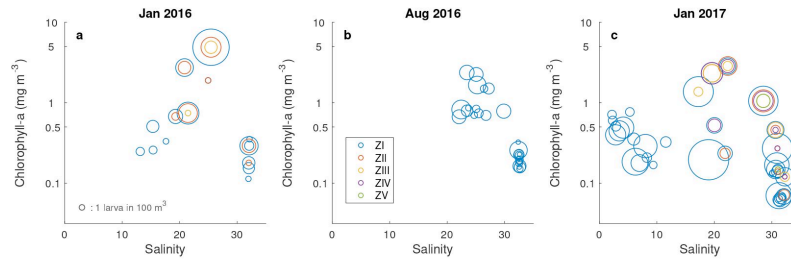


Figure 11: Distribution of stage-specific abundance of *Munida gregaria* larvae relative to mean salinity and chlorophyll-a within the depth interval spanned by each zooplankton tow during each survey. Abundances for both channels (Martínez and Baker) and shown together in each panel. The size of circles is proportional to larval abundance, and the colors signify larval stages.

Fuente: Fabián Tapia J.

339 hydrographic structure along the fjord. In the summer (Fig. 12a,c), temperature, salinity,
 340 and chlorophyll-a concentration have similarly strong influence on the first principal compo-
 341 nent of along-fjord hydrographic structure, with turbidity acting opposite to the other three
 342 variables. This is consistent with the fact that high-turbidity water in the summer (i.e. the
 343 season with maximum river outflow) is cold, fresh and low in chlorophyll-a, whereas the
 344 opposite is true for near-surface waters found at the fjord's mouth. The first PC explained
 345 75.9% and 88.7% of hydrographic variability along the fjord in January 2016 and January
 346 2017, respectively (Fig. 12). As for winter conditions, temperature and turbidity appeared
 347 in the first PC as opposite to salinity and chlorophyll-a (Fig. 12b). During this season, tur-
 348 bid water discharged into the inner fjord by the Baker and Pascua rivers is warmer than the
 349 more saline and higher-chlorophyll water found in the outer sections. Together, these vari-
 350 ables produced a first principal component that explained 62.3% of hydrographic variability
 351 during the winter campaign (Fig. 12b).

352 There was a strong positive correlation between larval abundance in the summer cam-
 353 paigns and the first principal component of hydrographic variability along the fjord (Table
 354 2), which suggests an important role of marine influence on the abundance and distribution

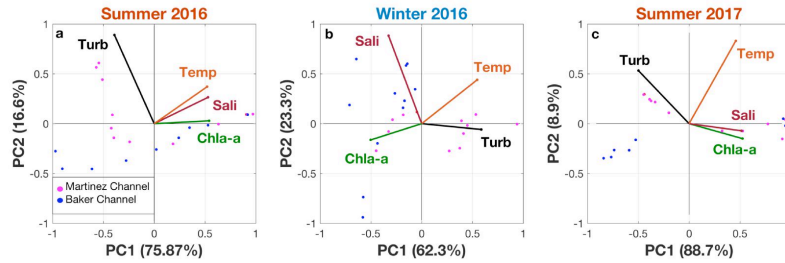


Figure 12: Results of the Principal Components Analysis (PCA) applied to environmental variables measured along the Baker-Martínez fjord system in (a) January 2016, (b) August 2016, and (c) January 2017. Only measurements collected on the first part of the January 2017 campaign were used.

Fuente: Elaboración propia

355 of *M. gregaria* larvae along the Baker-Martínez fjord. As for the winter campaign, no corre-
 356 lation was found between larval abundance (corresponding exclusively to the earliest stage
 357 ZI) and the freshwater-ocean influence on hydrographic structure along the fjord (Table 2).

Table 2: Pearson's coefficients (and p-values in parentheses) obtained from the analysis of correlation between depth-averaged abundance of *Munida gregaria* larvae and the first principal component (PC1) of hydrographic variability along the Baker-Martínez fjord system. Significant correlations are shown in bold-face. Fuente: Elaboración propia

Larval fraction	Jan 2016	Aug 2016	Jan 2017
Early stages (ZI-ZII)	0.75 (0.004)	0.18 (0.567)	0.82 (0.007)
Advanced stages (ZIII-ZV)	0.53 (0.078)	-	0.93 (<0.001)
Total (ZI-ZV)	0.75 (0.005)	-	0.90 (0.001)

358 4. Discussion

359 Based on our series of physical-biological surveys, we have shown that *M. gregaria* larvae
360 can be found year-round along the Baker-Martínez fjord, that the earliest larval stage (ZI)
361 is numerically dominant in both winter and summer, and that late-stage larvae do not occur
362 in this area during winter months. Also, we have shown that depth-integrated larval abun-
363 dance is correlated – at seasonal scale – with a combination of environmental variables that
364 signifies the interaction between ocean and river influence on the hydrographic conditions
365 (temperature, salinity, turbidity, chlorophyll-a) along this estuarine system. At a weekly
366 scale, the along-fjord larval distribution remained relatively constant despite substantial
367 changes in hydrographic structure.

368 4.1. Variability in larval abundance and stage composition

369 In general, greater abundance of *M. gregaria* larvae was observed at the outer section of
370 the fjord, in association with higher salinity values. A similar pattern has been shown for a
371 number of Patagonian fjords and channels, where larvae of this species are more abundant
372 in outer sections, more strongly influenced by ocean conditions (Mujica & Medina, 1997,
373 2000; Mujica & Villablanca, 2003; León et al., 2008; Mujica et al., 2013).

374 The seasonal pattern in larval abundance, with higher abundance and presence of late-
375 stage larvae in summer months, was consistent with the notion that seasonal changes in
376 productivity and water temperatures play a role in the timing of larval development and
377 subsequent landward migration of late stages. The seasonal pattern in stage composition of
378 *M. gregaria* larvae, on the other hand, is only partially consistent with previous observations
379 along this fjord (Meerhoff et al., 2013), as well as with the current understanding of this
380 species' life cycle in the fjords and channels of central and northern Patagonia (León et al.,
381 2008). Although finding only the earliest larval stage (ZI) in the winter survey does support
382 the hypothesis that larvae are released during winter months, these early larvae were as
383 abundant or more abundant during the summer campaigns, which indicates that larval
384 hatching is not necessarily restricted to winter months and that it spans spring and summer
385 months as well. In terms of late larval stages, their exclusive occurrence in the summer

386 campaigns and in the outer section of the fjord does indicate that late larvae are strongly
387 associated with marine conditions, and move landwards as they become competent to enter
388 the adult population. However, their abundance does not seem to track the concentration of
389 chlorophyll-a, as previously suggested. Rather, late-stage larval abundance and chlorophyll-
390 a are both correlated with the higher salinity and temperature that characterize marine
391 conditions in the outer fjord during summer months.

392 We have shown that the along-fjord distribution of larval abundance as well as their
393 stage structure do change seasonally, together with the change in hydrographic conditions
394 along the fjord. However, two summertime surveys conducted along the Martínez chan-
395 nel within a 2-week period in January 2017, revealed that patterns of larval distribution
396 remain consistent at the scale of days to weeks despite apparent changes in hydrographic
397 structure. This finding suggests that the along-fjord pattern in larval distribution and stage
398 composition is more a reflection of the seasonality and spatial dynamics of reproduction in
399 this species, rather than an active larval response to synoptic-scale changes in hydrographic
400 structure. The timing of reproduction in *Munida gregaria* is likely to track seasonal changes
401 in the balance between freshwater inputs and oceanic influence, which determine planktonic
402 productivity, and ultimately shape the fluxes of organic matter to sediments along this and
403 other Patagonian systems (González et al., 2013; Jacob et al., 2014; Quiroga et al., 2016). An
404 association between reproductive timing and seasonal oceanic intrusions in autumn-winter
405 months (see Aiken, 2012; Moffat et al., 2018) may explain the exclusive occurrence of the
406 earliest larval stage (ZI), and their homogeneous distribution along the fjord, during our
407 winter campaign. The pattern found for late-stage larval abundance, on the other hand, is
408 consistent with the landward migration of post-larvae during spring-summer proposed by
409 Leon et al. (2008). The positive correlation we found between larval abundance and the
410 first Principal Component of hydrographic structure in the summer surveys is indicative of
411 a strong association between late-stage larval abundance and marine conditions (i.e. higher
412 temperature, salinity, and chlorophyll-a).

413 Unlike previous work conducted in the area (e.g. Meerhoff et al., 2013), we did not
414 find late-stage larvae or juveniles of *Munida gregaria* at the fjord's inner section in either

415 of the summer surveys. It could be argued that the high abundance of post-larvae re-
416 ported by Meerhoff et al. (2013) corresponds to samples collected in early summer (i.e.
417 December-January), whereas our summer surveys took place in mid to late January. How-
418 ever, unpublished work derived from an intensive survey conducted at three stations near
419 the Baker river mouth (Meerhoff et al., in review) reports high abundance of juveniles (up to
420 13 per m^{-3}) between 28 January and 4 February 2014. Plankton collections in both of these
421 studies were conducted with a 60-cm mouth diameter and 300- μm mesh Bongo net towed
422 from 25 m depth up to the base of pycnocline, and from the pycnocline to the surface. Our
423 samples were collected using a 50x50-cm mouth and 300- μm mesh Tucker trawl towed from
424 50 m depth to the base of the pycnocline, and from the pycnocline to the surface. We deem
425 it unlikely that the discrepancy in the stage composition of our larval samples and those
426 reported by Meerhoff et al. is due to differences in sampling gear. Rather, we submit that
427 such differences are likely caused by year-to-year differences in the timing of maximum river
428 outflow, and the associated discharge of particulate organic matter into the fjord's head.
429 Since outflow data for the Baker river during the month prior to the Jan-Feb 2014 survey
430 by Meerhoff et al. are currently unavailable (see Fig. 2a), at this time we are unable to test
431 this hypothesis.

432 *4.2. Hydrographic structure and freshwater dynamics*

433 The hydrographic measurements along the Baker-Martínez fjord during our three sea-
434 sonal surveys confirmed the strong thermal and haline stratification already documented
435 for this system (e.g. González et al., 2013; Meerhoff et al., 2014), as well as the seasonal
436 differences in the thickness and along-fjord scale of a surface low-salinity layer (e.g. Aiken,
437 2012). The cold sub-surface plume detected in summer along the Baker channel has been
438 recently shown to correspond to submarine melting of the Jorge Montt glacier (Moffat et al.,
439 2018). As for the water masses identified during our hydrographic surveys, the temperature-
440 salinity conditions corresponded to Modified Subantarctic Water (MSAAW) and Estuarine
441 Water (EW), with an absence of waters of Equatorial origin (Equatorial Subsurface Water,
442 ESSW), which according to previous studies (Sievers & Silva, 2008; Palma & Silva, 2004;

443 Aiken, 2012) would be normally limited in its latitudinal reach to the Corcovado Gulf (45°S),
444 and additionally by the bathymetry of the connection between the Baker-Martínez fjord and
445 the open ocean.

446 Consistent with previously conducted surveys along the Baker-Martínez fjord (e.g. Meer-
447 hoff et al., 2014; Quiroga et al., 2016), our hydrographic sections for summertime showed
448 that chlorophyll-a reached maximum levels at the outer section of the fjord, with a vertical
449 and along-channel structure that is indicative of an association between these maxima and
450 oceanic intrusions. In this outer section of the fjord, warmer but more saline waters with
451 higher concentrations of nitrate and phosphate (see González et al., 2013), are likely to
452 subduct under the surface layer of cooler and fresher water produced by river discharges at
453 the fjord's head. Combined with the increase in light availability expected from the rapid
454 seaward decline in surface turbidity levels observed on all summertime transects (e.g. Figs.
455 4g, 6g, 7h), this intrusion and subduction of marine surface water (see Moffat et al., 2018)
456 would explain the sub-surface maximum in chlorophyll-a concentrations observed along both
457 channels in January 2016 (Fig. 4e-f), and in the Martínez channel during the second pass
458 in January 2017 (Fig. 7f). A similar structure in chlorophyll-a concentration has been
459 documented for fjords in other regions such as New Zealand (Goebel et al., 2005).

460 4.3. Revisiting the model of population functioning for *Munida gregaria*

461 The current hypothesis as to the dynamics of *M. gregaria* reproduction and larval de-
462 velopment in the fjords and channels of central and northern Patagonia (León et al., 2008)
463 considers the wintertime release of early-stage larvae inside fjords, a seaward dispersal of
464 these planktonic larvae in winter-spring, and the migration back into the fjords of late-stage
465 larvae and post-larvae in summer months. Such a model of population functioning implies
466 that gravid females must either migrate into the fjord in autumn-winter, after mating in
467 outer waters, or remain within the fjord year-round and mate seasonally. In either of these
468 scenarios, if mating and fertilization had a seasonal pattern, the abundance of early-stage
469 larvae in the plankton should display a similar periodicity, with a wintertime dominance
470 of early stage (ZI) larvae and a gradual increase in the relative abundance or advanced

471 stages during spring and summer. We expected this to be case with *M. gregaria* larvae in
472 the Baker-Martínez fjord. However, the early ZI larvae were numerically dominant in both
473 summer and winter, with over 70% of total larval counts in all surveys, and were even more
474 abundant in summer (up to 53 larvae per 100 m³) than in winter (up to 11 larvae per 100
475 m³). This pattern suggests that mating in adult *M. gregaria*, and the subsequent hatching
476 of ZI larvae from gravid females, is either constant throughout the year or it takes place
477 during a protracted reproductive season that spans winter, spring, and early summer.

478 Although no information on the duration of embryonic development is available for *M.*
479 *gregaria* in the Pacific coast of Patagonia, in a study of the reproductive biology of *Munida*
480 *subrugosa* in the Beagle Channel, Tapella et al. (2002) estimated the duration of embry-
481 onic development for this species to be 90-120 days. If a 90-day embryonic development
482 is assumed for *M. gregaria* in the Baker-Martínez fjord, mating should have occurred in
483 early winter (June) for ZI larvae to be found along the fjord during our winter survey in
484 late August 2016. As for the summer surveys (conducted in mid to late January), mating
485 should have occurred in November-December of the previous year for ZI to be numerically
486 dominant during the January surveys. Thus, our observations bring into question the cur-
487 rently accepted model of population functioning for *M. gregaria* in Patagonian fjords and
488 channels, and warrant further investigation into the actual distribution, reproductive biology
489 and behavior of benthic adults.

490 The existence of year-round reproduction, or a protracted reproductive season, for *M.*
491 *gregaria* inside the Baker-Martínez fjord poses the question of which environmental cues,
492 if any, are setting the pace of aggregation and mating behavior in benthic adults along
493 this system. Available data from multiple hydrographic surveys conducted along the fjord
494 in recent years (e.g. Aiken, 2012; Moffat et al., 2018), as well as from continuous records
495 gathered by moorings deployed at the fjord's head for over 8 years, indicate that oceanic
496 intrusions through the Gulf of Penas take place in summer months, and that these warmer
497 and more saline sub-surface waters reach the fjord's head in autumn-winter (Moffat et al.,
498 2018). In fact, a climatology of water-column temperatures recorded continuously in 2008
499 – 2016 near the Baker river mouth (Fig. 13) shows near-bottom water with temperatures

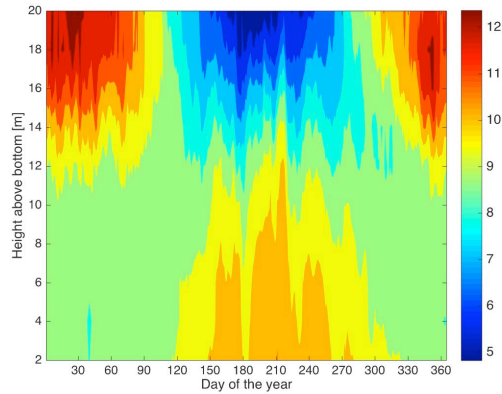


Figure 13: Climatology of water-column temperatures recorded between 2008 and 2016 at a mooring deployed near the Baker river mouth, at the head of the Baker-Martínez fjord. Heights on the y axis are relative to the bottom. Mean depth at the mooring site was 24 m. Color scale corresponds to temperature ($^{\circ}\text{C}$). Fuente: Fabián Tapia J.

500 $\geq 10^{\circ}\text{C}$ reaching the fjord’s head between April and November of each year (i.e. autumn
 501 through spring). Given the timespan and periodicity of these intrusions, we hypothesize
 502 that they constitute an environmental cue for the reproduction of *M. gregaria* in the Baker-
 503 Martínez fjord, thus setting the temporal pattern of larval hatching and abundance of early
 504 planktonic stages such as those found during our summer surveys. Whether these intrusions
 505 do in fact set in motion the biological response that ultimately determines the timing of larval
 506 release into the plankton, and whether the occurrence and/or intensity of such intrusions
 507 will be altered by changes in the balance of freshwater – ocean influence associated to current
 508 climatic trends, are questions that warrant further investigation.

509 4.4. Larger-scale variability and future climate scenarios

510 Year-to-year differences in hydrographic structure along the fjord are directly associated
 511 with changes in freshwater inputs from river discharges, surface runoff, and precipitation,
 512 as well as from glacier melting (e.g Moffat et al., 2018), all of which are associated with
 513 changes in climate that may also affect wind forcing (e.g Moffat, 2014) surface heat fluxes,

514 ocean temperatures, and vertical mixing. Combined, these conditions may modify the pro-
515 ductivity and composition of phytoplankton in the inner waters of Patagonia (León-Muñoz
516 et al., 2018), and affect the survival and/or development rates of planktonic larvae such as
517 those of *M. gregaria*. Periodically collected data on size structure of the adult population
518 would provide baseline information to check whether recruitment failures have happened in
519 association with extreme variability recorded in the recent past, and whether such failures
520 are associated to anomalous years in terms of ocean conditions. Since *M. gregaria* is not cur-
521 rently a target species for commercial fishing in Chile, data from periodic stock assessment
522 surveys and monitoring of size structure in the adult population – both common practice
523 for commercially exploited species – are not currently available.

524 It has been shown that near-bottom water temperatures measured in autumn-winter at
525 the head of the Baker-Martínez fjord are strongly correlated with surface water temperatures
526 at the Gulf of Penas during the previous summer (Moffat et al., 2018). Thus, anomalous
527 SST conditions during the summer, such as those recorded in 2016 (León-Muñoz et al.,
528 2018), are likely to affect sub-surface temperatures throughout the fjord in the ensuing
529 months. These and other associated changes in hydrographic conditions may indeed affect
530 the reproductive behavior of adult *M. gregaria* as well as the development rates of planktonic
531 larvae. In addition to temperature, other water properties such as dissolved oxygen are
532 likely to change along the ocean’s margins (Deutsch et al., 2015; Breitburg et al., 2018) and
533 potentially affect the physiology, behavior, and geographic distribution of benthic species
534 with planktonic larvae.

535 Current trends in precipitation and river outflows in northern and central Patagonia
536 suggest that a significant change in the balance between freshwater and ocean influence is
537 taking place along this region (Garreaud et al., 2013), with effects on estuarine conditions
538 and productivity that are as yet not entirely understood. One of the potential consequences
539 of a drop in freshwater inputs into the Baker-Martínez fjord is the increase in frequency or
540 intensity of ocean intrusions through the Gulf of Penas, and a subsequent change in thermal
541 conditions, nutrients, light attenuation, phytoplankton composition, and productivity pat-
542 terns in the fjord. It is likely that some of these changes affect the development rates and

543 survival of *M. gregaria* larvae and, by extension, the future abundance and trophic role of
544 this species in Patagonian. Observational and experimental studies are needed to fill current
545 knowledge gaps regarding the behavior and reproductive biology of adult *M. gregaria*, and
546 to better understand how this species may fare under future climate scenarios.

547 **5. Acknowledgements**

548 We thank the captain and crew of L/C Sur-Austral for their help during sample collection.
549 Field and laboratory support was provided by V. Manríquez, N. Hidalgo, and C. Iturra.
550 Financial support for DH and FJT was provided by COPAS Sur-Austral (CONICYT PIA
551 PFB31). Partial financial support for DH was also provided by CONICYT Chile-USA grant
552 USA2012-0012 awarded to CM.



553 **6. References**

- 554 Aiken, C. M. (2012). Seasonal thermal structure and exchange in Baker Channel, Chile. *Dynamics of*
555 *Atmospheres and Oceans*, *58*, 1–19. doi:10.1016/j.dynatmoce.2012.07.001.
- 556 Aracena, C., Lange, C. B., Luis Iriarte, J., Rebolledo, L., & Pantoja, S. (2011). Latitudinal patterns of
557 export production recorded in surface sediments of the Chilean Patagonian fjords (41–55S) as a response to
558 water column productivity. *Continental Shelf Research*, *31*, 340–355. doi:10.1016/j.csr.2010.08.008.
- 559 Basedow, S. L., Eiane, K., Tverberg, V., & Spindler, M. (2004). Advection of zooplankton in an Arctic
560 fjord (Kongsfjorden, Svalbard). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *60*, 113–124. doi:10.1016/j.ecss.
561 2003.12.004.
- 562 Boehlert, G. W., & Mundy, B. C. (1988). Roles of behavioral and physical factors in larval and juvenile fish
563 recruitment to estuarine nursery areas. *American Fisheries Society Symposium*, *3*, 61–67.
- 564 Boschi, E. E. (1979). Geographic distribution of Argentinian marine decapod crustaceans. *Bulletin of the*
565 *Biological Society of Washington*, *3*, 134–143.
- 566 Boschi, E. E., & Gavio, M. A. (2005). On the distribution of decapod crustaceans from the Magellan
567 Biogeographic Province and the Antarctic region. *Scientia Marina*, *69*, 195–200. doi:10.3989/scimar.
568 2005.69s2195.
- 569 Breitburg, D., Levin, L. A., Oschlies, A., Grégoire, M., Chavez, F. P., Conley, D. J., Garçon, V., Gilbert,
570 D., Gutiérrez, D., Isensee, K., Jacinto, G. S., Limburg, K. E., Montes, I., Naqvi, S. W. A., Pitcher,
571 G. C., Rabalais, N. N., Roman, M. R., Rose, K. A., Seibel, B. A., Telszewski, M., Yasuhara, M., &
572 Zhang, J. (2018). Declining oxygen in the global ocean and coastal waters. *Science*, *359*, eaam7240.
573 doi:10.1126/science.aam7240.
- 574 Burrell, D. C. (1988). Carbon flow in fjords. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, *26*, 143–226.
- 575 Castillo, M. I., Cifuentes, U., Pizarro, O., Djurfeldt, L., & Caceres, M. (2016). Seasonal hydrography and
576 surface outflow in a fjord with a deep sill: The Reloncaví fjord, Chile. *Ocean Science*, *12*, 533–534.
577 doi:10.5194/os-12-533-2016.
- 578 Cronin, T. W., & Forward, R. B. (1982). Tidally timed behavior: effects on larval distributions in estuaries.
579 In *Estuarine Comparisons* (pp. 505–520). Elsevier. doi:10.1016/B978-0-12-404070-0.50036-3.
- 580 Dávila, P. M., Figueroa, D., & Müller, E. (2002). Freshwater input into the coastal ocean and its relation
581 with the salinity distribution off austral Chile (35–55°S). *Continental Shelf Research*, *22*, 521–534.
- 582 Deutsch, C., Ferrel, A., Seibel, B., Pörtner, H.-O., & Huey, R. B. (2015). Climate change tightens a metabolic
583 constraint on marine habitats. *Science*, *348*, 1132–1135. doi:10.1126/science.aaa1605.
- 584 DiBacco, C., Sutton, D., & McConnico, L. (2001). Vertical migration behavior and horizontal distribution of
585 brachyuran larvae in a low-inflow estuary: implications for bay-ocean exchange. *Marine Ecology Progress*
586 *Series*, *217*, 191–206.

587 Dussailant, A., Buytaert, W., Meier, C., & Espinoza, F. (2012). Hydrological regime of remote catchments
588 with extreme gradients under accelerated change: the Baker basin in Patagonia. *Hydrological Sciences*
589 *Journal*, *57*, 1530–1542. doi:10.1080/02626667.2012.726993.

590 Farmer, D. M., & Freeland, H. J. (1983). The physical oceanography of fjords. *Progress in Oceanography*,
591 *12*, 147–220. doi:10.1016/0079-6611(83)90004-6.

592 Garreaud, R., Lopez, P., Minvielle, M., & Rojas, M. (2013). Large-scale control on the Patagonian climate.
593 *Journal of Climate*, *26*, 215–230. doi:10.1175/JCLI-D-12-00001.1.

594 Goebel, N. L., Wing, S. R., & Boyd, P. W. (2005). A mechanism for onset of diatom blooms in a fjord
595 with persistent salinity stratification. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *64*, 546–560. doi:10.1016/
596 j.ecss.2005.03.015.

597 González, H. E., Castro, L. R., Daneri, G., Iriarte, J. L., Silva, N., Tapia, F. J., Teca, E., & Vargas,
598 C. A. (2013). Land-ocean gradient in haline stratification and its effects on plankton dynamics and
599 trophic carbon fluxes in Chilean Patagonian fjords (4750S). *Progress in Oceanography*, *119*, 32–47.
600 doi:10.1016/j.pocean.2013.06.003.

601 González, H. E., Castro, L. R., Daneri, G., Iriarte, J. L., Silva, N., Vargas, C. A., Giesecke, R., & Sánchez, N.
602 (2011). Seasonal plankton variability in Chilean Patagonia fjords: Carbon flow through the pelagic food
603 web of Aysen Fjord and plankton dynamics in the Moraleda Channel basin. *Continental Shelf Research*,
604 *31*, 225–243. doi:10.1016/j.csr.2010.08.010.

605 Jacob, B., Tapia, F. J., Daneri, G., Iriarte, J. L., Montero, P., Sobarzo, M. A., & Quiñones, R. A. (2014).
606 Springtime size-fractionated primary production across hydrographic and PAR-light gradients in Chilean
607 Patagonia (41–50°S). *Progress in Oceanography*, *129*, 75–84. doi:10.1016/j.pocean.2014.08.003.

608 Johnson, G. E., & Gonor, J. J. (1982). The tidal exchange of *Callinassa californiensis* (Crustacea, De-
609 capoda) larvae between the ocean and the Salmon River estuary, Oregon. *Estuarine, Coastal and Shelf*
610 *Science*, *14*, 501–516. doi:10.1016/S0302-3524(82)80073-X.

611 Landaeta, M. F., & Castro, L. R. (2006). Variabilidad estacional en los patrones espaciales de las asociaciones
612 ictioplanctónicas de la zona de fiordos de Chile austral. *Ciencia y Tecnología del Mar*, *29*, 107–127.

613 León, R., Castro, L. R., & Cáceres, M. (2008). Dispersal of *Munida gregaria* (Decapoda: Galatheidae)
614 larvae in Patagonian channels of southern Chile. *ICES Journal of Marine Science*, *65*, 1131–1143.
615 doi:10.1093/icesjms/fsm093.

616 León-Muñoz, J., Urbina, M. A., Garreaud, R., & Iriarte, J. L. (2018). Hydroclimatic conditions trigger
617 record harmful algal bloom in western Patagonia (summer 2016). *Scientific Reports*, *8*, 1330. doi:10.
618 1038/s41598-018-19461-4.

619 Meerhoff, E., Castro, L. R., & Tapia, F. J. (2013). Influence of freshwater discharges and tides on the
620 abundance and distribution of larval and juvenile *Munida gregaria* in the Baker river estuary, Chilean

621 Patagonia. *Continental Shelf Research*, 61-62, 1–11. doi:10.1016/j.csr.2013.04.025.

622 Meerhoff, E., Tapia, F. J., & Castro, L. R. (2014). Spatial structure of the meroplankton community along
623 a Patagonian fjord - The role of changing freshwater inputs. *Progress in Oceanography*, 129, 125–135.
624 doi:10.1016/j.poccean.2014.05.015.

625 Moffat, C. (2014). Wind-driven modulation of warm water supply to a proglacial fjord, Jorge Montt Glacier,
626 Patagonia. *Geophysical Research Letters*, 41, 3943–3950. doi:10.1002/2014GL060071.

627 Moffat, C., Tapia, F. J., Nittrouer, C. A., Hallet, B., Bown, F., Iturra, C., & Boldt, K. (2018). Seasonal
628 evolution of ocean heat supply and freshwater discharge from a rapidly retreating tidewater glacier: Jorge
629 Montt, Patagonia. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, . doi:10.1002/2017JC013069.

630 Mujica, A., & Medina, M. (1997). Decapod crustacean larvae from the southern inlets of Chile (41°30'
631 46°40' S). *Ciencia y Tecnología del Mar (Valparaíso)*, 20, 147–154.

632 Mujica, A., & Medina, M. (2000). Larvae decapod crustacean, distribution and abundance in the austral
633 channel area. *Ciencia y Tecnología del Mar (Valparaíso)*, 23, 49–68.

634 Mujica, A., Nava, M. L., Saavedra, M., Pereira, J., & Vargas, A. (2013). Distribución y abundancia de
635 larvas de *Munida gregaria* (Fabricius, 1793), *Sergestes arcticus* Krøyer, 1855 y *Neotrypaea uncinata* (H.
636 Milne-Edwards, 1837) entre Puerto Montt (41°30'S) y Laguna San Rafael (46°30'S), sur de Chile. *Latin
637 American Journal of Aquatic Research*, 41, 828–838. doi:103856/vol41-issue5-fulltext-3.

638 Mujica, A., & Villablanca, R. (2003). Larvae decapod crustacean in the Magellan fjords area. *Ciencia y
639 Tecnología del Mar (Valparaíso)*, 26, 73–84.

640 Nielsen, T. G., & Andersen, C. M. (2002). Plankton community structure and production along a freshwater-
641 influenced Norwegian fjord system. *Marine Biology*, 141, 707–724. doi:10.1007/s00227-002-0868-8.

642 Palma, S., & Silva, N. (2004). Distribution of siphonophores, chaetognaths, euphausiids and oceanographic
643 conditions in the fjords and channels of southern Chile. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in
644 Oceanography*, 51, 513–535. doi:10.1016/j.dsr2.2004.05.001.

645 Piret, L. (2016). *Triggering mechanism and depositional processes of a late Holocene megaturbidite in Baker
646 fjord, Chilean Patagonia*. Ph.D. thesis Universiteit Gent.

647 Queiroga, H., Almeida, M. J., Alpuim, T., Flores, A. A. V., Francisco, S., González-Gordillo, I., Miranda,
648 A. I., Silva, I., & Paula, J. (2006). Tide and wind control of megalopal supply to estuarine crab populations
649 on the Portuguese west coast. *Marine Ecology Progress Series*, 307, 21–36.

650 Quiroga, E., Ortiz, P., González-Saldías, R., Reid, B., Tapia, F., Pérez-Santos, I., Rebolledo, L., Mansilla,
651 R., Pineda, C., Cari, I., Salinas, N., Montiel, A., & Gerdes, D. (2016). Seasonal benthic patterns in a
652 glacial Patagonian fjord: the role of suspended sediment and terrestrial organic matter. *Marine Ecology
653 Progress Series*, 561, 31–50. doi:10.3354/meps11903.

654 Rayner, G. W. (1935). *The Falkland species of the Crustacean Genus Munida* volume 10.

- 655 Retamal, M. A., & Moyano, H. I. (2010). Zoogeography of Chilean marine and freshwater decapod crustaceans. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 38, 302–328. doi:10.3856/vol38-issue3-fulltext-1.
- 658 Roberts, P. E. (1973). Larvae of *Munida subrugosa* (White), 1847, from Perseverance Harbour, Campbell Island. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 3, 393–408. doi:10.1080/03036758.1973.10421864.
- 659 Rodríguez, L., & Bahamonde, R. (1986). Contribución al conocimiento de *Munida subrugosa* (White, 1847) en la XII Región, Chile. In P. Arana (Ed.), *La Pesca en Chile* (pp. 283–296). Valparaíso, Chile: Universidad Católica de Valparaíso.
- 660 Rojas, N., & Silva, N. (2005). Early diagenesis and vertical distribution of organic carbon and total nitrogen in recent sediments from southern Chilean fjords (Boca del Guafo to Pulluche Channel). *Investigaciones Marinas*, 33, 183–194. doi:10.4067/S0717-71782005000200005.
- 661 Romero, M. C., Lovrich, G. A., Tapella, F., & Thatje, S. (2004). Feeding ecology of the crab *Munida subrugosa* (Decapoda: Anomura: Galatheidae) in the Beagle Channel, Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 84, 359–365. doi:10.1017/S0025315404009282h.
- 662 Ross, L., Valle-Levinson, A., Pérez-Santos, I., Tapia, F. J., & Schneider, W. (2015). Baroclinic annular variability of internal motions in a Patagonian fjord. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 120, 5668–5685. doi:10.1002/2014JC010669.
- 663 Rothlisberg, P. C., Church, J. A., & Forbes, A. M. G. (1983). Modelling the advection of vertically migrating shrimp larvae. *Journal of Marine Research*, 41, 511–538.
- 664 Schiavini, A. C. M., Goodall, R. N. P., Lescrauwaet, A.-K., & Alonso, M. K. (1997). Food habits of the Peale's dolphin, *Lagenorhynchus australis*; review and new information. *Report of the International Whaling Commission*, 47, 827–834.
- 665 Schneider, W., Pérez-Santos, I., Ross, L., Bravo, L., Seguel, R., & Hernández, F. (2014). On the hydrography of Puyuhuapi Channel, Chilean Patagonia. *Progress in Oceanography*, 129, 8–18. doi:10.1016/j.poccean.2014.03.007.
- 666 Sievers, H. A., & Silva, N. (2008). Water masses and circulation in austral Chilean channels and fjords. In N. Silva, & S. Palma (Eds.), *Progress in the oceanographic knowledge of Chilean interior waters, from Puerto Montt to Cape Horn* (pp. 53–58). Valparaíso, Chile: Comité Oceanográfico Nacional - P. Universidad Católica de Valparaíso.
- 667 Silva, N., & Calvete, C. (2002). Características oceanográficas físicas y químicas de canales australes chilenos entre el Golfo de Penas y el Estrecho de Magallanes. *Ciencia y Tecnología del Mar (Valparaíso)*, 25, 23–88.
- 668 Silva, N., Calvete, C., & Sievers, H. A. (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 (Valparaíso)*, 20, 23–106.

- 689 Smith, R. W., Bianchi, T. S., Allison, M., Savage, C., & Galy, V. (2015). High rates of organic carbon burial
690 in fjord sediments globally. *Nature Geoscience*, *8*, 450–453. doi:10.1038/ngeo2421.
- 691 Strub, P. T., Mesías, J. M. J., Montecino, V., Rutllant, J. A., Salinas, S., Robinson, A., & Brink, K. H.
692 (1998). Coastal ocean circulation off western South America. In A. R. Robinson, & K. H. Brink (Eds.),
693 *The Sea* (pp. 273–313). John Wiley & Sons volume 11.
- 694 Tapella, F., Lovrich, G. A., Romero, M. C., & Thatje, S. (2002). Reproductive biology of the crab *Munida*
695 *subrugosa* (Decapoda: Anomura: Galatheidae) in the Beagle Channel, Argentina. *Journal of the Marine*
696 *Biological Association of the United Kingdom*, *82*, 589–595. doi:10.1017/S0025315404009282h.
- 697 Thompson, K. R. (1993). Variation in Magellanic penguin *Spheniscus magellanicus* diet in the Falkland
698 Islands. *Marine Ornithology*, *21*, 57–67.
- 699 Valle-Levinson, A., Cáceres, M. A., & Pizarro, O. (2014). Variations of tidally driven three-layer residual
700 circulation in fjords. *Ocean Dynamics*, *64*, 459–469. doi:10.1007/s10236-014-0694-9.
- 701 Valle-Levinson, A., Sarkar, N., Sanay, R., Doris, S., & León, J. (2007). Spatial structure of hydrography and
702 flow in a Chilean fjord, Estuario Reloncaví. *Estuaries and Coasts*, *30*, 113–126. doi:10.1007/BF02782972.
- 703 Vinuesa, J. H., & Varisco, M. (2007). Trophic ecology of the lobster krill *Munida gregaria* in San Jorge Gulf,
704 Argentina. *Investigaciones Marinas, Valparaíso*, *35*, 25–34. doi:10.4067/S0717-71782007000200003.
- 705 Walsh, J. J. (1991). Importance of continental margins in the marine biogeochemical cycling of carbon and
706 nitrogen. *Nature*, *350*, 53–55. doi:10.1038/350053a0.
- 707 Welch, J. M., Forward, R. B., & Howd, P. A. (1999). Behavioral responses of blue crab *Callinectes sapidus*
708 postlarvae to turbulence: implications for selective tidal stream transport. *Marine Ecology Progress*
709 *Series*, *179*, 135–143.
- 710 Williams, B. G. (1973). The effect of the environment on the morphology of *Munida gregaria* (Fabricius)
711 (Decapoda, Anomura). *Crustaceana*, *24*, 197–210.
- 712 Williams, B. G. (1980). The pelagic and benthic phases of post-metamorphic *Munida gregaria* (Fabricius)
713 (Decapoda, Anomura). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *42*, 125–141.
- 714 Zeldis, J. R. (1985). Ecology of *Munida gregaria* (Decapoda, Anomura): distribution and abundance,
715 population dynamics and fisheries. *Marine Ecology Progress Series*, *22*, 77–99.

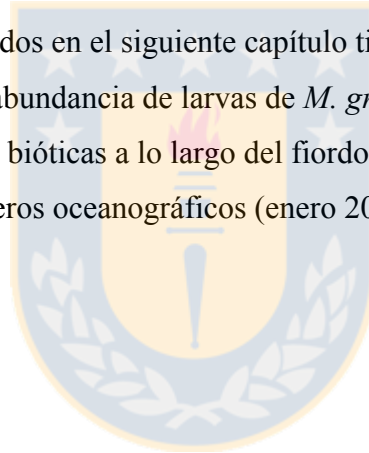
4.2. CAPÍTULO 2.

Variabilidad espacial y temporal de larvas de *Munida gregaria* en relación al patrón de clorofila-a registrado a lo largo del fiordo Baker-Martínez.

Resumen

Munida gregaria se alimenta de fitoplancton en su fase planctónica. De acuerdo con estos antecedentes y considerando que la concentración de clorofila-a puede servir como proxy para estimaciones de biomasa fitoplanctónica, se pretende evaluar si el incremento en las concentraciones de clorofila-a a lo largo del fiordo Baker-Martínez tiene algún grado de influencia en el patrón de distribución de abundancia de larvas de esta especie, considerando que el incremento del alimento podría favorecer la persistencia de estas etapas larvarias en la columna de agua.

Los resultados presentados en el siguiente capítulo tienen como objetivo corroborar los patrones de distribución de la abundancia de larvas de *M. gregaria* asociados con la variabilidad en las condiciones bióticas a lo largo del fiordo. Considere que en la metodología se utilizó el mismo set de cruceros oceanográficos (enero 2016, agosto 2016 y enero 2017) que en el capítulo 1.



Al integrar verticalmente las concentraciones de clorofila-a y la abundancia de larvas hasta una profundidad de 50 m (profundidad de lance de la red), se observó un patrón de distribución similar en verano, registrándose un aumento hacia la boca del fiordo (hacia el Golfo de Penas) (Fig. 3 a-b, e-f). Las mayores abundancias de larvas estuvieron asociadas con altas concentraciones de clorofila-a, pero no necesariamente ésta fue significativa (ver Tabla 3). Durante la campaña de verano de 2016, se observó una alta correlación positiva en el canal Baker ($\tau = 0.80$; $p = 0.0833$), pero no en el canal Martínez ($\tau = 0.51$; $p = 0.1643$). Al año siguiente (verano 2017), sólo se observó una alta correlación en el segundo transecto realizado por el canal Martínez ($\tau = 0.73$; $p = 0.0556$). Por otra parte, el patrón de abundancia larval y clorofila durante invierno bastante homogéneo y se mantuvo constante a lo largo del fiordo (Fig. 3 c, d). Sin embargo estas variables en ningún canal estuvieron correlacionadas (ver Tabla 1). A pesar de que en algunos casos se observó un grado de asociación entre la clorofila y la abundancia integradas en profundidad, en ningún caso ésta fue significativa (ver Tabla 3).

Tabla 3. Correlación de Kendall (valores p en paréntesis) obtenidos desde análisis de correlación entre abundancia de larvas de *Munida gregaria* y clorofila-a integradas verticalmente.

Fuente: Elaboración propia.

Campaña	Canal Martínez	Canal Baker
Enero 2016	0.51 (0.164)	0.80 (0.083)
Agosto 2016	-0.33 (0.381)	0.60 (0.136)
Enero 2017 (transecto 1)	0.47 (0.272)	0.73 (0.056)
Enero 2017 (transecto 2)	-0.33 (>0.999)	-0.99 (0.330)

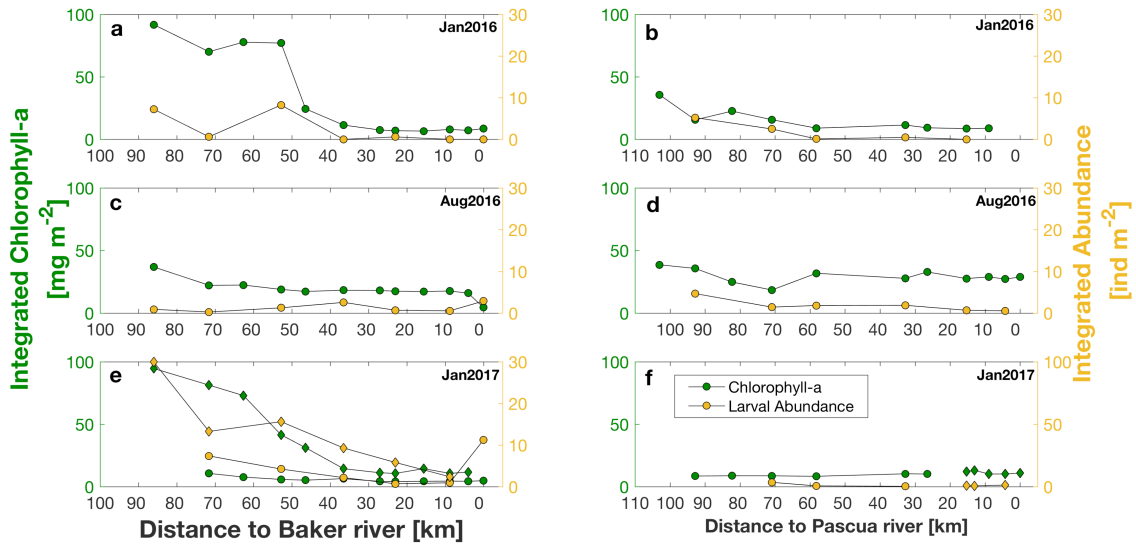
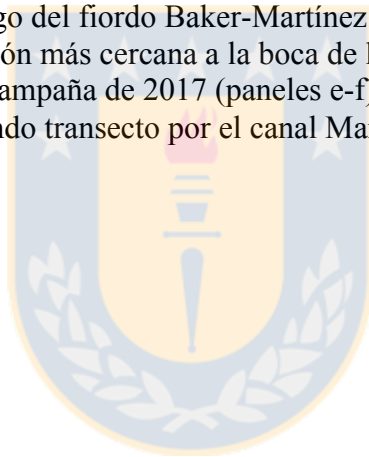


Fig. 3. Clorofila-a integrada [mg m⁻²] (símbolos verdes) y abundancia larval integrada [ind m⁻²] (símbolos amarillos) a lo largo del fiordo Baker-Martínez. Las distancias a lo largo de cada sección son relativas a la estación más cercana a la boca de los ríos Baker (canal Martínez) y Pascua (canal Baker). Para la campaña de 2017 (paneles e-f), los círculos y diamantes corresponden al primer y segundo transecto por el canal Martínez respectivamente. Fuente: Elaboración propia.



5. DISCUSIÓN

El objetivo general de este trabajo fue caracterizar el patrón espacial en la abundancia y composición por estadios de larvas de *Munida gregaria* a lo largo del fiordo Baker-Martínez, y evaluar la relación entre la distribución de larvas y los cambios estacionales y a escala sinóptica en la estructura hidrográfica, incluyendo biomasa fitoplanctónica mediados por cambios en los aportes de agua dulce dentro del fiordo, que proviene principalmente de los ríos Baker y Pascua.

De acuerdo con los resultados generados en este estudio, hemos demostrado que las larvas de *M. gregaria* pueden ser encontradas durante todo el año a lo largo del fiordo Baker-Martínez. En ambas épocas de muestreo (verano e invierno) fue posible encontrar el primer estadio de desarrollo (ZI), el que fue numéricamente dominante en todas las campañas, mientras que los estadios larvales avanzados sólo fueron encontrados en verano. Los resultados de abundancia larval reportados en este estudio no fueron completamente consistentes con el patrón registrado para la clorofila-a a lo largo del fiordo. A pesar de que durante la campaña de verano se observó una alta correlación, ésta no fue significativa (ver Tabla 3), mientras que en invierno no se observó ningún grado de asociación entre la integración de la abundancia larval y clorofila-a. Además se ha demostrado que en verano el patrón espacial de abundancia larval integrada está positivamente correlacionado con una combinación de variables hidrográfica que indica el grado de influencia oceánica versus influencia fluvial sobre las condiciones hidrográficas (temperatura, salinidad, turbidez, clorofila-a) a lo largo de este sistema estuarino. A escala semanal, la distribución de los estadios larvales a lo largo del fiordo se mantuvo relativamente constante, a pesar de los sustanciales cambios registrados en la estructura hidrográfica.

Las diferencias encontradas en verano e invierno podrían sugerir que los estadios larvales de *Munida gregaria*, y sobre todo los estadios más avanzados, podrían buscar activamente un tipo de agua con características físicas en particular o que simplemente podrían estar siendo advectadas junto con alguna masa de agua, cuando cambia el viento y/o el caudal de los ríos. Meerhoff *et al.* (2014b) detectaron flujos complejos, con asimetrías transversales en las corrientes a lo largo del fiordo, que podrían generarse por la complejidad de la batimetría o por la alta variabilidad en las fluctuaciones de agua dulce que desembocan en este sistema (e.g. fiordo Steffen). Estas asimetrías en los flujos a lo largo del fiordo podrían

tener un grado de significancia en el transporte larval, generando zonas de retención y/o advección de larvas. Aunque estos antecedentes fueron sólo registrados cerca de la desembocadura del río Baker, es posible extrapolar estos resultados a lo largo de todo el fiordo, para efectos de esta discusión. Futuros estudios requerirán registros continuos de estas condiciones ambientales para darle un contexto a este tipo de observaciones, junto con aumentar la frecuencia del muestreo biológico, que nos permita identificar en mayor detalle las escalas dominantes de variabilidad en su abundancia, distribución y composición a lo largo de su ciclo de vida.

5.1. Variabilidad en la distribución de larvas y composición por estadios

En general, los mayores valores de abundancia de larvas de *M. gregaria* fueron observados en la sección externa del fiordo, asociados a altos valores de salinidad. Se ha reportado un patrón similar para otros fiordos y canales Patagónicos, donde las larvas de esta especie son más abundantes en secciones externas, más fuertemente influenciadas por condiciones marinas (e.g. Mujica y Medina 1997, 2000, Mujica y Villablanca 2003, León *et al.* 2008, Mujica *et al.* 2013).

El patrón estacional en la abundancia larval, con presencia de estadios avanzados y mayor abundancia larval en meses de verano, fue consistente con la noción de que los cambios estacionales en hidrografía y productividad cumplen un rol en la determinación del ritmo reproductivo y posterior aparición de larvas de *Munida gregaria* en el plancton. Por otra parte, el patrón estacional en la composición por estadios larvales de *M. gregaria* es parcialmente consistente con observaciones previas a lo largo de este fiordo (Meerhoff *et al.* 2013), así como con la actual hipótesis sobre el ciclo de vida de esta especie en fiordos y canales de la Patagonia centro-norte (León *et al.* 2008). Aunque el hallazgo de que un 100% de las larvas recolectadas durante la campaña de invierno correspondían al primer estadio de desarrollo (ZI) sustenta la hipótesis de que éstas son liberadas al plancton en meses de invierno, estas larvas tempranas fueron tan abundantes, o incluso más abundantes, durante las campañas realizadas en verano, lo que indica que la reproducción y posterior eclosión larval desde hembras ovígeras no necesariamente está restringida a meses de invierno, sino que se extiende al menos entre el invierno y la primavera-verano. En relación a los estadios avanzados de desarrollo, su

ocurrencia exclusiva en campañas de verano y en la sección externa del fiordo revela estas etapas de desarrollo están fuertemente asociadas a condiciones marinas, y se desplazan hacia la cabeza del fiordo a medida que se vuelven competentes para ingresar a la población adulta. Sin embargo, su abundancia pareciera no estar asociada a la concentración de clorofila-a, como se planteó anteriormente. Por el contrario, la abundancia de los estadios avanzados y la clorofila-a están correlacionadas con aguas con alta salinidad y temperatura, caracterizada por las condiciones marinas fuera del fiordo durante estos meses.

Las observaciones recolectadas en las tres campañas demuestran que hay un cambio estacional en la distribución de la abundancia larval a lo largo del fiordo, así como en la composición por estadios de desarrollo, e indican que estos cambios se asocian con los cambios en las condiciones hidrográficas a lo largo de este sistema. Sin embargo, los dos muestreos de verano realizados en semanas consecutivas por el canal Martínez revelaron que los patrones de distribución larval se mantienen pese a los aparentes cambios en la estructura hidrográfica. Esta observación sugiere que el patrón de distribución larval y composición por estadios a lo largo del fiordo es más bien un reflejo de la estacionalidad y la dinámica espacial de la reproducción en esta especie, más que una respuesta activa de las larvas frente a cambios en la estructura hidrográfica a escala sinóptica. Es probable que la sincronización en el ciclo reproductivo de *Munida gregaria* registre los cambios estacionales en el balance entre el input de agua dulce y la influencia oceánica, las cuales determinan la productividad planctónica (biológica), y finalmente modulan los flujos verticales de materia orgánica a lo largo de este y otros sistemas Patagónicos (González *et al.* 2013, Jacob *et al.* 2014, Quiroga *et al.* 2016). La asociación entre la sincronía reproductiva y la estacionalidad en las intrusiones oceánicas en meses de otoño-invierno (Aiken 2012, Moffat *et al.* 2018) puede explicar la exclusiva ocurrencia de estas etapas tempranas (ZI), y su distribución a lo largo del fiordo, durante la campaña de invierno. Por otro lado, el patrón encontrado en la abundancia de los estadios avanzados de desarrollo es consistente con la migración de las post-larvas hacia el interior del fiordo durante primavera-verano propuesta por León *et al.* (2008). La correlación positiva entre la abundancia larval y el primer Componente Principal (PC1) de la estructura hidrográfica en las campañas de verano es indicativa de que existe una fuerte asociación entre la abundancia de los estadios avanzados y las condiciones marinas (alta temperatura, salinidad y clorofila).

A diferencia de trabajos previos realizados en esta área (e.g. Meerhoff *et al.* 2013), no se encontró post-larvas o juveniles de *Munida gregaria* en la sección interna del fiordo en ninguna de las campañas de verano. Al respecto, se podría argumentar que la alta abundancia de post-larvas reportada por Meerhoff *et al.* (2013) corresponde a muestras obtenidas a comienzos de verano (diciembre-enero), mientras que las campañas de verano del presente trabajo se realizaron desde mediados hasta finales de enero. Sin embargo, trabajo aun no publicado y que se deriva de una campaña intensiva de verano realizada en tres puntos cerca de la desembocadura del río Baker (Meerhoff *et al.* en revisión) reportaron una alta abundancia de juveniles (hasta 1300 individuos en 100 m³) entre el 28 de enero y el 4 de febrero de 2014. El muestreo de plancton para ambos estudios (Meerhoff *et al.* 2013 y en revisión) fue realizado con una red Bongo con 60 cm de diámetro de boca y malla de 300 µm, remolcada desde una profundidad de 25 m hasta la base de la picnoclina, y desde la picnoclina hacia la superficie. Las muestras de plancton del presente trabajo fueron recolectadas usando una red Tucker Trawl con una boca cuadrada de 50 cm de lado y red de 300 µm, remolcada desde una profundidad de 50 m hasta la base de la picnoclina, y desde la picnoclina hasta la superficie. Consideramos que es poco probable que la discrepancia en la composición de los estadios larvales de las muestras aquí analizadas y las reportadas por Meerhoff *et al.* se deba a las diferencias en el equipo y/o maniobra de muestreo. Por el contrario, se plantea que tales diferencias son probablemente causadas por la variabilidad año a año en la sincronización del máximo caudal del río y la descarga de materia orgánica particulada asociada a la cabeza del fiordo. Puesto que no se cuenta con datos de caudal del río Baker para el mes previo a la campaña de verano de Meerhoff *et al.* (enero-febrero de 2014), actualmente no es posible contrastar esta hipótesis. Sin embargo, al comparar estos resultados con trabajos donde el muestreo de zooplancton abarcó una mayor profundidad (Castro *et al.* 2011, León *et al.* 2008), el hecho de que se hayan encontrado post-larvas y juveniles podría deberse a que éstas se encontraban en un estrato mas profundo de la columna de agua. De acuerdo con esto, se podría inferir que una fracción de la población de *Munida gregaria* (principalmente juveniles y adultos) no fue reflejada al considerar un muestreo sólo hasta los 50 m, como fue en este caso. Se requiere realizar un muestreo que abarque una mayor profundidad de la columna de agua para poder representar de mejor manera las distribución y abundancia de esta especie a lo

largo de los sistemas Patagónicos, específicamente para la población adulta de *Munida gregaria*, y así poder determinar dónde efectivamente se encuentran las hembras grávidas.

A pesar de estos vacíos, en este trabajo se logró comprender mas detalladamente cuales fueron los patrones de distribución de la población de *Munida gregaria* en su fase planctónica, vale decir, para los diferentes estadios de desarrollo larval de esta especie, lo cual nos da un indicio de cómo se comportaría la población adulta y cual sería el timing en su ciclo reproductivo dentro de estos sistemas.

5.2. Estructura hidrográfica y dinámica en los aportes de agua dulce

Las mediciones hidrográficas a lo largo del fiordo Baker-Martínez confirmaron la presencia de una fuerte estratificación térmica y salina ya documentada para este sistema (González *et al.* 2013, Meerhoff *et al.* 2014a), así como las diferencias estacionales en el espesor y la escala de la capa superficial de baja salinidad a lo largo del fiordo (e.g. Aiken 2012). Recientemente, se ha demostrado que la pluma de agua fría sub-superficial detectada en verano a lo largo del canal Baker corresponde a derretimiento submarino del glaciar Jorge Montt (Moffat *et al.* 2018). En cuanto a las masas de agua identificadas durante las tres campañas hidrográficas, las condiciones de temperatura-salinidad corresponden a Agua Sub-antártica Modificada (MSAAW) y Agua Estuarina (EW), con una ausencia de aguas de origen Ecuatorial (Agua Ecuatorial Sub-superficial, ESSW), la cual según estudios previos (Sievers *et al.* 2002, Palma y Silva 2004, Aiken 2012) estaría normalmente limitada a su extensión latitudinal hasta el Golfo de Corcovado (45°S), y adicionalmente por la conexión batimétrica entre el fiordo Baker-Martínez y el océano abierto.

Consistentemente con lo observado en campañas anteriores a lo largo del fiordo Baker-Martínez (e.g. Meerhoff *et al.* 2014a, Quiroga *et al.* 2016), las secciones hidrográficas obtenidas en verano revelaron que la clorofila-a alcanza niveles máximos en la sección externa del fiordo, con una estructura vertical y a lo largo del canal que indica una asociación entre las concentraciones máximas y la intrusión de agua oceánica. Es probable que en la sección externa del fiordo el agua cálida y más salina, con altas concentraciones de nitrato y fosfato (ver González *et al.* 2013), se mueva por debajo de la capa superficial de agua más fría y con baja salinidad producida por las descargas de agua dulce, provenientes de los ríos en la cabeza

del fiordo. Combinado con el incremento de la disponibilidad de luz esperado a partir de la rápida disminución en los niveles de turbidez superficial observada en los transectos de verano, esta intrusión y subducción de agua superficial marina (ver Moffat *et al.* 2018) explicaría los valores máximos en las concentraciones de clorofila-a superficial observadas a lo largo de ambos canales durante enero de 2016 y en el canal Martínez, durante la segunda pasada realizada en enero de 2017. Se ha documentado una estructura similar en las concentraciones de clorofila-a para otras regiones de fiordos, tales como Nueva Zelanda (Goebel *et al.* 2005).

5.3. Modelo de funcionamiento de la población de *Munida gregaria*: una revisión

La hipótesis actual respecto a la dinámica de reproducción y desarrollo larval de *M. gregaria* en fiordos y canales de la Patagonia centro-norte (León *et al.* 2008) considera que en época de invierno ocurre la liberación de los primeros estadios larvales dentro de los fiordos, que estas larvas planctónicas son transportadas hacia el exterior del fiordo en primavera, y que las etapas larvales se internan en los fiordos durante meses de verano. Tal modelo de funcionamiento de la población implica que las hembras grávidas deben migrar hacia dentro el fiordo en otoño-invierno, después de aparearse en aguas exteriores, o permanecer dentro del fiordo durante todo el año y aparearse estacionalmente. En cualquiera de estos escenarios, si el apareamiento y la fertilización tiene un patrón estacional, la abundancia larval en etapas tempranas de desarrollo debe mostrar una periodicidad similar, con una dominancia de estadios larvales tempranos (ZI) en temporada de invierno y un aumento gradual en la abundancia relativa o en etapas avanzadas de desarrollo durante primavera-verano. Se esperaba que éste fuera el caso en relación a la larvas de *M. gregaria* en el fiordo Baker-Martínez. Sin embargo, el primer estadio larval (ZI) dominó numéricamente, tanto en verano como en invierno, representando más del 70% del conteo total de larvas durante todas las campañas, e incluso fueron más abundantes en verano (hasta 53 larvas por 100 m³) que en invierno (hasta 11 larvas por 100 m³). El patrón observado sugiere que el apareamiento de los adultos de *M. gregaria*, y la posterior eclosión de larvas ZI desde hembras grávidas, podría ocurrir durante todo el año, o al menos durante una temporada reproductiva prolongada que abarca el invierno, primavera y comienzos del verano.

A pesar de que no se dispone de información respecto a la duración del desarrollo embrionario de *M. gregaria* en la costa del Pacífico de la Patagonia, en un estudio que se enfoca en la biología reproductiva de *Munida subrugosa* en el Canal Beagle, Tapella *et al.* (2002) estimaron que la duración del desarrollo embrionario para esta especie es de 90-120 días. Suponiendo que el desarrollo embrionario para *M. gregaria* en el fiordo Baker-Martínez es de 90 días, el apareamiento debiese ocurrir a comienzos de invierno (junio) para que los estadios ZI fuesen encontrados a lo largo del fiordo durante la campaña de invierno de agosto de 2016. En cuanto a las campañas de verano (realizadas desde mediados hasta fines de enero), el apareamiento debiese haber ocurrido en noviembre-diciembre del año anterior para que las larvas ZI hayan estado presentes y hayan sido numéricamente dominantes. En consecuencia, las observaciones que aquí se presentan permiten cuestionar el modelo de funcionamiento de la población actualmente propuesto para *M. gregaria* en los fiordos y canales patagónicos, y sirven de punto de partida para una investigación más detallada sobre la distribución real, la biología reproductiva y el comportamiento de los adultos bentónicos de esta especie en fiordos y canales de Patagonia.

La existencia de reproducción a lo largo de todo el año, o de una temporada reproductiva prolongada para *M. gregaria* dentro del fiordo Baker-Martínez, plantea la pregunta de que señales ambientales, si las hubiese, estarían modulando el ritmo de agregación y comportamiento del apareamiento en los adultos bentónicos a lo largo de este sistema. Datos disponibles de múltiples campañas hidrográficas realizadas a lo largo del fiordo en años recientes (Aiken 2012, Moffat *et al.* 2018), así como registros continuos recopilados por anclajes desplegados en la cabeza del fiordo durante más de 8 años, indican que las intrusiones oceánicas en el fiordo, a través del Golfo de Penas, se generan en meses de verano. Estas aguas sub-superficiales cálidas y con mayor salinidad alcanzarían la cabeza del fiordo durante otoño e invierno (Moffat *et al.* 2018). De hecho, la climatología de las temperaturas de la columna de agua registrada continuamente desde el año 2008 hasta el 2016 cerca de la desembocadura del río Baker (Fig. 4), muestra agua de fondo con temperaturas $\geq 10^{\circ}\text{C}$ apareciendo en la cabeza del fiordo desde abril hasta noviembre de cada año (es decir, otoño hasta primavera).

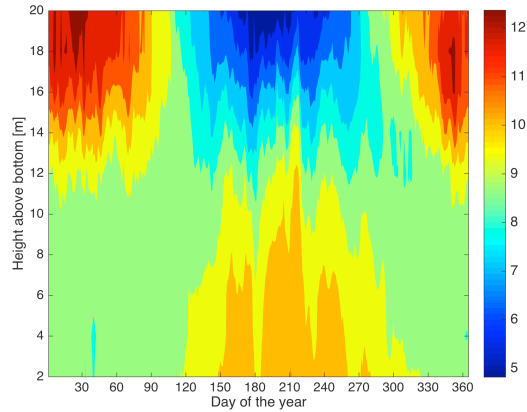


Fig. 4. Climatología de temperaturas de la columna de agua reportada desde el 2008 al 2016 mediante sensores instalados cerca de la boca del río Baker, en la cabeza del fiordo Baker-Martínez. Las elevaciones en el eje y son relativas al fondo. La profundidad media de anclaje de 24 m. Escala de colores corresponde a la temperatura (°C).

Fuente: Fabián Tapia J.

Dado el intervalo de tiempo afectado por estas intrusiones, se plantea como hipótesis que éstas constituyen una señal ambiental para la reproducción de *M. gregaria* en el fiordo Baker-Martínez, estableciendo así el patrón temporal de eclosión y abundancia larval de los primeros estadios planctónicos, como los encontrados durante nuestras campañas realizadas en verano. Se requiere más investigación para determinar si en realidad estas intrusiones generan una respuesta biológica que finalmente determina la sincronía de la liberación de larvas al plancton, y si la ocurrencia y/o intensidad de tales intrusiones es alterada por cambios en el balance entre la influencia de agua dulce y oceánica asociada con tendencias climáticas.

5.4. Variabilidad a gran escala: Futuros escenarios climáticos

Las diferencias año a año en la estructura hidrográfica a lo largo del fiordo están directamente relacionadas con cambios en los inputs de agua dulce provenientes de descargas de ríos, escorrentía superficial y precipitación, así como a partir del derretimiento de glaciares (e.g. Moffat *et al.* 2018), asociados con cambios climáticos que también pueden afectar el forzamiento del viento (Moffat *et al.* 2014), flujos de calor superficial, la temperatura del océano y la mezcla vertical. Combinadas, estas condiciones podrían modificar la productividad y composición del fitoplancton en aguas interiores de la Patagonia (León-

Muñoz *et al.* 2018), y afectar las tasas de supervivencia y/o desarrollo de diversas larvas planctónicas, tales como las de *M. gregaria*. Datos recolectados periódicamente sobre la estructura de tamaños de la población adulta proporcionarían información de referencia para verificar si las fallas en el reclutamiento han ocurrido en asociación con la extrema variabilidad registrada en el pasado reciente, y si tales fallas estarían asociadas a años anómalos en términos de las condiciones oceánicas. Lamentablemente, no es posible realizar dicho análisis debido a que hasta ahora *M. gregaria* no constituye una especie objetivo para la pesca comercial en Chile, no se cuenta con registros periódicos ni monitoreo respecto a la estructura de tallas de la población adulta.

Se ha demostrado que las temperaturas del agua cerca del fondo medidas en otoño-invierno cerca de la cabeza del fiordo Baker-Martínez, están fuertemente correlacionadas con las temperaturas superficiales del Golfo de Penas durante el verano anterior (Moffat *et al.* 2018). Por lo tanto, las condiciones anómalas en la temperatura superficial del mar durante el verano, como las registradas en 2016 (León-Muñoz *et al.* 2018) probablemente afecten las temperaturas sub-superficiales a lo largo del fiordo en los meses siguientes. Estos y otros cambios asociados con las condiciones hidrográficas, podrían afectar el comportamiento reproductivo de adultos de *M. gregaria*, junto con las tasas de desarrollo de larvas planctónicas. Además de la temperatura, es probable que otras propiedades del agua, tales como el oxígeno disuelto, cambien a lo largo de los márgenes del océano (Deutsch *et al.* 2015, Breitburg *et al.* 2018) y potencialmente afecten la fisiología, comportamiento y distribución geográfica de especies bentónicas con larva planctónica.

Las tendencias actuales en la precipitación y descarga de ríos en el norte y centro de la Patagonia indican un cambio significativo en el balance entre la influencia marina y fluvial a lo largo de esta región (Garreaud *et al.* 2013), con efectos en las condiciones estuarinas y en la productividad que aún no se comprenden completamente. Una de las posibles consecuencias en la caída de los aportes de agua dulce al fiordo Baker-Martínez es el aumento en la frecuencia o intensidad de las intrusiones oceánicas a través del Golfo de Penas, que posteriormente podrían generar cambios en las condiciones térmicas, en la disponibilidad de nutrientes, atenuación de la luz, composición fitoplanctónica y en los patrones de productividad en el fiordo. Es probable que alguno de estos cambios afecten las tasas de desarrollo y de sobrevivencia de los estadios larvales de *M. gregaria* y, como consecuencia, la

futura abundancia y rol trófico de esta especie en la Patagonia. Se requiere de más estudios observacionales y experimentales para completar los actuales vacíos en el conocimiento sobre el comportamiento y biología reproductiva de la población adulta de *M. gregaria*.



6. CONCLUSIONES

Los registros hidrográficos obtenidos revelaron un fuerte contraste entre verano e invierno en términos de las condiciones hidrográficas a lo largo del fiordo Baker-Martínez, con una fuerte estratificación térmica y salina, y máximos de clorofila-a en la sección externa del fiordo, durante el verano. Durante el invierno también se observa una alta estratificación, pero con una capa superficial salobre bastante más delgada (~ 5 m). Comparativamente, los máximos de clorofila-a fueron registrados a lo largo de todo el fiordo (en ambos canales).

Larvas de *Munida gregaria* se encuentran a lo largo del fiordo tanto en verano como en invierno, con una alta variabilidad entre épocas del año y entre secciones del fiordo tanto en su abundancia como en la composición por estadios. La abundancia total de larvas fue 6 veces mayor en verano (67,8 ind x 100 m⁻³) que en invierno (11,4 ind x 100 m⁻³), y la etapa larval más temprana (ZI) fue siempre dominante (> 70% en verano y 100% en invierno). A escala semanal en verano, la distribución de estadios larvales de *M. gregaria* no se alteró pese a la alta variabilidad en la estructura hidrográfica reportada para la campaña de verano de 2017.

En términos de distribución espacial a lo largo del fiordo, en verano la mayor parte de las larvas, incluyendo a los estadios avanzados (ZIII – ZV) se encontró en la sección externa del fiordo. La aparición exclusiva de estadios avanzados en esta sección del fiordo indica una asociación de estas larvas con condiciones marinas. Este patrón espacial es consistente con lo reportado en León *et al.* (2008), donde se propone que las post-larvas de esta especie migran hacia la sección interna de los fiordos en primavera-verano.

Aunque la abundancia larval no se asoció directamente con el patrón observado para la clorofila-a, en verano la abundancia larval integrada en profundidad se correlaciona positivamente con el primer componente principal de la estructura hidrográfica, que corresponde al grado de influencia marina sobre las condiciones ambientales, incluyendo clorofila-a, en cada estación a lo largo del fiordo.

De acuerdo con los resultados obtenidos, el patrón de abundancia de larvas de *M. gregaria* sugiere que el apareamiento de los adultos y la posterior eclosión de larvas ZI es constante durante todo el año o se lleva a cabo durante una temporada reproductiva prolongada, abarcando meses de invierno, primavera y principios de verano. De acuerdo con estos antecedentes, se cuestiona el modelo de funcionamiento de la población actualmente aceptado para *Munida gregaria* en fiordos y canales Patagónicos.



7. REFERENCIAS

- Abdi, H. 2007. The Kendall rank correlation coefficient. En N. Salkind, & Sage (Ed.), *Encyclopedia of Measurement and Statistics*, 508-510.
- Aiken, C. 2012. Seasonal thermal structure and exchange in Baker Channel, Chile. *Dynamics of Atmospheres and Oceans*, **58**: 1-19.
- Aracena, C., Lange, C., Iriarte, J., Rebolledo, L., and Pantoja, S. 2011. Latitudinal patterns of export production recorded in surface sediments of the Chilean Patagonian fjords (41–55°S) as a response to water column productivity. *Continental Shelf Research*, **31**: 340-355.
- Arntz, W., and Gorny, M. 1996. Cruise report of the Joint Chilean-German-Italian Magellan Victor Hensen Campaign in 1994, **190**. Bremerhaven: Alfred-Wegener-Inst. für Polar- und Meeresforschung.
- Arntz, W.E., M. Gorny, R. Soto, M.A. Lardies, M.A. Retamal, and I.S. Wehrtmann. 1999. Species composition and distribution of decapod crustaceans in the waters off Patagonia and Tierra del Fuego, South America. *Scientia Marina* **63**: 303–314.
- Basedow, S., Eiane, K., and Tverberg, S. M. 2004. Advection of zooplankton in an Arctic fjord (Kongsfjorden, Svalbard). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **60**: 113-124.
- Boehlert, G., and Mundy, B. 1988. Roles of behavioral and physical factors in larval and juvenile fish recruitment to estuarine nursery areas. *American Fisheries Society Symposium*, **3**: 51-67.
- Boschi, E. E. 1979. Geographic distribution of Argentinian marine decapod crustaceans. *Bulletin of the Biological Society of Washington*, **3**; 134-143.
- Boschi, E. E., and Gavio, M. A. 2005. On the distribution of decapod crustaceans from the Magellan Biogeographic Province and the Antarctic region. *Scientia Marina*, **69**: 195-200. doi:10.3989/scimar.2005.69s2195 .
- Breitburg, D., Levin, L. A., Oschlies, A., Grégoire, M., Chávez, F. P., Conley, D. J., Garçon, V., Gilbert, D., Gutiérrez, D., Isensee, K., Jacinto, G. S., Limburg, K. E., Montes, I., Naqvi, S.W. A., Pitcher, G. C., Rabalais, N. N., Roman, M. R., Rose, K. A., Seibel, B. A., Telszewski, M., Yasuhara, M., and Zhang, J. 2018. Declining oxygen in the global ocean and coastal waters. *Science*, **359**, eaam7240. doi: 10.1126/science.aam7240.
- Burrell, D. 1988. Carbon flow in fjords. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* , **26**: 143-226.
- Castillo, M., Pizarro, O., Cifuentes, U., Ramírez, N., and Djurfeldt, L. 2012. Subtidal dynamics in a deep fjord of southern Chile. *Continental Shelf Research*, **49**: 73-89.

- Castro, L. R., Cáceres, M. A., Silva, N., Muñoz, M. I., León, R., Landaeta, M. F., and Mendoza-Soto, S. 2011. Short-term variations in mesozooplankton, ichthyoplankton, and nutrients associated with semi-diurnal tides in a Patagonian Gulf. *Continental Shelf Research*, **31**: 282-292.
- Cronin, T., and Forward, R. 1982. Tidally timed behavior: effects on larval distributions in estuaries. En V. Kennedy. *Estuarine Comparisons*. New York. 505-519.
- Dávila, P., Figueroa, D., and Müller, E. 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.
- Deutsch, C., Ferrel, A., Seibel, B., Pörther, H.O., and Huey, R.B. 2015. Climate change tightens a metabolic constraint on marine habitats. *Science*, **348**: 1132-1135. doi: 10.1126/science.aaa1605.
- DiBacco, C., Sutton, D., and McConnico, L. 2001. Vertical migration behavior and horizontal distribution of brachyuran larvae in a low-inflow estuary: implications for bay-ocean exchange. *Marine Ecology Progress Series*, **217**: 191-206.
- Dussailant, A., Buytaert, W., Meier, C., and Espinoza, F. 2012. Hydrological regime of remote catchments with extreme gradients under accelerated change: The Baker basin in Patagonia. *Hydrological Sciences Journal*, **57 (8)**: 1530-1542.
- Farmer, D. M., and Freeland, H. J. 1983. The physical oceanography of fjords. *Progress in Oceanography*, **12**: 147-220. doi:10.1016/0079-6611(83)90004-6.
- Garreaud, R., Lopez, P., Minvielle, M., and Rojas, M. 2013. Large-scale control on the Patagonian climate. *Journal of Climate*, **26**: 215–230. doi:10.1175/JCLI-D-12-00001.1.
- Goebel, N., Wing, S., and Boyd, P. 2005. A mechanism for onset of diatom blooms in a fjord with persistent salinity stratification. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **64**: 546-560.
- González, H., Castro, L., Daneri, G., Iriarte, J., Silva, N., Tapia, F., Teca, E., and Vargas, C. 2013. Land–ocean gradient in haline stratification and its effects on plankton dynamics and trophic carbon fluxes in Chilean Patagonian fjords (47–50°S). *Progress in Oceanography*, **119**: 32-47.
- González, H., Castro, L., Daneri, G., Iriarte, J., Silva, N., Vargas, C., Giesecke, R., and Sánchez, N. 2011. Seasonal plankton variability in Chilean Patagonia fjords: Carbon flow through the pelagic food web of Aysen Fjord and plankton dynamics in the Moraleda Channel basin. *Continental Shelf Research*, **31**: 225-243.
- Gorny, M. 1999. On the biogeography and ecology of the Southern Ocean decapod fauna. In: W.E. Arntz and C. Ríos (eds.), *Magellan-Antarctic: Ecosystems that drifted apart*. *Scientia Marina* **63 (1)**: 367-382.

Johnson, G. E., and Gonor, J. J. 1982. The tidal exchange of *Callinassa californiensis* (Crustacea, Decapoda) larvae between the ocean and the Salmon River estuary, Oregon. Estuarine, Coastal and Shelf Science, **14**: 501-516. doi:10.1016/S0302-3524(82)80073-X .

Kendall, M.G. 1955. Rank Correlation Methods. New York: Hafner Publishing Co.

Landaeta, M., and Castro, L. 2006. Variabilidad estacional en los patrones espaciales de las asociaciones ictioplanctónicas de la zona de fiordos de Chile austral. Ciencia y Tecnología del Mar, **29 (2)**: 107-127.

León, R., Castro, L., and Cáceres, M. 2008. Dispersal of *Munida gregaria* (Decapoda: Galatheidae) larvae in Patagonian channels of southern Chile. Journal of Marine Science, **65**: 1131-1143.

Meerhoff, E., Castro, L., and Tapia, F. 2013. Influence of freshwater discharges and tides on the abundance and distribution of larval and juvenile *Munida gregaria* in the Baker river estuary, Chilean Patagonia. Continental Shelf Research, **61-62**: 1-11.

Meerhoff, E., Tapia, F., and Castro, L. 2014a. Spatial structure of the meroplankton community along a Patagonian fjord – The role of changing freshwater inputs. Progress in Oceanography, **129**: 125-135.

Meerhoff, E., Tapia, F., Sobarzo, M., and Castro, L. 2014b. Influence of estuarine and secondary circulation on crustacean larval fluxes: a case study from a Patagonian fjord. Journal of Plankton Research, **37**: 168-182.

Moffat, C. 2014. Wind-driven modulation of warm water supply to a proglacial fjord, Jorge Montt Glacier, Patagonia. Geophysical Research Letters, **41**: 3943-3950. doi:10.1002/2014GL060071 .

Moffat, C., Tapia, F. J., Nittrouer, C. A., Hallet, B., Bown, F., Iturra, C., and Boldt, K. 2018. Seasonal evolution of ocean heat supply and freshwater discharge from a rapidly retreating tidewater glacier: Jorge Montt, Patagonia. Journal of Geophysical Research: Oceans, doi:10.1002/2017JC013069 .

Mujica, A., Nava, M. L., Saavedra, M., Pereira, J., and Vargas, A. 2013. Distribución y abundancia de larvas de *Munida gregaria* (Fabricius, 1793), *Sergestes arcticus* Kröyer, 1855 y *Neotrypaea uncinata* (H. Milne-Edwards, 1837) entre Puerto Montt (41°30'S) y Laguna San Rafael (46°30'S), sur de Chile. Latin American Journal of Aquatic Research, **41**: 828-838. doi:103856/vol41-issue5-fulltext-3 .

Nielsen, T., and Andersen, C. 2002. Plankton community structure and production along a freshwater-influenced Norwegian fjord system. Marine Biology, **141**: 707-724.

Palma, S., and Silva, N. 2004. Distribution of siphonophores, chaetognaths, euphausiids and oceanographic conditions in the fjords and channels of southern Chile. Deep-Sea Research II, **51**: 513-535.

Pérez-Barros, P., M.E. D'Amato, N.V. Guzmán, and G.A. Lovrich. 2008. Taxonomic status of two South American sympatric squat lobsters, *Munida gregaria* and *Munida subrugosa* (Crustacea: Decapoda: Galatheidae), challenged by DNA sequence information. *Biological Journal of the Linnean Society* **94**: 421-434.

Pérez-Santos, I., Garcés-Vargas, J., Schneider, W., Ross, L., Parra, S., and Valle-Levinson, A. 2014. Double-diffusive layering and mixing in Patagonian fjords. *Progress in Oceanography*, **129**: 35-49.

Piret, L. 2016. Triggering mechanism and depositional processes of a late Holocene megaturbidite in Baker fjord, Chilean Patagonia . Ph.D. thesis Universiteit Gent.

Queiroga, H., Almeida, M. J., Alpuim, T., Flores, A. A. V., Francisco, S., González-Gordillo, I., Miranda, A. I., Silva, I., and Paula, J. 2006. Tide and wind control of megalopal supply to estuarine crab populations on the Portuguese west coast. *Marine Ecology Progress Series*, **307**: 21-36.

Quiroga, E., Ortiz, P., González-Saldías, R., Reid, B., Tapia, F., Pérez-Santos, I., Rebolledo, L., Mansilla, R., Pineda, C., Cari, I., Salinas, N., Montiel, A., and Gerdes, D. 2016. Seasonal benthic patterns in a glacial Patagonian fjord: the role of suspended sediment and terrestrial organic matter. *Marine Ecology Progress Series*, **561**: 31-50. doi:10.3354/meps11903.

Rayner, G. 1935. The Falkland Species of the Crustacean Genus *Munida* (First edition ed., Vol. 10). (1. University Press, Ed.) Discovery Reports.

Retamal, M. A. 1973. Contribución al conocimiento de los crustáceos decápodos de la Región Magallánica. *Gayana (Zool.)*, **29**: 1-24.

Retamal, M. A. 1974. Contribución al conocimiento de los crustáceos decápodos de la Región Magallánica. *Gayana (Zool.)*, **31**: 3-23.

Retamal, M.A. and Gorny, M. 2001. Decápodos de los fiordos de Chile (Cimar-Fiordo 3). *Ciencia y Tecnología Marina*, **24**: 91-97.

Retamal, M. A., and Moyano, H. I. 2010. Zoogeography of Chilean marine and freshwater decapod crustaceans. *Latin American Journal of Aquatic Research*, **38**: 302-328. doi:10.3856/vol38-issue3-fulltext-1 .

Roberts, M. 1973. Larvae of *Munida subrugosa* (White), 1847, from Perseverance Harbour, Campbell Island. *Journal of the Royal Society of New Zealand* , **3 (3)**: 393-408.

Rodríguez, L., and Bahamonde, R. 1986. Contribución al conocimiento de *Munida subrugosa* (White, 1847) en la XII Región, Chile. In P. Arana (Ed.), *La Pesca en Chile*, 283-296. Valparaíso, Chile: Universidad Católica de Valparaíso.

Rojas, N., and Silva, N. 2005. Early diagenesis and vertical distribution of organic carbon and total nitrogen in recent sediments from southern Chilean fjords (Boca del Guafo to Pulluche Channel). *Investigaciones Marinas*, **33** (2): 183-194.

Romero, M., Lovrich, G., Tapella, F., and Thatje, Sven. 2004. Feeding ecology of the crab *Munida subrugosa* (Decapoda: Anomura: Galatheididae) in the Beagle Channel, Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **84**: 359-365.

Ross, L., Pérez-Santos, I., Valle-Levinson, A., and Schneider, W. 2014. Semidiurnal internal tides in a Patagonian fjord. *Progress in Oceanography*, **129**: 19-34.

Rothlisberg, P., Church, J., and Forbes, A. 1983. Modelling the advection of vertically migrating shrimp larvae. *Journal of Marine Research*, **41**: 511-538.

Schiavini, A. C. M., Goodall, R. N. P., Lescrauwaet, A.-K., and Alonso, M. K. 1997. Food habits of the Peale's dolphin, *Lagenorhynchus australis*; review and new information. Report of the International Whaling Commission, **47**: 827-834.

Schneider, W., Pérez-Santos, I., Ross, L., Bravo, L., Seguel, R., and Hernández, F. 2014. On the hydrography of Puyuhuapi Channel, Chilean Patagonia. *Progress in Oceanography*, **129**: 8-18.

Sievers, H., Calvete, C., and Silva, N. 2002. Distribución de características físicas, masas de agua y circulación general para algunos canales australes entre el Golfo de Penas y el Estrecho de Magallanes (Crucero CIMAR-Fiordo 2), Chile. *Ciencia y Tecnología Marina*, **25** (2): 17-43.

Silva, N., and Palma, S. 2008. The CIMAR Program in the austral Chilean channels and fjords. *Progress in the oceanographic knowledge of Chilean interior waters*, 11-15.

Silva, N., Calvete, C., and Sievers, H. 1997. Características oceanográficas físicas y químicas de canales australes chilenos entre Puerto Montt y Laguna San Rafael (Crucero CIMAR-Fiordo 1). *Ciencia y Tecnología Marina*, **20**: 23-106.

Silva, N., Calvete, C., and Sievers, H. 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 Marina*, **21**: 17-48.

Smith, R. W., Bianchi, T.S., Allison, M., Savage, C., and Galy, V. 2015. High rates of organic carbon burial in fjord sediments globally. *Nature Geoscience*, **8**: 450-453.
doi:10.1038/ngeo2421.

Strub, P., Mesías, J., Montecino, V., Rutllant, J., and Salinas, S. 1998. Coastal ocean circulation of western South America. En J. Wiley, K. Brink, & A. Robinson (Edits.), *The global coastal ocean*, **11**: 273-313.

Tapella, F., Lovrich, G. A., Romero, M. C., and Thatje, S. 2002. Reproductive biology of the

crab *Munida subrugosa* (Decapoda: Anomura: Galatheididae) in the Beagle Channel, Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **82**: 589-595. doi:10.1017/S0025315404009282h .

Thompson, K. R. 1993. Variation in Magellanic penguin *Spheniscus magellanicus* diet in the Falkland Islands. *Marine Ornithology*, **21**: 57-67.

Valle-Levinson, A., Cáceres, M., and Pizarro, O. 2014. Variations of tidally driven three-layer residual circulation in fjords. *Ocean Dynamics* , **64**: 459-469.

Valle-Levinson, A., Sarkar, N., Sanay, R., Soto, D., and León, J. 2007. Spatial structure of hydrography and flow in a Chilean Fjord, Estuario Reloncavi. *Estuaries and Coasts*, **30 (1)**: 113-126.

Vargas, C., Martínez, R., San Martín, V., Aguayo, M., Silva, N., and Torres, R. 2011. Allochthonous subsidies of organic matter across a lake–river–fjord landscape in the Chilean Patagonia: Implications for marine zooplankton in inner fjord areas. *Continental Shelf Research*, **31**: 187-201.

Varisco, M., and Vinuesa, J. H. 2010. Occurrence of pelagic juveniles of *Munida gregaria* (Fabricius, 1793) in San Jorge Gulf, Argentina. *Crustaceana* **83**: 1147-1151.

Vinuesa, J. H., and Varisco, M. 2007. Trophic ecology of the lobster krill *Munida gregaria* in San Jorge Gulf, Argentina. *Investigaciones Marinas, Valparaíso*, **35**: 25-34. doi:10.4067/S0717-71782007000200003 .

Walsh, J. 1991. Importance of continental margins in the marine biogeochemical cycling of carbon and nitrogen. *Nature*, **350**: 53-55.

Williams, B. 1973. The effect of the environment on the morphology of *Munida gregaria* (Fabricius) (Decapoda, Anomura). *Crustaceana*, **24 (2)**: 197-210.

Williams, B. G. 1980. The pelagic and benthic phases of post-metamorphic *Munida gregaria* (Fabricius) (Decapoda, Anomura). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **42**: 125-141.

Zeldis, J. 1985. Ecology of *Munida gregaria* (Decapoda, Anomura): distribution and abundance, population dynamics and fisheries. *Marine Ecology Progress Series*, **22**: 77-99.