

TESIS DEFENDIDA POR
José Augusto Valencia Gasti
Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITÉ

Dra. Lydia Betty Ladah
Director del Comité

Dra. Bertha Eugenia Lavaniegos Espejo
Miembro del Comité

Dr. Miguel Fernando Lavín Peregrina
Miembro del Comité

Dr. Axayácatl Rocha Olivares
*Coordinador del programa de posgrado
en Ecología Marina*

Dr. David Hilario Covarrubias Rosales
Director de Estudios de Posgrado

19 de noviembre de 2010.

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR
DE ENSENADA**



**PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS
EN ECOLOGÍA MARINA**

**VARIABILIDAD ESPACIAL Y TEMPORAL EN EL ASENTAMIENTO DEL
CIRRIPEDIO *Chthamalus fissus* Y SU RELACIÓN CON VIENTOS Y ONDAS
INTERNAS EN LA BAHIA TODOS SANTOS, BAJA CALIFORNIA, MEXICO**

TESIS

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
MAESTRO EN CIENCIAS

Presenta:

JOSÉ AUGUSTO VALENCIA GASTI

Ensenada, Baja California, México, noviembre del 2010.

RESUMEN de la tesis de **José Augusto Valencia Gasti**, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de MAESTRO EN CIENCIAS en Ecología Marina. Ensenada, Baja California, noviembre de 2010.

VARIABILIDAD ESPACIAL Y TEMPORAL EN EL ASENTAMIENTO DEL CIRRIPIEDIO *Chthamalus fissus* Y SU RELACIÓN CON VIENTOS Y ONDAS INTERNAS EN LA BAHIA TODOS SANTOS, BAJA CALIFORNIA, MEXICO

Resumen aprobado por:

Dra. Lydia Betty Ladah
Director de Tesis

Los mecanismos físicos juegan un papel importante en el transporte, la distribución y el asentamiento de larvas meroplanctónicas. Durante julio a septiembre de 2009, en la parte norte de la Bahía de Todos Santos, Ensenada, Baja California, se evaluó la variabilidad espacial en el asentamiento del cirripedio *Chthamalus fissus* a pequeña escala (< 1 km) y la contribución de los vientos y ondas internas como fuentes de variación espacial y temporal. Se realizaron mediciones diarias y se evaluó la variación espacial del asentamiento con análisis de varianza en 3 sitios separadas por 450 m: San Miguel (SM), Billboards (BILL) y Tres Ms (3M). Datos de temperatura, corrientes y vientos fueron obtenidos mediante arreglos de termistores, un ADCP y del Observatorio de Tsunamis El Sauzal. Se utilizaron índices de variabilidad física para cuantificar la intensidad diaria del forzamiento físico y establecer correlaciones con la abundancia de larvas asentadas. Los resultados mostraron asentamiento sincrónico entre los tres sitios y homogeneidad entre las tasas de asentamiento por más de la mitad de los días (8 de 13 días con pulsos de asentamiento). Sin embargo, 5 días tuvieron un asentamiento heterogéneo y generalmente el sitio más al norte y expuesto al oleaje (SM) mostró tasas de asentamiento significativamente mayores en relación a los otros dos sitios. El asentamiento en los tres sitios se relacionó significativamente con fluctuaciones de temperatura, lo cual sugiere la actividad de ondas internas. Se encontró también y solo en un sitio, una relación significativa entre la variabilidad temporal del asentamiento y el esfuerzo del viento. La sincronía en el asentamiento y la similitud espacial entre las tasas de asentamiento en cada sitio, en la mayoría de los pulsos de asentamiento, sugiere que en general tanto el acervo de plancton y la magnitud del mecanismo físico de transporte no varían significativamente en las escalas espaciales de este estudio (< 2 km). Los días cuando diferencias espaciales fueron detectadas, casi siempre el sitio más al norte y más expuesto a oleaje tuvo una mayor tasa de

asentamiento, sugiriendo que el intercambio de agua por oleaje puede incrementar la entrega de larvas a los sitios de asentamiento. El resultado de que en un sitio el estrés del viento se relacionó con la tasa de asentamiento y con las ondas internas, sugiere que el proceso de transporte del merozooplacton hacia la costa puede involucrar una combinación de mecanismos físicos, dependiendo de la batimetría y geomorfología de la costa. Este tema requiere un estudio mas profundo.

Palabras clave: *Chthamalus fissus*, asentamiento larval, ondas internas, vientos, variabilidad temporal y espacial.

ABSTRACT of the thesis presented by **José Augusto Valencia Gasti** as a partial requirement to obtain the MASTER'S OF SCIENCE degree in Marine Ecology. Ensenada, Baja California, México, November of 2010.

TEMPORAL AND SPATIAL VARIABILITY OF BARNACLE *Chthamalus fissus*
SETTLEMENT RELATED WITH WINDS AND INTERNAL WAVES IN TODOS
SANTOS BAY, BAJA CALIFORNIA, MEXICO

The transport, distribution and settlement of meroplanktonic larvae are controlled by physical forcing mechanisms. From July to September, 2009, in the northern part of Todos Santos Bay, Ensenada, Baja California, the small-scale spatial and temporal variation (< 1 km) in settlement of the barnacle larvae *Chthamalus fissus* was evaluated in relation with winds and internal motions. Larval settlement was measured daily at three sites (separated by 0.5 km): San Miguel (SM), Billboards (BILL) and Tres Ms (3M). Spatial variability in settlement rates during settlement pulses was evaluated using ANOVA. Temperature, currents and wind data were acquired from temperature moorings, a current meter (ADCP) and a coastal wind station at the tsunami observatory in El Sauzal. Cumulative physical variability indices calculated for the duration of each deployment were used to quantify the intensity of the physical forcing and then correlated with larval settlement intensity during that deployment period. For more than half of the settlement pulses (8 of 13 pulses), a homogeneous settlement rate was detected among the 3 sites. However for 4 of the settlement pulses in which spatial heterogeneity was detected, the furthest north and most wave-exposed site showed significantly greater settlement rate than the other two sites. Settlement was synchronous among sites and was significantly correlated with fluctuations in temperature during the deployment period at all sites, suggesting internal wave forcing. However, at one site, settlement was also correlated with surface winds. The synchronous and homogeneous larval settlement rate among sites suggests that the offshore larval pool and the physical factors that modulate onshore transport of barnacle larvae did not vary at the small spatial scales (< 2 km) of this study. The greater settlement occasionally detected at the wave-exposed site may be due to increased wave action which can increase exchange of water between nearshore and inshore settlement sites. The correlation with onshore winds, as well as with internal waves, in the one site within the bay suggests that a complex suite of factors may interact to bring larvae to shore, which needs further study.

Keywords: *Chthamalus fissus*, larvae settlement, spatial-temporal variability, internal waves, wind.

AGRADECIMIENTOS

Al CICESE por la oportunidad de pertenecer a su núcleo académico durante estos dos años.

Al Conacyt por su apoyo económico, mediante una beca de escolaridad y manutención, brindándome la oportunidad de continuar mis estudios profesionales. Número de registro 269626

A mis amados padres, Catherine Gasti Lugo y José Ancizar Valencia Brito, por ser el apoyo, disciplina y motivación para conseguir cada escalón del conocimiento

A mis abuelos queridos por mantener siempre una familia unida

A mis tías, primos y mi hermosa Norma Oliva por brindarme siempre su cariño y apoyo incondicional

A la Dr. Lydia Ladah, Bertha Lavaniegos y Miguel Lavín, por la formación académica y científica brindada durante el desarrollo de este trabajo. Sus palabras siempre han sido constructivas en el fortalecimiento de mi carrera

A profesores como Tim Baumgarther, Sharon Herzka, Ma. Elena Solana, Saúl Álvarez, Vicente Ferreira, Reinaldo Durazo y Modesto Ortiz, por su enseñanza académica en la institución

A Dr. David Covarrubias y la Sra. Dolores Sarracino por su apoyo institucional

A Carlos Cabrera, Lilia Margarita Flores y compañeros del posgrado por su apoyo técnico y hospitalidad en mi estancia en tan bello país, México

CONTENIDO

	<i>Página</i>
RESUMEN	i
ABSTRACT	iii
AGRADECIMIENTOS	iv
CONTENIDO	v
LISTA DE FIGURAS	vii
LISTA DE TABLAS	xii
INTRODUCCIÓN	1
ORGANISMO DE ESTUDIO	3
ANTECEDENTES	6
OBJETIVOS	12
MATERIALES Y MÉTODOS	13
I. Evaluación del asentamiento: placas y diseño de muestreo..	13
II. Recolección de datos ambientales y oceanográficos	15
III. Procesamiento de la información	16
Identificación de la especie de estudio.....	16
Mareas y ciclo lunar.....	17
Estratificación.....	17
Dirección del viento.....	17
Análisis espectral.....	18
IV. Análisis de la información	18
Umbral para definir un pulso de asentamiento.....	18
Escala de variación espacial en el asentamiento.....	19
Influencia del ciclo lunar y la marea sobre el asentamiento.....	19
Sincronía en asentamiento entre los tres sitios.....	20
Cuantificación de la relación temporal entre la abundancia de cipris asentadas y la intensidad del forzamiento físico.....	20
RESULTADOS	23
Identificación de la especie de estudio.....	23
Sincronía en el asentamiento.....	23
Umbral para definir un pulso de asentamiento y la escala de variación espacial del asentamiento.....	24

CONTENIDO (continuación)

Influencia del ciclo lunar y la marea sobre asentamiento.....	25
Estructura termal de la columna de agua y nivel del mar.....	26
Estratificación.....	30
Comparación de períodos de asentamiento: 18-21 de agosto vs. 6-10 de septiembre.....	31
Estrés del viento.....	36
Campo de corrientes.....	36
Cuantificación de la relación temporal entre la abundancia de larvas asentadas y la intensidad del forzamiento físico.....	39
DISCUSIÓN.....	46
CONCLUSIONES.....	57
BIBLIOGRAFÍA.....	58

LISTA DE FIGURAS

Figura	Página	
1	Ilustración gráfica de una onda interna y el “bore” desplazándose hacia la costa. El “bore”, masa de agua fría (azul oscuro) transporta hacia la costa las larvas asociadas a la termoclina (2 primeros paneles superiores). Una fase de agua fría empuja una fase de agua cálida superficial (azul claro) fuera de la costa, creando un frente que separa ambas fases y transporta las larvas pelágicas hacia la costa (paneles inferiores). Sin embargo, la masa de agua fría puede hundirse por gravedad, originando que la fase cálida llegue a la costa en la superficie, y fuera de la costa en el fondo (último panel superior). Tomado de Pineda et al. 2007.	10
2	a). Ubicación del área de estudio, San Miguel (ver recuadro negro) al norte de la Bahía de Todos Santos, Baja California, México. b). Ubicación de los sitios de estudio donde se colocaron placas para asentamiento: San Miguel (SM), Billboards (BILL) y Tres Ms (3M). L05, N2 y R5, representan la ubicación espacial de las líneas de sensores de temperatura y ADCP (a 1600, 1400 y 400 m de la costa respectivamente). La línea de termistores fue instalada en L05 durante todo el período de estudio (julio 18 al 18 septiembre de 2009). El ADCP fue instalado en las tres posiciones en fechas y profundidades diferentes: en N2 del 18 julio al 15 de agosto, a 24 m de profundidad; en L05 del 18 al 24 de agosto a 28 m de profundidad; y en R5 del 4 al 11 septiembre a 13 m de profundidad. Además se muestra la localización del Observatorio de tsunamis El Sauzal (Obs. El Sauzal), a aproximadamente 1100 m al este de 3M.....	14
3	Asentamiento de <i>Chthamalus fissus</i> durante el periodo de estudio (línea roja) y el máximo rango de marea semidiurna para cada día de muestreo (línea negra). La tasa de asentamiento es expresada como el número promedio de larvas cipris + juveniles asentadas por placa en toda el área de San Miguel durante 24 horas (N=36 placas). La fase lunar (luna nueva (○) y llena (●)) es incluida en la parte superior de la gráfica. Las líneas verticales punteadas indican los días con pulsos de asentamiento.....	24
4	Tasas de asentamiento en San Miguel (SM), Billboards (BILL) y Tres Ms (3M). La línea roja punteada indica el umbral de asentamiento, calculado usando el promedio ($\bar{x}=8$) más una desviación estándar ($\sigma=14$). Las líneas verticales punteadas indican los días con pulsos de asentamiento.....	25

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura		<i>Página</i>
5	Patrones espaciales en el asentamiento. Los gráficos muestran los resultados de los ANOVAs realizados para distinguir la escala de variación espacial durante pulsos de asentamiento. La línea café representa la línea de costa. En el cuadro 1 se muestra la homogeneidad del asentamiento entre sitios, registrada en 8 días definidos como pulsos de asentamiento. El cuadro 2 muestra cuatro días cuando los pulsos fueron más altos en San Miguel (SM) que en Billboards (BILL) y Tres Ms (3M). Y el último cuadro describe un caso en el cual BILL tuvo un mayor asentamiento que 3M y SM. Los signos matemáticos indican el resultado de la comparación entre sitios: ej. Durante el 7 de septiembre, BILL era mayor (+) a SM y 3M (-), mientras que SM fue igual (=) a 3M. Además, en cada cuadro se muestran los días en los cuales se observó cada patrón de asentamiento.....	27
6	Relación entre el asentamiento de larvas de <i>Chthamalus fissus</i> y (a) el porcentaje de iluminación lunar y (b) la marea (N=36 placas por cada uno de los 55 días de observaciones). El coeficiente de correlación (r), número de observaciones realizadas (n) y la probabilidad asociada se muestran en la parte superior izquierda de cada gráfico.....	28
7	Anomalías en el nivel del mar y temperatura durante el periodo de estudio. El primer panel muestra las anomalías en el nivel del mar obtenidas al restarle al nivel del mar la marea astronómica. Los tres siguientes paneles muestran las series de temperatura para 3 profundidades: 5, 14 y 24 m. Las variables fueron filtradas utilizando filtros Lanczos pasa-bajas (frecuencia de corte >1 ciclo por día, cpd) e indicados mediante una línea roja en cada panel...	29
8	Espectros de potencia realizados para las series de temperatura. Los espectros fueron realizados para las tres profundidades y se muestran en escala logarítmica. Se indica el intervalo de confianza del 95% con 20 grados de libertad. La línea punteada indica frecuencias de 1.93 y 3.85 ciclos por día (cpd) asociados con la periodicidad de la marea semidiurna lunar (M2) y su componente no-lineal (M4).....	31

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura		<i>Página</i>
9	Condiciones de estratificación y estrés del viento. En el primer panel se muestra el cuadrado de la frecuencia de Brunt-Väisälä, como medida de estratificación de la columna de agua para las capas de 6 y 23 m. En el segundo y tercer panel, se muestra el estrés del viento ($N\ m^{-2}$) calculado para los dos componentes rotados: u' - componente de velocidad perpendicular a la costa (los valores son positivos cuando el viento sopla hacia la costa y negativos cuando lo hace hacia fuera de la costa) y v' - componente de velocidad paralelo a la costa (con valores positivos hacia el norte y negativos hacia el sur). El esfuerzo del viento fue calculado mediante el algoritmo de Large y Pond (1981). El ángulo de máxima varianza asociado con el v' fue de 88.6° (relativo al Este).....	33
10	Relación temporal entre (a) nivel del mar y (b) distribución vertical de la temperatura desde el 18 (2:30 h) al 21 (4:14 h) de agosto del 2009. Se muestra una ampliación cuando tuvo lugar un evento individual de asentamiento del 19 (3:05 h) al 20 (3:40 h) de agosto para (c) la diferencia de temperatura entre los 5 y 27 m de profundidad, (d) los componentes del estrés del viento, (e) el perfil vertical de la temperatura y (f) el perfil vertical de las corrientes en su componente perpendicular a la costa. Las líneas verticales punteadas indican el evento individual. Los registros de termistores y las mediciones de las corrientes fueron realizadas en la posición L05. El intervalo de medición de la temperatura fue de 5 min con termistores en diez profundidades (5, 7, 9, 12, 14, 17, 19, 22, 24 y 27 m).....	34
11	Relación temporal entre (a) nivel del mar y (b) distribución vertical de la temperatura desde el 6 (4:18 h) al 10 (22:42 h) de septiembre del 2009. Se muestra una ampliación cuando tuvo lugar un evento individual de asentamiento del 6 (4:18 h) al 7 (17:21 h) de septiembre para (c) la diferencia de temperatura entre superficie y 10 m, (d) los componentes del estrés del viento, (e) el perfil vertical de la temperatura y (f) el perfil vertical de las corrientes en su componente perpendicular a la costa. Las flechas rojas indican el evento individual. Los registros de termistores y las mediciones de las corrientes fueron realizadas en la posición R5. El intervalo de medición de la temperatura fue de 5 min con termistores a nueve profundidades (0.3, 1, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10 m)...	35

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura		<i>Página</i>
12	Orientación de las corrientes horarias durante los periodos de medición. Los datos fueron rotados en relación al ángulo que maximiza la varianza. El primer panel muestra las corrientes a 1 y 20 m de profundidad para el periodo del 18 de julio al 15 de agosto. En el segundo panel se muestra del 18 al 24 agosto a 2 y 27 m; y en el tercer panel para 0.5 y 10.5 m de profundidad en el periodo del 4 al 11 de septiembre. La rotación se hizo a partir del eje x y fue diferente en cada periodo de medición (-18, -43 y -6° respectivamente).....	37
13	Desplazamientos verticales de la termoclina durante los tres periodos de medición con el ADCP: del 18 julio al 15 agosto (panel superior), del 17 al 24 agosto (panel medio) y del 4 al 11 de septiembre (panel inferior). Los datos fueron obtenidos a partir de las fluctuaciones de la componente vertical de las corrientes (w), recalculadas como desplazamientos verticales en función del tiempo. Las profundidades mostradas corresponden a la termoclina.....	39
14	Relación temporal del número de larvas asentadas y los cambios de temperatura (acumulados) en la columna de agua. Los tres primeros paneles muestran la tasa de asentamiento para San Miguel (SM), Billboards (BILL) y Tres Ms (3M). El asentamiento está expresado como la abundancia promedio (\pm desviación estándar) de larvas cipris y juveniles asentados (N=12) dentro de cada sitio durante el día de muestreo. En el último panel se muestran los cambios de temperatura para las profundidades en donde se encontraron correlaciones significativas con el asentamiento. Los cambios de temperatura cada 5 min fueron integrados para el día de muestreo. La termoclina se ubicó a 7 m de profundidad.....	41
15	Relación temporal del número de larvas asentadas y los cambios de estratificación en la columna de agua. Los tres primeros paneles muestran la tasa de asentamiento para San Miguel (SM), Billboards (BILL) y Tres Ms (3M). El asentamiento está expresado como la abundancia promedio (\pm desviación estándar) de larvas cipris y juveniles asentados (N=12) dentro de cada sitio durante el día de muestreo. En el último panel se muestra los cambios acumulados en estratificación para las capas de 20.5, 15.5, 10.5 y 6 m de profundidad. Los cambios en estratificación cada 5 min fueron integrados para el día de muestreo. La pycnoclina se encontró a 6 m de profundidad.....	42

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura		<i>Página</i>
16	Relación temporal del número de las larvas asentadas y los cambios en el esfuerzo del viento. Los tres primeros paneles muestran la tasa de asentamiento para San Miguel (SM), Billboards (BILL) y Tres Ms (3M). El asentamiento está expresado como la abundancia promedio (\pm desviación estándar) de larvas cipris y juveniles asentados (N=12) dentro de cada sitio durante el día de muestreo. En el último panel se muestran los cambios en el estrés del viento: en el componente perpendicular a la costa los valores positivos indican esfuerzos netos hacia la costa y negativos fuera de la costa. Para el componente paralelo a la costa, valores positivos indican esfuerzos hacia el norte y negativos hacia el sur.....	44
17	Relación entre las larvas asentadas y los cambios en las corrientes. Los cuadros muestran la abundancia del asentamiento durante cada día de muestreo para San Miguel (SM), Billboards (BILL) y Tres Ms (3M). En los tres primeros paneles se observan los cambios en el flujo neto de la corriente hacia dentro o fuera de la costa. Los valores positivos indican flujo neto hacia la costa y los negativos fuera de la costa. En el último panel se muestran los flujos netos perpendiculares a la costa, en donde la parte positiva indica advección de aguas hacia el norte y la negativa, advección hacia el sur. Los colores de los símbolos representan los periodos de medición con el ADCP: del 18 julio al 15 agosto, (negro); del 18 al 24 agosto (azul) y del 4 al 11 de septiembre (rojo).....	45
18	Hipótesis para explicar los patrones de asentamiento encontrados en los tres sitios (SM, BILL y 3M) durante los 13 pulsos de asentamiento. La línea de costa es representada con una línea anaranjada en la parte derecha del gráfico. La hipótesis A, considera un acervo de larvas homogéneo en la columna de agua y un mecanismo físico que transporta las larvas a los sitios de asentamiento sin variación en escalas espaciales <2 km. La hipótesis B, también parte de un acervo homogéneo pero el mecanismo varía en escalas espaciales pequeñas (<1 km), provocando variabilidad en el asentamiento en la costa. Y en la hipótesis C, el acervo heterogéneo a una escala espacial pequeña (<1 km) igualmente provoca variación espacial en el asentamiento en la costa. Las flechas azules en el gráfico indican homogeneidad (flechas de igual tamaño) o variación espacial (flechas con diferente tamaño) en el mecanismo físico de transporte. (Ideas adaptadas de Rilov et al. 2008).....	51

LISTA DE TABLAS

Tabla		<i>Página</i>
I	Resultados de ANOVAs realizados para cada uno de los días con pulsos de asentamiento, comparando los sitios de muestreo: San Miguel (SM), Billboards (BILL) y Tres Ms (3M). Cuando no se pudieron homogenizar las varianzas (6 de agosto), se realizaron pruebas no-paramétricas de rangos Kruskal-Wallis. Sin embargo, la prueba indica un traslape entre los tres sitios y se considera un asentamiento homogéneo para este día.....	26
II	Estadística descriptiva para las series de temperatura y estratificación (frecuencia de Brunt-Väisälä, N) tomadas en el sitio L05. Se obtuvieron 17934 observaciones desde el 18 de julio al 18 de septiembre.....	30
III	Resultados de la correlación de Spearman para los tres sitios de estudio. Las correlaciones fueron hechas entre el asentamiento y los índices de cambios de temperatura y el cuadrado de la frecuencia de flotabilidad (N^2) integrado en el tiempo de muestreo. Se marcan en rojo los coeficientes de correlación y su probabilidad asociada que fueron significativos ($\alpha < 0.05$).....	40
IV	Resultados de la correlación de Spearman para los tres sitios de estudio, entre el asentamiento y los índices del flujo neto de las corrientes en ambos componentes, perpendiculares y paralelos a la costa. Las correlaciones solo incluyeron datos de ADCP registrados del 18 julio al 15 de agosto. Se marcan en rojo los coeficientes de correlación y su probabilidad asociada cuando fueron significativos ($\alpha < 0.05$).....	43

INTRODUCCIÓN

Uno de los invertebrados marinos bentónicos más conspicuos en las zonas entre mareas son los cirripedios balanos. Tienen un desarrollo indirecto y bifásico que implica un proceso de metamorfosis en el plancton y bentos, al igual que muchas otras larvas meroplanctónicas. Los adultos maduros sexualmente liberan a la columna de agua una larva nauplio, la cual continúa su desarrollo en el plancton a través de 6 estadios naupliares. Las larvas son transportadas hacia el océano abierto, acumulándose fuera de la costa donde ocurre la metamorfosis hasta alcanzar una larva competente denominada cipris (aproximadamente 2 semanas a 15°C). La cipris puede unirse a un sustrato, si es transportada a la costa y si hay sustrato disponible, y cambiar a un juvenil bentónico, etapa conocida como asentamiento (Scheltema 1986).

La estructura poblacional de los balanos en la zona intermareal puede ser controlada por factores ambientales y la influencia de mecanismos físicos. La calidad del sustrato, orientación e intensidad de la luz solar, textura, grado de exposición a oleaje, la presencia y abundancia de co-específicos, son algunos factores ambientales que provocan variabilidad en la abundancia de los balanos en playas rocosas. Sin embargo, el papel que juegan los mecanismos físicos en el transporte de las larvas hacia los sitios de asentamiento implica una contribución significativa en la dinámica poblacional como fuentes de variación espacial y temporal en el reclutamiento y determinación de las cohortes en la población (Alexander y Roughgarden 1996).

El éxito de una población meroplanctónica estará ligado a factores críticos que actúan principalmente en la primera fase del ciclo de vida, cuando forma parte del plancton. Por ejemplo, hay altas tasas de mortalidad en estadios tempranos y un limitado potencial de dispersión por duración del desarrollo en el plancton.

También existe una segregación en distribución, tanto horizontal como vertical. Todo esto, en conjunto, resalta la importancia de los procesos a pequeña escala en estructurar y mantener la dinámica de poblaciones meroplanctónicas (Tapia y Pineda 2007, Porri et al. 2006).

Diferencias ligeras en la provisión de larvas al hábitat béntico de una población meroplanctónica, pueden tener un gran efecto en el éxito de la población. Existen algunos ejemplos de variación espacial a pequeña escala en el asentamiento de balanos que limita la abundancia de adultos a lo largo de la costa. Durante pulsos de asentamiento en Baja California norte, los números de balanos asentados entre sitios cercanos (<1 km) ocurren al mismo tiempo, pero varían constante y significativamente en cantidad (Ladah et al. 2005). Otro ejemplo de variabilidad espacial se encuentra en las costas de África del sur, donde Porri et al. (2008) encontraron variación diaria significativa en las tasas de asentamiento del mejillón *Perna perna*, en escalas espaciales de solo 200 a 300 m. Una posible explicación de estos patrones de variabilidad espacial puede ser la distribución parchada en el plancton. Otra posible explicación para el patrón de variabilidad espacial a lo largo de la costa sería la variabilidad espacial del proceso físico que transporta estos organismos hacia la costa, por efecto de la batimetría o la geomorfología de las zonas (bahías vs. puntas, o afloramientos de rocas).

El transporte de larvas meroplanctónicas puede involucrar diferentes mecanismos, y todos pueden variar en forma temporal y espacial a lo largo de la costa. En la literatura se han propuesto: 1) vientos superficiales (Tapia et al. 2004); 2) flujos asociados con el viento: movimientos de frentes de surgencia hacia la costa por la detención de los vientos favorables a surgencias (relajación) (Shanks et al. 2000); y 3) flujos convergentes asociados con la marea, denominados macareos internos o "bores" (Pineda 1994, 1999) y ondas internas baroclínicas generadas sobre la plataforma continental (Shanks 1986, 1988). Todos estos mecanismos pueden ser registrados y cuantificados con cadenas de termistores, correntómetros, y

anemómetros para medir vientos, al mismo tiempo que se mide el asentamiento de larvas de invertebrados.

En este trabajo de investigación se pretende evaluar si hay variabilidad espacial de pequeña escala (450 m) en el asentamiento de larvas del balano *Chthamalus* durante su época de asentamiento en 2009, en la parte norte de la Bahía Todos Santos, Ensenada, Baja California. Posteriormente, distinguir cual mecanismo físico se relaciona mejor con el asentamiento en los diferentes sitios a lo largo de la costa (ej. vientos u ondas internas) para evaluar si son diferentes los mecanismos que actúan en los diferentes sitios cercanos.

Entender que factores controlan la distribución espacial del asentamiento de larvas, permite comprender la dinámica espacial y temporal de las historias de vida de algunos invertebrados. La dinámica de poblaciones puede ser controlada en forma directa o indirecta simplemente por la provisión de larvas a la costa. Trabajando con una especie modelo sin presión comercial, muy estudiada y de fácil manejo como son los cirripedios en la zona intermareal, podemos llegar a distinguir los posibles procesos que controlan la distribución espacial en el asentamiento de otros invertebrados bentónicos tanto de importancia ecológica como comercial.

ORGANISMO DE ESTUDIO

Clasificados dentro de la infra-clase Cirripedia, el principal suborden, Thoracica, comprende a los balanos sésiles y pedunculados característicos de la costa de California (Carlton 2007). En la zona sur de la Corriente de California, se encuentran dos especies de *Chthamalus* y traslapan su límite de distribución latitudinal: *Chthamalus dalli*, encontrado desde Alaska hasta el límite sur que oscila entre Punta Concepción (Wares 2001) y San Diego (Miller et al. 1989), y *Chthamalus fissus* desde San Francisco hasta Baja California. Sus larvas son

morfológicamente idénticas, pero los adultos pueden ser identificados mediante microscopia (Miller et al. 1989).

Chthamalus madura sexualmente dos meses después del asentamiento, produciendo nuevos individuos todo el año (Hines 1978). Los adultos son hermafroditas y producen huevos dentro de la cavidad interna del manto (Anderson 1994). Después de un proceso de fertilización cruzada entre individuos vecinos, comienza el desarrollo del embrión dentro de los adultos (Carlton 2007). Posteriormente, liberan al plancton el primero de seis estadios nauplio, hasta alcanzar el estadio de larva cypriis.

La temperatura determina el tiempo de desarrollo ontogénico de las larvas de balanos durante la fase planctónica. Miller et al. (1989) encontraron que a 18°C, las primeras larvas cypriis de *Chthamalus* aparecían a los 17-18 días después de la eclosión y estaban listas para asentarse. Sin embargo, en temperaturas de 13°C, se puede extender a 22-23 días o detener el desarrollo en un estadio nauplio intermedio (Miller et al. 1989)

Otros factores ambientales que llegan a afectar el asentamiento, incluyen el tipo de roca y la presencia de adultos de la misma especie o especies relacionadas. Una composición diferente de la roca puede afectar el asentamiento de las cypriis por su capacidad termal (Raimondi 1988). También la presencia de otros organismos en el sustrato puede influir, esta es la llamada hipótesis del asentamiento gregario que sugiere una atracción química ejercida por los adultos de la población, ayudando a las larvas en el proceso de asentarse a encontrar un hábitat bentónico afín (Dreanno et al. 2006).

La alimentación del balano varía dependiendo del estadio de desarrollo. El primer estadio nauplio deriva la energía de gotas de lípidos y lipoproteínas (Lee et al. 2006), mientras que los 5 estadios nauplios restantes consumen fitoplancton,

usando apéndices torácicos (cirros) para capturar el alimento. Al alcanzar la fase larval de cipris, no se alimenta y la energía proviene de derivados parentales (lípidos de reserva). En la etapa adulta se utilizan los cirros y setas como filtro; las extienden por fuera de la concha, entre las placas laterales, capturando partículas suspendidas en la columna de agua.

Como miembros de la macrofauna, los balanos son componentes importantes de la producción secundaria anual en playas rocosas. Incorporan fitoplancton del medio marino y transfieren materia y energía a estratos sucesivos de la red trófica (Menge 2000, Schiel 2004). Como recurso alimenticio son utilizados por gasterópodos (Jarrett 2008), peces (Gaines y Roughgarden 1987), platelmintos y estrellas de mar. Ofrecen refugio para algas, por la inhibición del pastoreo y facilitan la sucesión de especies (Knox 2001). Debido a las funciones que juegan en el ecosistema y la facilidad de recolectar las larvas sobre placas de asentamiento artificiales, son organismos ideales como modelo para evaluar los mecanismos involucrados en el transporte del zooplancton meroplanctónico.

ANTECEDENTES

Los mecanismos de transporte sugeridos para las larvas de cirripedios son: 1) corrientes superficiales producidas por la brisa marina diurna (Tapia et al. 2004), 2) movimientos de frentes de surgencia hacia la costa (Roughgarden et al. 1991, Farrel et al. 1991), y 3) zonas de convergencia asociados con ondas internas (Shanks 1986, Shanks y Wright 1987, Pineda 1994, 1999). Cada uno de estos mecanismos físicos causa procesos advectivos. Su magnitud puede cambiar a lo largo de la costa en escalas espaciales pequeñas (<1 km) por diferencias en geomorfología y batimetría.

Brisa marina

La brisa marina es generada por la oscilación diaria en el gradiente de temperatura entre el océano y la tierra. En el día, el sol calienta más rápido el aire de la superficie terrestre, generando un centro de baja presión que provoca el movimiento de vientos desde el océano hacia tierra (Shanks 1995). La respuesta de la capa superficial de la columna de agua al forzamiento por el viento origina corrientes hacia la costa en superficie con velocidades de aproximadamente 10 cm s^{-1} , con un influencia de 2 km de la costa en un ciclo diurno (Tapia et al. 2004).

La brisa marina está caracterizada como un fenómeno de alta frecuencia, en escala de horas, y es predecible localmente. Comienza en horas de la mañana intensificándose durante el día hasta alcanzar un máximo de velocidad en horas de la tarde-noche. Los organismos capaces de concentrarse y mantener su posición en la superficie o en capas cercanas, pueden ser transportados hacia la costa. La asimetría de los vientos hacia la costa, en relación a los vientos soplando fuera de ella, la variación en amplitud e intensidad y la hora del día, y su variabilidad a pequeña escala cuando interactúa con su geomorfología (bahías y puntas), pueden explicar potencialmente la variabilidad espacial y temporal

encontrada en el asentamiento de larvas de cirripedios (Tapia et al. 2004, Tapia y Pineda 2007).

Surgencias

Los movimientos de frentes de surgencia hacia la costa se asocian con la relajación (o inversión) del campo de viento (Farrel et al. 1991). Los frentes de surgencia son una manifestación superficial de una interface entre aguas de surgencia y aguas superficiales (Mann y Lazier 1996). Durante el evento de surgencia, se desplazan aguas superficiales menos densas hacia fuera de la costa, mientras aguas frías y densas provenientes de debajo de la picnoclina alcanzan zonas someras. El frente se mueve hacia mar afuera con la advección de aguas superficiales por efecto del viento favorable a surgencia. Con vientos invertidos, se produce una advección de calor hacia la costa en donde las isopicnas superficiales inclinadas son relajadas dinámicamente hacia un nivel más estable y profundo (Miller y Emler 1997). Eso lleva a que el frente retorne hacia la costa y se forme una zona de convergencia, donde las aguas densas son desplazadas por debajo de las aguas superficiales propagándose a la costa. El contacto entre capas estacionarias y en movimiento origina un gradiente en velocidades verticales y genera una convergencia superficial a un lado del frente (Shanks et al. 2000).

Shanks et al. (2000) sugieren que la acumulación y transporte de plancton por relajamiento de surgencias, dependerá de dos factores: la respuesta de la larva en mantener la posición en el frente mediante comportamiento y habilidad para nadar, y la velocidad del fluido excediendo la velocidad del movimiento del frente. La variabilidad espacial en las tasas de asentamiento son causadas por variaciones en intensidad de la surgencia, la distancia del frente a la costa (Alexander y Roughgarden 1996) e irregularidades en la línea de costa (Shanks et al. 2000, Farrel et al. 1991). Es un mecanismo a escala regional, ocurriendo a escalas desde varios km hasta 1000s km (Dickey 2002); no son constantes en tiempo ni

en espacio, debido a que depende de la presencia, duración e intensidad del viento y de la interacción con la batimetría.

Ondas internas

Las ondas internas también causan transporte larval (Pineda 1994, 1999). Son eventos energéticos de alta frecuencia comunes en aguas costeras (Helfrich y Melville 2006), detectadas por fluctuaciones verticales de la temperatura periódicamente a causa de fuertes oscilaciones en la termoclina en condiciones de fuerte estratificación (Cudaback y McPhee-Shaw 2009). Son originadas por el flujo de la corriente de marea y la interacción con la topografía (ej. corte de la plataforma continental), que causa disturbios u ondas de depresión en la termoclina (Mann y Lazier 1996).

Las ondas internas tienden a viajar desde las áreas de generación, típicamente cañones submarinos y pendientes continentales inclinadas, hacia la costa a través de la interface de densidad. La actividad de ondas internas es observada principalmente en épocas de verano (julio-agosto), donde la fuerte estratificación por temperatura en la columna de agua genera eventos de mayor energía y de alta frecuencia (minutos a horas) (Leichter et al. 2005). En la periodicidad de la marea, las corrientes de marea barotrópica interactúan con las características topográficas del fondo originando una onda interna de gran amplitud de periodo mareal (Pineda et al. 2009). Se presenta en lugares con gradientes verticales de temperatura o salinidad en la columna de agua (Noble et al. 2009). Los macareos internos son otra manifestación de la energía de ondas internas y causan un salto hidráulico. Requieren la presencia de una termoclina superficial mientras que ondas internas requieren la estratificación de la columna de agua (Pineda y López 2002). Todos los diferentes tipos de ondas internas causaran un cambio abrupto en temperatura y en corrientes. Aunque es difícil distinguir qué tipo de ondas interna ocurre, su presencia se puede detectar con líneas de termistores y con correntómetros.

Lennert-Cody y Franks (1999) proponen a las ondas internas como mecanismo potencial para producir heterogeneidad en la distribución espacial del plancton en escalas de 100s m en dirección a la costa. Las ondas internas juegan un papel importante en el transporte y la mezcla de partículas suspendidas en la columna de agua (Nash y Moum 2005, Gerkema et al. 2008, McPhee-Shaw et al. 2007, Fram et al. 2008), si rompen la linealidad inicial asociada con la corriente de marea. El transporte neto de partículas y material suspendido solo ocurre si se presentan procesos no-lineales, que involucran el movimiento neto de masa, calor, energía y momento.

En superficie las ondas internas se desarrollan como corrientes de gravedad, donde ocurre el transporte de masa (Pineda et al. 2009). El proceso tiene lugar en dos fases: 1) una fase de agua fría empuja una fase de agua cálida fuera de la costa, creando un frente que puede ser encontrado hasta por lo menos 2 km fuera de la costa, 2) posteriormente la masa de agua fría puede hundirse por gravedad, originando que la fase cálida llegue a la costa en la superficie y fuera de la costa en el fondo. El frente divide las masas de agua concentrando y transportando las larvas pelágicas (Pineda 1994, 1999) (Figura 1). Este proceso dura horas, en contraste a los frentes de surgencia, que duran días.

Ladah et al. (2005) encontraron variabilidad espacial en el asentamiento de balanos a escalas de 10 a 100s de metros en la costa de la Bahía de Todos Santos. Los resultados muestran asentamiento sincrónico y heterogéneo (con diferente abundancia), durante los meses de abril a septiembre de 2002. Los pulsos se correlacionaron con fluctuaciones en estratificación y en temperatura de la columna del agua costera. Sus resultados sugieren que los macareos internos son un mecanismo probable en el transporte de las larvas hacia las zonas costeras debido a que causan cambios fuertes en estratificación y la temperatura al propagarse hacia la costa. Sin embargo, es difícil identificar el mecanismo

específico responsable de las diferencias espaciales en abundancias, lo cual puede reflejar ya sea una distribución espacial heterogénea de las larvas (parches) en la columna de agua y/o que el mecanismo de transporte afecta de una forma espacial irregular (Ladah et al. 2005).

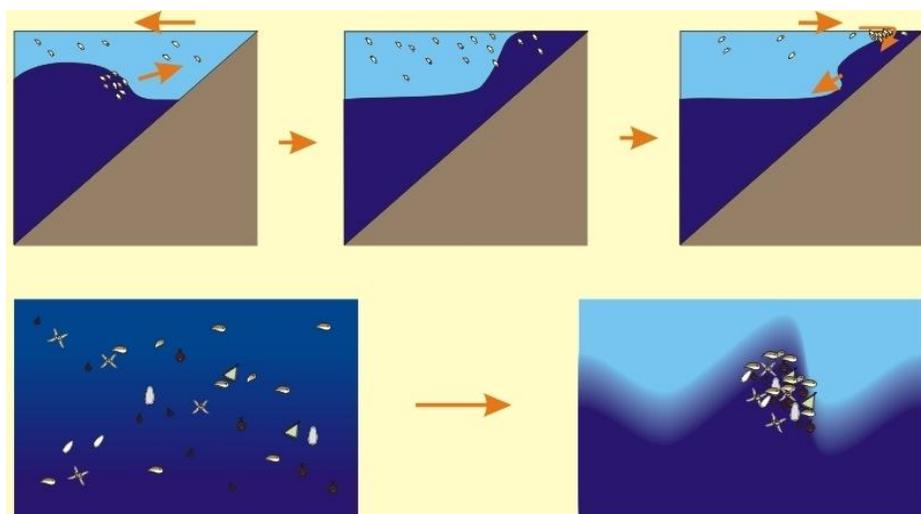


Figura 1. Ilustración gráfica de una onda interna y el “bore” desplazándose hacia la costa. El “bore”, masa de agua fría (azul oscuro) transporta hacia la costa las larvas asociadas a la termoclina (2 primeros paneles superiores). Una fase de agua fría empuja una fase de agua cálida superficial (azul claro) fuera de la costa, creando un frente que separa ambas fases y transporta las larvas pelágicas hacia la costa (paneles inferiores). Sin embargo, la masa de agua fría puede hundirse por gravedad, originando que la fase cálida llegue a la costa en la superficie, y fuera de la costa en el fondo (último panel superior). Tomado de Pineda et al. 2007

Por lo tanto, evaluar cuáles de los flujos de frentes convergentes (ya sea de vientos asociados con la brisa marina o con diferentes tipos de ondas internas) están relacionados con la variación espacial y temporal en el asentamiento de balanos durante condiciones de verano (julio a septiembre), puede potencialmente ayudar a identificar los mecanismos más importantes en la provisión de larvas. Evaluar si el asentamiento varía a escalas <1 km, ayudará a discernir si son mecanismos físicos complejos o generales, que actúan en estas escalas (450 m) o en una escala mayor (varios kilómetros).

Es importante hacer notar que aunque las escalas de variación de los mecanismos físicos puede explicar parcialmente la variabilidad espacial del asentamiento, la distribución de las larvas y su comportamiento en la columna de agua son también importantes (Tapia et al. 2010). Las larvas pueden involucrar comportamientos pasivos o activos para el transporte. Pueden acumularse y ser transportadas de forma pasiva, involucrar una habilidad natatoria retrasada o ampliada en respuesta al mecanismo de transporte (Shanks et al. 2000), ó mostrar patrones de distribución horizontal y vertical contrastantes entre estadios de desarrollo primarios y tardíos a través de la costa (Tapia y Pineda 2007, Tapia et al. 2010). Este estudio no está enfocado en la distribución planctónica de los organismos, ni en su comportamiento, sin embargo, se reconoce su importancia. El estudio está orientado a la medición del asentamiento diario a lo largo de la costa, durante marea baja, en una escala pequeña (450 m). Los objetivos del trabajo son cuantificar la variabilidad en la tasa de asentamiento en escalas espaciales pequeñas (< 1 km), y dilucidar si la variabilidad espacio-temporal en el asentamiento se correlaciona con condiciones físicas representativas de un mecanismo de transporte (vientos u ondas internas).

OBJETIVOS

1. Evaluar si existe variación espacial entre sitios (separadas por 450 m) en las tasas de asentamiento del balano más abundante en el área de estudio (*Chthamalus* sp.) durante 2009.
 - a. Evaluar si existe sincronía en las tasas de asentamiento entre sitios
 - b. Evaluar si existe una homogeneidad espacial en el patrón de asentamiento
2. Cuantificar la relación temporal entre la cantidad de larvas asentadas en cada sitio y la intensidad de los potenciales mecanismos forzantes: vientos u ondas internas.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio fue realizado en San Miguel (31°55' N. 116°38' W), en la parte norte de la bahía de Todos Santos, Baja California Norte (Figura 2a). La línea de costa es formada por sustratos rocosos compuestos por rocas andesíticas y concreciones sedimentarias del cretácico superior (Minch y Leslie 1991). Es expuesta al oleaje en la punta de San Miguel y al moverse hacia dentro de la bahía está más protegida. Dentro de la zona intermareal rocosa se encuentran invertebrados comunes como anémonas *Anthopleura* spp., gasterópodos *Aplysia californica*, mejillones *Mytilus californianus* y erizos *Strongylocentrotus purpuratus*. Varias especies de balanos son reportadas en la región de Baja California, *Chthamalus* spp., *Balanus glandula*, *Pollicipes polymerus* y *Tetraclita* spp. (Allen 1969); sin embargo, el asentamiento de larvas y la abundancia de adultos en el intermareal, muestran que *Chthamalus* es el balano más abundante en la región (Pineda y López 2002, Ladah et al. 2005).

I. Evaluación del asentamiento: placas y diseño de muestreo

El asentamiento de cirripedios fue medido diariamente del 17 julio al 18 de septiembre de 2009 dentro del área de San Miguel (Figura 2b). La playa fue dividida en 3 sitios, San Miguel (SM), Billboards (BILL) y 3Ms, separadas por 450 m de línea de costa. SM esta expuesta al oleaje, con una línea de costa orientada en 47° del norte geográfico. BILL esta localizado dentro de la bahía, protegido de la acción del oleaje y orientado 77° del norte geográfico; y 3Ms se localiza en una punta, semi-expuesta al oleaje y orientada a 132° del norte geográfico.

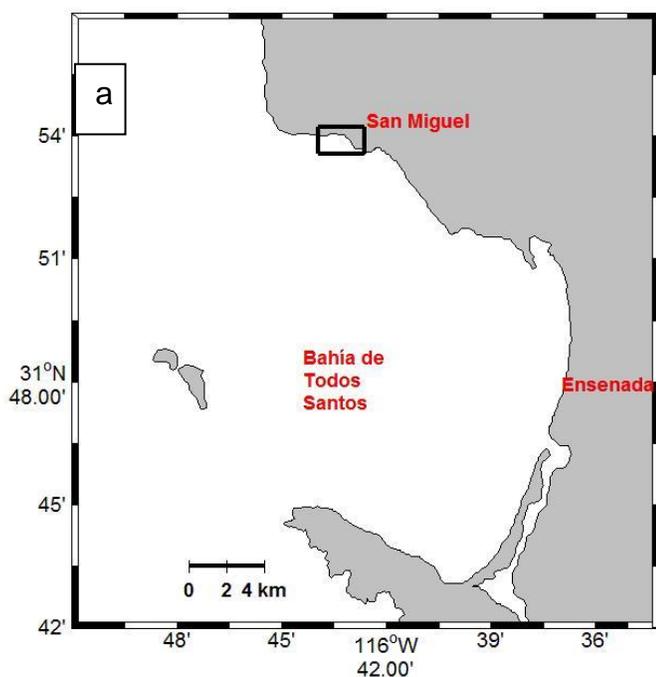


Figura 2 a). Ubicación del área de estudio, San Miguel (ver recuadro negro) al norte de la Bahía de Todos Santos, Baja California, México. b). Ubicación de los sitios de estudio donde se colocaron placas para asentamiento: San Miguel (SM), Billboards (BILL) y Tres Ms (3M). L05, N2 y R5, representan la ubicación espacial de las líneas de sensores de temperatura y ADCP (a 1600, 1400 y 400 m de la costa respectivamente). La línea de termistores fue instalada en L05 durante todo el período de estudio (julio 18 al 18 septiembre de 2009). El ADCP fue instalado en las tres posiciones en fechas y profundidades diferentes: en N2 del 18 julio al 15 de agosto, a 24 m de profundidad; en L05 del 18 al 24 de agosto a 28 m de profundidad; y en R5 del 4 al 11 septiembre a 13 m de profundidad. Además se muestra la localización del Observatorio de tsunamis El Sauzal (Obs. El Sauzal), a aproximadamente 1100 m al este de 3M.

Dentro de cada sitio se colocaron 12 placas de asentamiento. Las placas fueron colocadas en la zona de balanos, en la cual se observan adultos de *Chthamalus*, mediante tornillos metálicos de acero inoxidable adheridos con resina sintética a las rocas. Cada período de 25.8 h ($15 \geq 25.8 \leq 37.8$ h), durante la marea baja, fueron reemplazadas por placas limpias y colocadas en bolsas plásticas.

Las placas de asentamiento proveen una estimación de la abundancia larval integrada en el tiempo (Pineda 1994, 1999). Se usaron tubos blancos de PVC cortados longitudinalmente (11 cm de longitud, 2.5 cm de diámetro) con tres hendiduras longitudinales (9.5 cm de longitud x 0.6 cm ancho x 0.2 cm profundidad) (Pineda et al. 2002). Usados como sustratos artificiales permiten una fácil replicación y una superficie estandarizada de muestreo, reduciendo la variabilidad en el asentamiento por efecto del sustrato natural. Antes de empezar el estudio, fueron colocadas en agua de mar filtrada por dos semanas para que adquirieran una película bacteriana.

Los individuos asentados sobre las placas de PVC fueron identificados en el laboratorio mediante un microscopio de disección, siguiendo las guías de Shanks (2001). Los individuos encontrados en las placas se registraron como el número total de larvas cipris y juveniles asentadas por placa. De acuerdo a las horas en que las placas permanecieron sumergidas, se estandarizaron los conteos por periodo de muestreo para estimar la tasa de asentamiento (número de organismos asentados promedio durante 24 horas) dentro de cada sitio.

II. Recolección de datos ambientales y oceanográficos

Del 18 julio al 18 septiembre de 2009, se llevó a cabo el registro continuo de la estructura termal en la columna de agua. Diez sensores de temperatura (Stow Away®TidBits, Onset Computer Corp., con una precisión de $\pm 0.2^\circ\text{C}$) con intervalos de medición cada 5 min, fueron sujetos en un cabo de polipropileno. El primer

termistor fue colocado a 2 metros del fondo, tomando como referencia el nivel medio de bajamar inferior (BMI) en las tablas de marea. El cabo fue instalado en la posición L05 (31°53.379'N, 116°44.560'W) (Figura 2b), a 1600 m de la costa y 28 m de profundidad.

La estructura vertical de las corrientes fue registrada mediante un Perfilador Acústico Doppler de 600 kHz (Sentinel Workhorse ADCP, Teledyne RD Instruments, California). El ADCP fue colocado en el fondo del sitio y en dirección hacia arriba, con intervalos de medición cada minuto y celdas de 1 m. Su instalación fue realizada en las tres localidades de estudio: del 18 julio al 15 de agosto, se instaló en N2 (31°53.241'N, 116°43.698'W, a 1400 m de la costa) a 23 m de profundidad; en L05 del 18 al 24 de agosto a 28 m de profundidad; y del 4 al 11 septiembre, en R5 (31°53.866'N, 116°44.036'W, a 400 m de la costa) a 12 m de profundidad (Figura 2b).

El Observatorio de Tsunamis El Sauzal ubicado en el puerto del Sauzal (31°53.752' N, 116°42.215' W) a 1300 m al este del área de estudio, registró los datos de velocidad y dirección del viento a 10 m sobre el nivel de mar. Mientras que el programa MAR (V 09), basado en archivos históricos de la red mareográfica de la UNAM, CICESE y la Secretaria de Marina, proporcionó los datos de altura de la marea y el porcentaje de iluminación del cuerpo lunar. La información hidrográfica fue complementada con datos de nivel del mar obtenidos del “Laboratorio del Nivel del Mar del CICESE”.

III. Procesamiento de la información

Identificación de la especie de estudio: Para la identificación de la especie de estudio se utilizaron criterios morfológicos en campo y laboratorio. Una combinación de características externas (ej. forma del orificio, color de la base y grado de corrugación de la concha calcárea), permiten separar en campo a las

dos especies de *Chthamalus* presentes en la zona (Miller et al. 1989). Además, placas de asentamiento colectadas durante el estudio fueron mantenidas en laboratorio por un período de 2 meses, e identificadas mediante estéreo-microscopio (Stemi-SV 11).

Mareas y ciclo lunar: El máximo rango de marea y el porcentaje de iluminación de la luna fueron utilizados para establecer la relación entre la marea y el asentamiento de larvas de cirripedios en toda el área de estudio. Para cada día de muestreo se tomaron los picos en altura de la marea, alta y baja; dos rangos son obtenidos en estas latitudes (debido a la periodicidad semidiurna de la marea), pero solo el mayor se utilizó para los análisis. Las horas de salida y puesta de la luna fueron usadas para establecer el porcentaje de iluminación del cuerpo lunar durante el periodo de muestreo.

Estratificación: Para observar la variabilidad en la estratificación de la columna de agua, se calculó el cuadrado de la frecuencia de Brunt Väisälä (N^2) (Ecuación 1). Se utilizaron series de temperatura obtenidas en L05, agrupadas en 5 parejas (ej. 5-7 m, 9-12 m, 14-17 m, 19-22 m y 24-27 m).

$$N^2 = \frac{-g}{\rho_0} \frac{\partial \rho}{\partial z} = - \frac{g}{\rho} * \frac{d\rho}{dz} \quad (1)$$

Donde g representa la aceleración de la gravedad (9.8 m s^{-2}), ρ_0 la densidad promedio en la columna de agua y z la profundidad en metros. Para el cálculo de la densidad se utilizó una salinidad constante de 34; valor asumido en previos trabajos para el área de estudio (ej. Tapia et al. 2004, Ladah et al. 2005), ya que el área no tiene descarga significativa de agua dulce en condiciones de verano.

Dirección del viento: La dirección del viento fue transformada del sistema de referencia meteorológico al oceanográfico. La dirección del viento (orientada con relación al norte geográfico en meteorología) fue transformada a coordenadas

oceanográficas orientadas con relación al este. La dirección resultante y la velocidad del viento, fueron descompuestas en componentes cartesianos, u y v: posteriormente los componentes fueron rotados y alineados al eje de mayor varianza. La rotación permite encontrar, en los datos de corrientes y vientos, las componentes paralelas (E-W) y perpendiculares (N-S) a la línea de costa (Emery y Thompson 2001).

Para evaluar el efecto del forzamiento del viento sobre el asentamiento de las larvas, se calculó el estrés del viento utilizando el algoritmo de Large y Pond (1981).

Análisis espectral: Análisis espectral fue aplicado a las series de temperatura. El análisis permite encontrar los componentes de variación que ocurren en frecuencias particulares. Las series fueron subdivididas en segmentos sin traslape y la tendencia removida. Las observaciones obtenidas para las series de temperatura (~17900), fueron subdivididas en segmentos de aproximadamente la misma longitud (~2241 observaciones \approx 7.8 días), mejorando la confiabilidad del espectro (ej. por incrementar los grados de libertad) sin perder un alto grado de resolución en frecuencia (Emery y Thomson 2001). Los análisis fueron apoyados estadísticamente mediante pruebas Chi cuadrada.

Las series de tiempo fueron procesadas y visualizadas gráficamente mediante Matlab 7.0 y Sigma Plot 10.0. Además, se utilizaron las rutinas de la librería "Seawater" CSIRO, disponibles por internet, para el cálculo de las propiedades del agua de mar.

IV. Análisis de la información

Umbral para definir un pulso de asentamiento: Los pulsos de asentamiento fueron definidos en relación a un umbral similar al utilizado por Ladah et al. (2005). El

umbral se definió como el promedio de los conteos normalizados para todo el estudio más una desviación estándar ($\bar{x} + \sigma$). Por lo tanto, el día de muestreo en el cual al menos uno de los sitios tuvo un asentamiento mayor al umbral fue definido como pulso de asentamiento.

Escala de variación espacial en el asentamiento: Para distinguir la escala de variación y el patrón de asentamiento se realizaron análisis de varianza (ANOVA). Para cada uno de los días en los cuales se encontró un pulso de asentamiento, se evaluaron las hipótesis relacionadas a si había variabilidad espacial en el asentamiento entre los sitios (450 m). La homogeneidad de varianzas fue probada mediante pruebas Cochran; cuando no se cumplió el supuesto de homocedasticidad para el análisis, los conteos normalizados fueron transformados utilizando escalas logarítmicas (Underwood 1997).

Las transformaciones logarítmicas remueven el sesgo de la distribución y ayudan a normalizar los datos (Underwood 1997). Aunque la normalidad no se pudo probar por el tamaño de muestra, el análisis de varianza es conocido por ser bastante robusto a la no-normalidad con muestras pequeñas. El patrón espacial durante cada pulso de asentamiento fue observado mediante pruebas Tukey (HSD test/Unequal N HSD). Adicionalmente, pruebas no-paramétricas de Kruskal-Wallis fueron realizadas para comprobar el patrón espacial cuando había falta de homocedasticidad de varianzas.

Influencia del ciclo lunar y la marea sobre el asentamiento: La influencia de la iluminación lunar y la marea sobre el patrón temporal de asentamiento de cirripedios fueron evaluadas mediante coeficientes de correlación de rangos de Spearman. Las correlaciones fueron hechas entre el promedio del asentamiento durante cada día de muestreo (con los días con similar tiempo de muestreo, ~24.8 h, ~1.04 días) y los porcentajes de iluminación lunar y los máximos de marea de cada día de muestreo.

Sincronía en asentamiento entre los tres sitios: Se utilizó el análisis de correlación con un alfa de 0.05, para establecer el grado de sincronía espacial durante los pulsos de asentamiento de larvas de cirripedios entre los sitios.

Cuantificación de la relación temporal entre la abundancia de cipris asentadas y la intensidad del forzamiento físico: La variabilidad en la columna de agua fue observada gráficamente y mediante índices acumulativos de variabilidad física. Los índices fueron obtenidos de las variables ambientales sumadas o integradas durante el periodo de muestreo (Ladah, Tapia, Lavín in prep). Fluctuaciones en períodos cortos en corrientes verticales, temperatura y estratificación son indicativas de movimientos internos dentro de la columna de agua. Los índices de fluctuación de la temperatura y la estratificación fueron obtenidos mediante las siguientes ecuaciones:

$$\Delta T = \sum_{i=2}^t |T_i - T_{i-1}|; \quad (2)$$

$$\Delta N^2 = \sum_{i=2}^t |N^2_i - N^2_{i-1}| \quad (3)$$

Donde i es el intervalo de medición cada 5 min, y t es el periodo de muestreo diario con las placas de asentamiento. Para las fluctuaciones en el cuadrado de la frecuencia de Brunt Väisälä (ΔN^2), se utilizaron cada una de las 5 parejas de profundidades (ej. profundidades de 5-7 metros). Se utilizaron valores absolutos para evitar la cancelación de los mismos. Las corrientes verticales durante los tres periodos de muestreo, fueron evaluadas utilizando:

$$W = \sum_{i=2}^t \left[\frac{1}{N} \sum_{j=1}^N w_j^2 \right]^{1/2} \quad (4)$$

Donde W es una medida estadística de la amplitud de la componente vertical de la velocidad. Los términos de la ecuación utilizan un análogo de la desviación estándar (“Root Mean Square, RMS”) calculado para el número de celdas de medición del ADCP en el tiempo i ; t representa el número de muestras tomadas por el ADCP durante cada periodo de muestreo biológico. Los datos fueron calculados desde la primera celda hasta la más superficial (sin el efecto de la marea).

El forzamiento físico producido por el viento fue calculado mediante el estrés del viento para las dos componentes horizontales ortogonales (u' y v'). Los índices fueron obtenidos mediante la siguiente ecuación:

$$\tau_{neto} = \sum_{i=1}^t (\tau_{u'i}, \tau_{v'i}) \quad (5)$$

Donde τ_{neto} indica estrés neto de advección hacia dentro o fuera de la costa ($\tau_{neto,u'}$) y hacia el Norte ó Sur ($\tau_{neto,v'}$); t representa el número de mediciones realizadas durante el periodo de muestreo.

Para las corrientes se calcularon términos similares: flujos netos de advección y difusión integrados en el periodo de muestreo. La intensificación de los flujos hacia la costa en capas superficiales o profundas puede ser una señal particular de flujos convergentes asociados con la marea baroclínica. Primero, se obtuvieron los promedios horarios para ambos componentes de las corrientes, y luego se integraron los perfiles de velocidad a través de la columna de agua hasta la celda donde la velocidad cambia de signo (c):

$$U_{neto} = \Delta t \sum_{t=1}^t \left[\Delta z \sum_{i=b}^c u_i' \right] \quad (6)$$

Δz representa el tamaño de la celda en cada periodo de medición; u' (m s^{-1}) son las mediciones del componente perpendicular a la costa (hacia dentro o fuera de la costa) integradas desde la celda (i) en superficie o el fondo, hasta la celda (c) donde cambia de signo la velocidad. Posteriormente, estos valores fueron integrados a través del tiempo en el cual las placas estuvieron en el intermareal, para obtener el flujo neto (U_{neto}) del componente perpendicular a la costa en superficie o fondo. Δt representa el intervalo de muestreo del ADCP y t el número de mediciones realizadas durante el periodo de muestreo. Un procedimiento similar fue realizado para estimar el flujo neto paralelo a la costa (V_{neto}) en superficie o fondo, asociado con el segundo componente horizontal de las corrientes, v' , como medida de advección de agua desde el norte.

Un análisis de correlación de Spearman fue realizado entre las tasas estandarizadas del asentamiento y los índices de variabilidad física. Los análisis estadísticos fueron realizados mediante el paquete estadístico STATISTICA v. 7.1, 2005 (StatSoft, Inc. 1984-2005).

RESULTADOS

Identificación de la especie de estudio: Se realizaron 2060 mediciones del asentamiento durante el periodo de estudio. En promedio, 8 ± 14 individuos se asentaron cada 24 h. *Chthamalus* spp., dominó los conteos en el asentamiento. La identificación hasta el nivel de especie, mediante características morfológicas (Miller et al. 1989) sugiere a *Chthamalus fissus* como la especie presente en el área.

Sincronía en el asentamiento: El asentamiento de *Chthamalus* ocurrió a través de todo el período de estudio con una tasa de asentamiento baja y constante. Sin embargo, se observan días en particular con altas tasas de asentamiento (Figura 3). Se encontró que la ocurrencia temporal en el asentamiento estaba significativamente correlacionada entre los sitios: BILL-3M ($r_s=0.56$, $p<0.001$), SM-BILL ($r_s=0.39$, $p<0.001$), y SM-3M ($r_s=0.23$, $p=0.003$). Esto sugiere que el asentamiento ocurre en forma sincrónica en los tres sitios (SM, BILL y 3M).

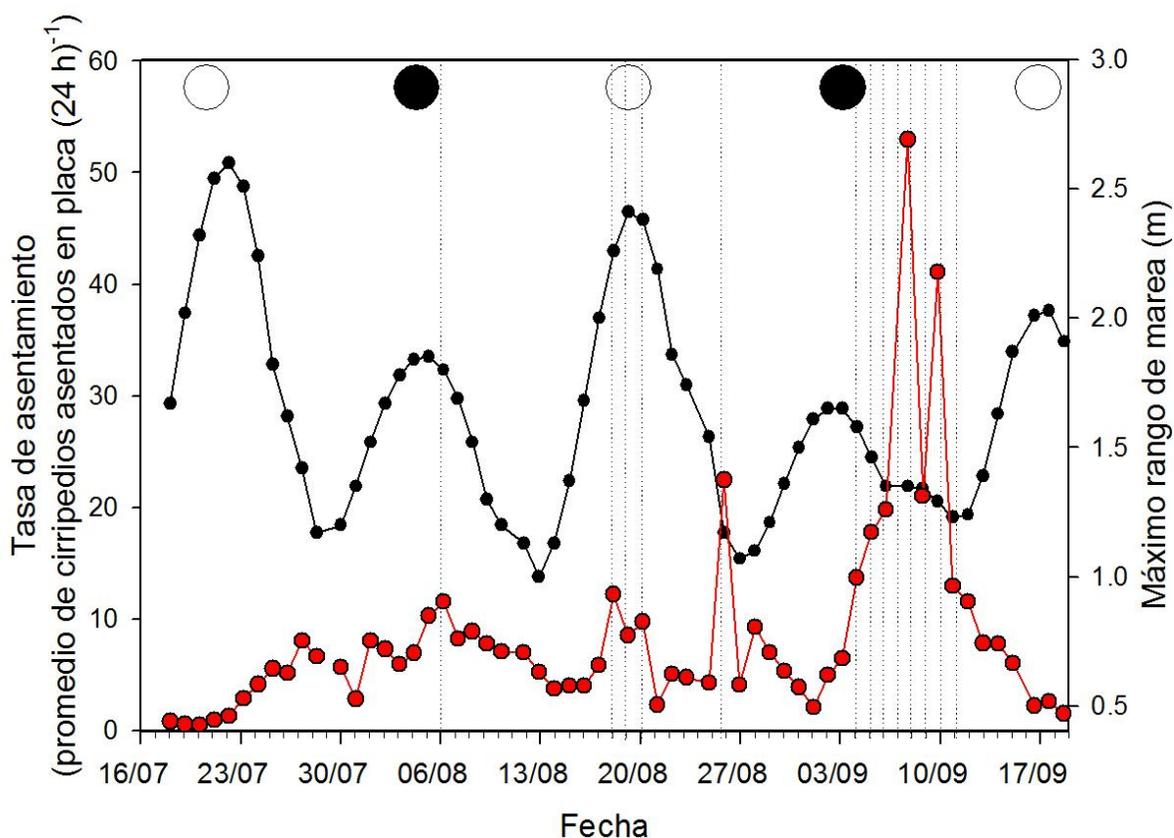


Figura 3. Asentamiento de *Chthamalus fissus* durante el periodo de estudio (línea roja) y el máximo rango de marea semidiurna para cada día de muestreo (línea negra). La tasa de asentamiento es expresada como el número promedio de larvas cypriis + juveniles asentadas por placa en toda el área de San Miguel durante 24 horas ($N=36$ placas). La fase lunar (luna nueva (○) y llena (●)) es incluida en la parte superior de la gráfica. Las líneas verticales punteadas indican los días con pulsos de asentamiento.

Umbral para definir un pulso de asentamiento y la escala de variación espacial del asentamiento: Trece días con pulsos de asentamiento fueron encontrados por encima del umbral de 22 larvas asentadas (Figura 4) durante agosto y septiembre. En julio no se registró ninguno pulso. Los días 7 y 9 de septiembre registraron los máximos asentamientos con tasas de 51 ± 50 y 41 ± 16 individuos asentados por placa por día respectivamente.

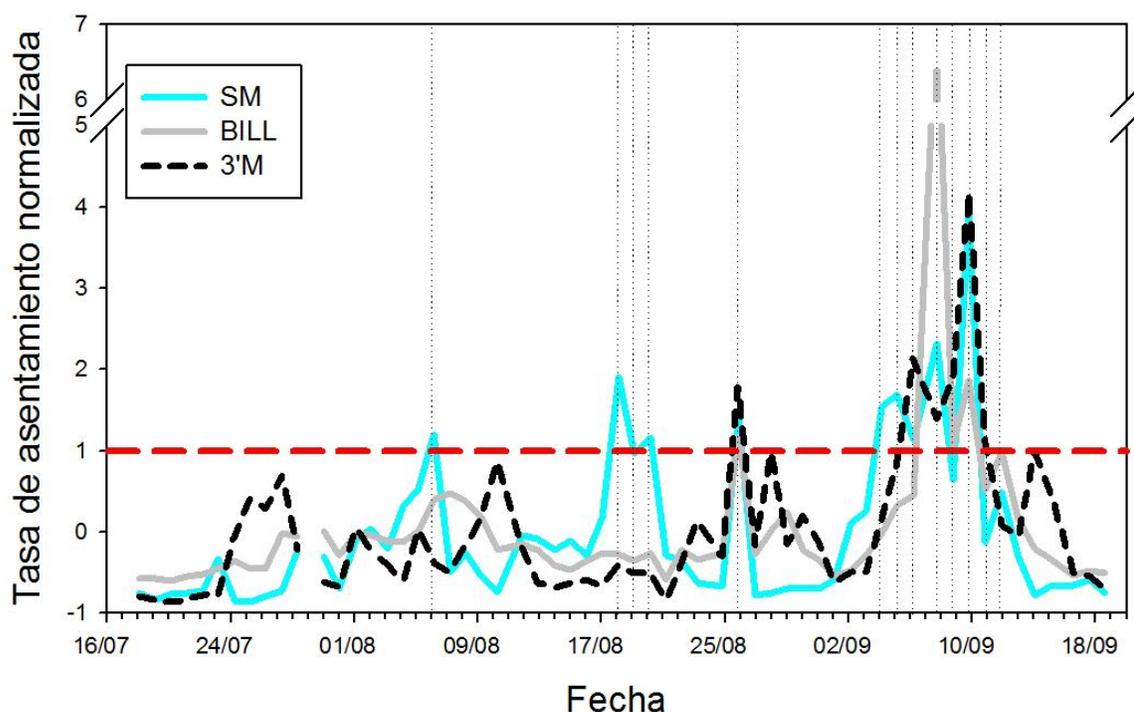


Figura 4. Tasas de asentamiento en San Miguel (SM), Billboards (BILL) y Tres Ms (3M). La línea roja punteada indica el umbral de asentamiento, calculado usando el promedio ($\bar{x}=8$) más una desviación estándar ($\sigma=14$). Las líneas verticales punteadas indican los días con pulsos de asentamiento.

La variabilidad espacial en las tasas de asentamiento se muestra en la Tabla I. Durante los días con pulsos de asentamiento, el número de larvas asentadas en los tres sitios no fue significativamente diferente (8 de 13 pulsos, 62%) o fue significativamente mayor en SM (4 de 13 pulsos, 31%) (Figura 5). Solo en uno de los casos (7 de septiembre), cuando el asentamiento fue heterogéneo, SM no fue el sitio con mayor asentamiento, sino BILL (significativamente mayor a 3M y SM).

Influencia del ciclo lunar y la marea sobre asentamiento: Altas tasas de asentamiento fueron observados durante periodos de transición de marea viva y muerta (Figura 3), asociadas con periodos de luna llena y el 3er cuarto de luna (Figura 6a) y rangos de marea entre 1.1 y 1.5 m durante el día de muestreo (Figura 6b). Se encontraron correlaciones significativas entre el promedio de

larvas asentadas en toda el área de muestreo con la luna ($r_s=0.46$, $p<0.001$) y el rango de la marea ($r_s=-0.37$, $p=0.006$).

Tabla I. Resultados de ANOVAs realizados para cada uno de los días con pulsos de asentamiento, comparando los sitios de muestreo: San Miguel (SM), Billboards (BILL) y Tres Ms (3M). Cuando no se pudieron homogenizar las varianzas (6 de agosto), se realizaron pruebas no-paramétricas de rangos Kruskal-Wallis. Sin embargo, la prueba indica un traslape entre los tres sitios y se considera un asentamiento homogéneo para este día.

Fecha 2009	Sitios (gl=2)				
	F	p	Patrón	No-parametrica	p
06-ago	No se pudo homogenizar varianzas			(BILL>3'M)=SM	<0.002
18-ago	19.23	<0.001	SM>(BILL=3'M)		
19-ago	11.70	<0.001	SM>(BILL=3'M)		
20-ago	5.84	0.007	SM>(BILL=3'M)		
25-ago	0.74	0.484	SM=BILL=3'M		
04-sep	7.27	0.002	SM>(BILL=3'M)		
05-sep	2.48	0.099	SM=BILL=3'M		
06-sep	0.95	0.396	SM=BILL=3'M		
07-sep	15.36	<0.001	BILL>(SM=3'M)		
08-sep	1.13	0.336	SM=BILL=3'M		
09-sep	0.50	0.611	SM=BILL=3'M		
10-sep	2.71	0.081	SM=BILL=3'M		
11-sep	2.74	0.080	SM=BILL=3'M		

Estructura termal de la columna de agua y nivel del mar: Fluctuaciones en temperatura fueron observadas en toda la columna de agua durante el periodo de muestreo en escalas de minutos a horas. Los cambios tenían amplitudes de $\approx 6^\circ\text{C}$, y ocurrieron a diferentes intervalos de tiempo: ej., a 24 m en un periodo mínimo de 90 min, pero en 5 m ocurrieron cada 10 min (Figura 7). La capa con mayor variabilidad fue encontrada a 5 m de profundidad, con temperaturas promedio (y desviación estándar) de $18.2 \pm 2.1^\circ\text{C}$ (Tabla II).

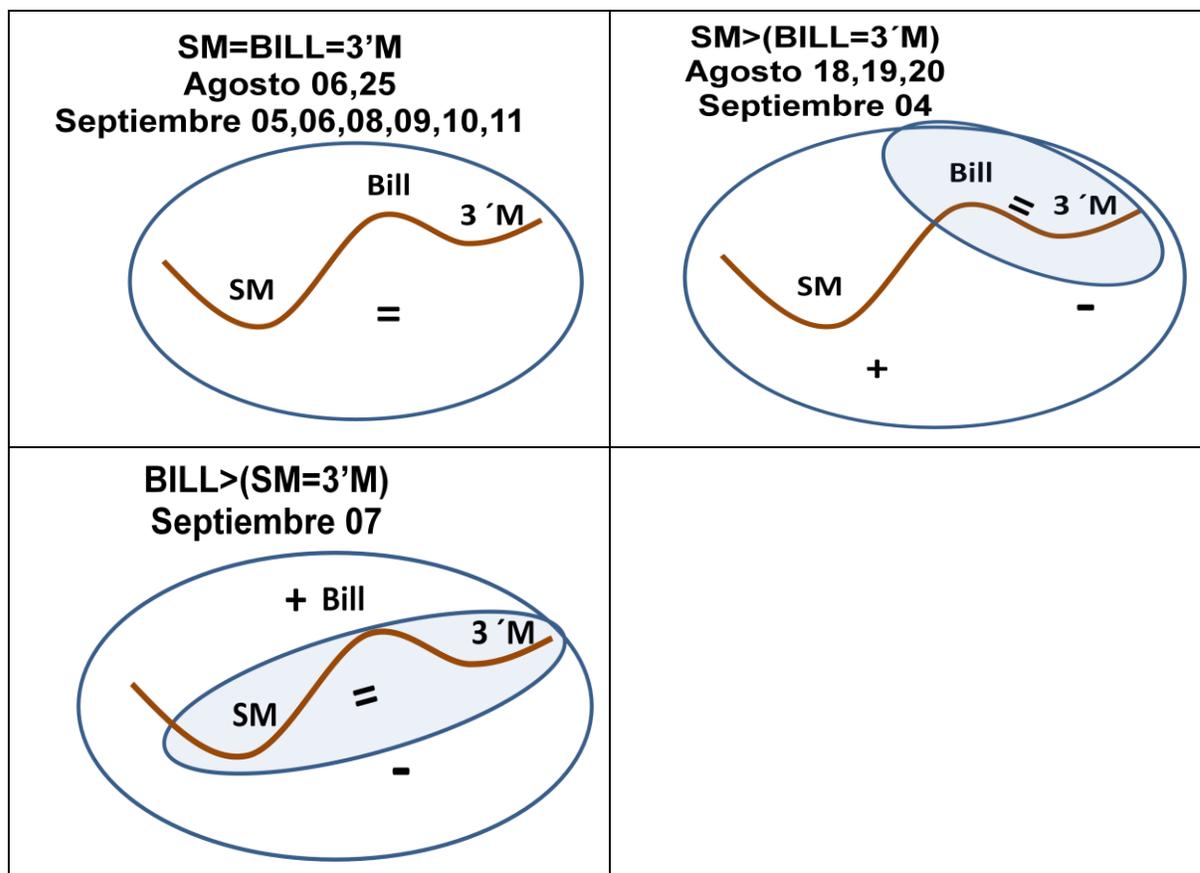


Figura 5. Patrones espaciales en el asentamiento. Los gráficos muestran los resultados de los ANOVAs realizados para distinguir la escala de variación espacial durante pulsos de asentamiento. La línea café representa la línea de costa. En el cuadro 1 se muestra la homogeneidad del asentamiento entre sitios, registrada en 8 días definidos como pulsos de asentamiento. El cuadro 2 muestra cuatro días cuando los pulsos fueron más altos en San Miguel (SM) que en Billboards (BILL) y Tres Ms (3M). Y el último cuadro describe un caso en el cual BILL tuvo un mayor asentamiento que 3M y SM. Los signos matemáticos indican el resultado de la comparación entre sitios: ej. Durante el 7 de septiembre, BILL era mayor (+) a SM y 3M (-), mientras que SM fue igual (=) a 3M. Además, en cada cuadro se muestran los días en los cuales se observó cada patrón de asentamiento.

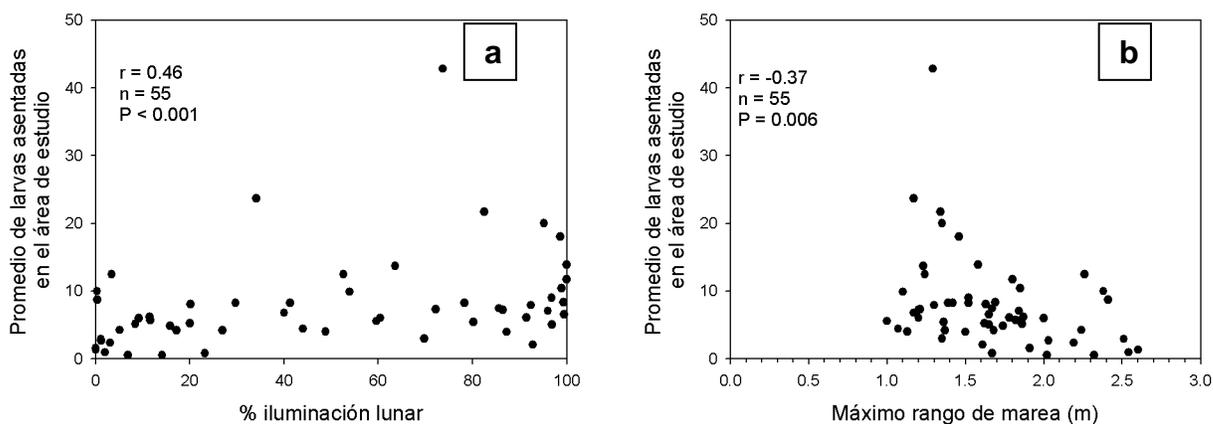


Figura 6. Relación entre el asentamiento de larvas de *Chthamalus fissus* y (a) el porcentaje de iluminación lunar y (b) la marea ($N=36$ placas por cada uno de los 55 días de observaciones). El coeficiente de correlación (r), número de observaciones realizadas (n) y la probabilidad asociada se muestran en la parte superior izquierda de cada gráfico.

Las variaciones de baja frecuencia indican incrementos en temperatura en los periodos del 22 al 28 de julio y del 20 al 27 de agosto. La amplitud de los cambios, en escalas de 1 a 15.5 días, fue mayor en capas superficiales y disminuyó con profundidad, registrando amplitudes máximas de 5°C. Los cambios se relacionaron con anomalías positivas en el nivel del mar (Figura 7, primer panel). El efecto de la temperatura en la estratificación de la columna de agua, deprimiendo la pycnoclina e incrementando la flotabilidad del agua por encima de ella durante estos períodos de medición, puede ser observado en la Figura 9.

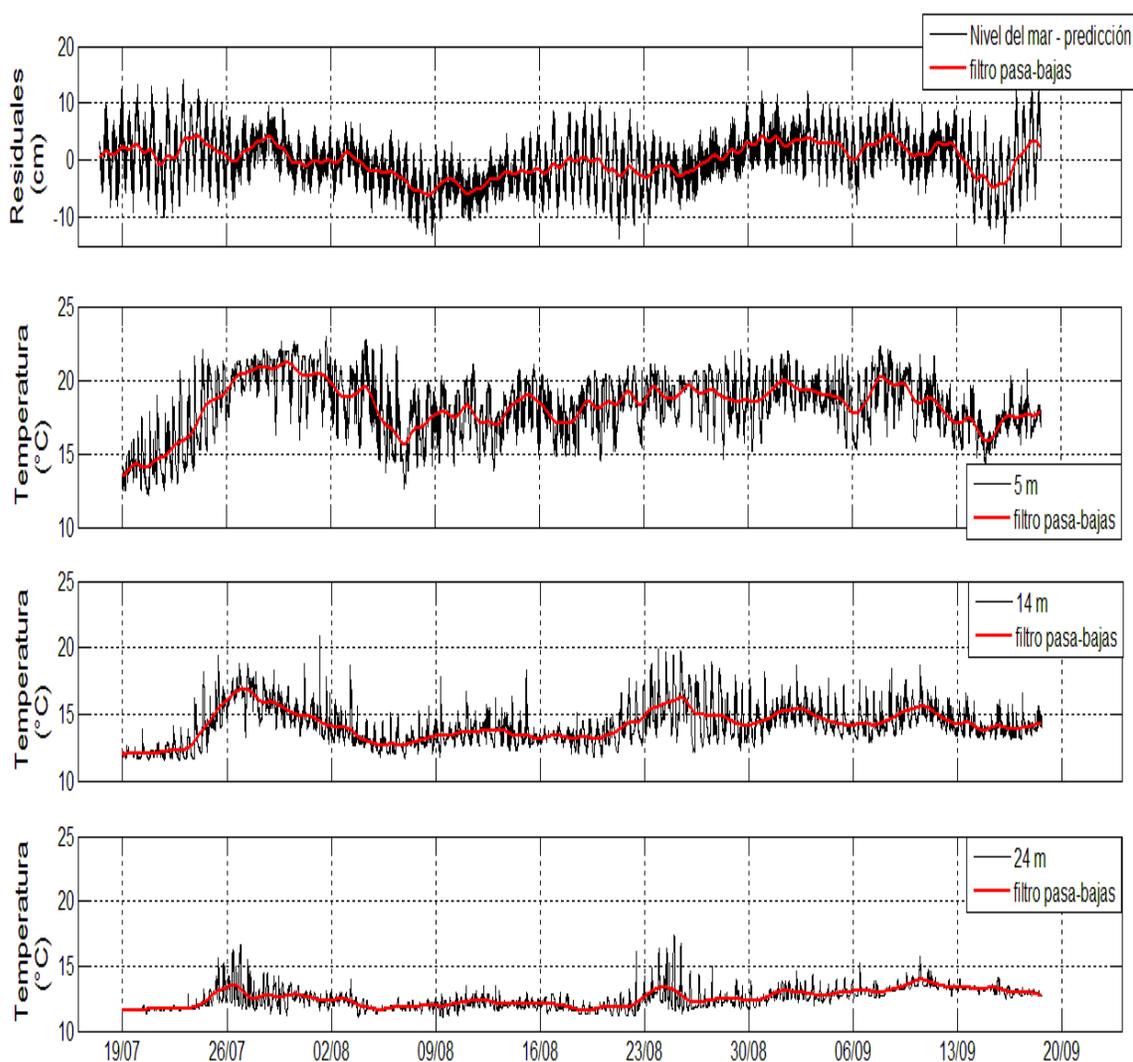


Figura 7. Anomalías en el nivel del mar y temperatura durante el periodo de estudio. El primer panel muestra las anomalías en el nivel del mar obtenidas al restarle al nivel del mar la marea astronómica. Los tres siguientes paneles muestran las series de temperatura para 3 profundidades: 5, 14 y 24 m. Las variables fueron filtradas utilizando filtros Lanczos pasa-bajas (frecuencia de corte >1 ciclo por día, cpd) e indicados mediante una línea roja en cada panel.

La descomposición de la varianza total en función de frecuencia mostró picos espectrales significativos en 1.93 ciclos por día (cpd) (cada 12.4 h) y 3.85 cpd (cada 6.2 h) (Figura 8). La varianza era mayor en capas superficiales y se debilitaba casi un orden de magnitud a 24 m de profundidad. No se observan picos significativos en frecuencias bajas (<12.4 h) en ninguna de las profundidades. Las

frecuencias altas al final del espectro resultaron más energéticas a 5 m (profundidad de la termoclina) que a 14 y 24 m de profundidad. Estas diferencias fueron consistentes con el comportamiento de la estratificación: la pycnoclina se encontraba a 6 m de profundidad (Figura 9).

Tabla II. Estadística descriptiva para las series de temperatura y estratificación (frecuencia de Brunt-Väisälä, N) tomadas en el sitio L05. Se obtuvieron 17934 observaciones desde el 18 de julio al 18 de septiembre.

	Temperatura (°C)									N (*10 ⁻² rad s ⁻¹)				
	24 m	22 m	19 m	17 m	14 m	12 m	9 m	7 m	5 m	23.0 m	20.5 m	15.5 m	10.5 m	6.0 m
Promedio	12.5	12.8	13.2	13.7	14.1	14.6	15.8	16.7	18.2	1.6	1.7	1.6	2.9	4.1
Mínimo	11.1	11.1	11.5	11.5	11.5	11.4	11.9	12.0	12.2	-	-	-	-	-
Máximo	17.4	17.5	19.2	19.7	20.9	21.3	21.8	22.5	22.9	6.2	5.6	5.5	6.1	8.5
Desviación estándar	0.8	1.0	1.1	1.3	1.4	1.6	1.8	2.1	2.1	2.0	1.7	1.7	2.2	3.2

Estratificación: Temporalmente fue observado un dominio del gradiente máximo de densidad en capas sub-superficiales, y 2 periodos con estratificación uniforme relacionados con incrementos de temperatura (calentamiento homogéneo en la columna de agua). La capa a 6 m de profundidad, registró los valores máximos en estratificación (Tabla II, Figura 9), con fluctuaciones verticales de alta frecuencia, alcanzando máximos de 0.085 rad s⁻¹ (periodos de 1.2 min). Los desplazamientos de la frecuencia de máxima flotabilidad hacia la capa de 23 m de profundidad y la uniformidad en estratificación de la columna de agua, indicarían movimientos de la pycnoclina a capas profundas de la columna de agua.

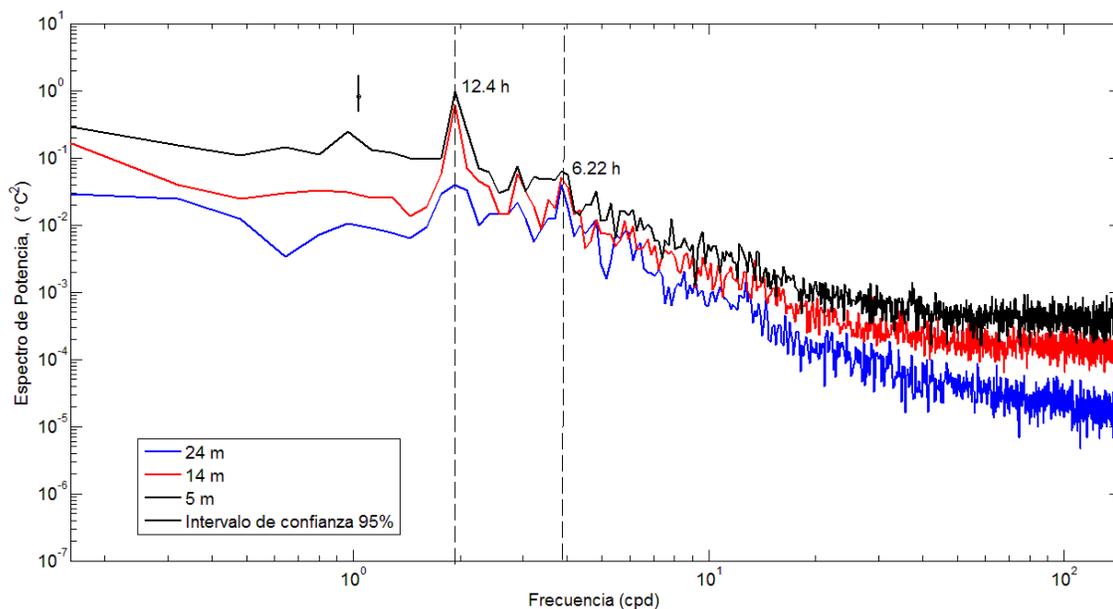


Figura 8. Espectros de potencia realizados para las series de temperatura. Los espectros fueron realizados para las tres profundidades y se muestran en escala logarítmica. Se indica el intervalo de confianza del 95% con 20 grados de libertad. La línea punteada indica frecuencias de 1.93 y 3.85 ciclos por día (cpd) asociados con la periodicidad de la marea semidiurna lunar (M_2) y su componente no-lineal (M_4).

Comparación de periodos de asentamiento: 18-21 de agosto vs. 6-10 de septiembre: En el perfil vertical de la temperatura en el periodo del 18 al 21 de agosto (Figura 10) se observan cambios en la posición de la termoclina y la intrusión de aguas frías y cálidas a través de la columna de agua. Frentes de agua cálida y fría hacia la costa fueron observados en periodos alternados de 12 h, con diferencias de temperatura de hasta 5°C (Figuras 10a, b y c). En escalas de varios minutos se observaron además fuertes cambios asimétricos de temperatura ($>3^{\circ}\text{C}$) a través de la columna de agua. Siguiendo una profundidad particular durante un pulso de asentamiento (ej. 19 de agosto de las 19:45 a 20:00 h y de las 22:00 a 22:30 h) se observa una tendencia de la temperatura a disminuir gradualmente seguida por un incremento abrupto. Las diferencias en temperatura entre los 5 y 27 m de profundidad ($\Delta T \sim 5^{\circ}\text{C}$) muestran una disminución temporal, indicando la llegada de ondas internas y una tendencia a la homogenización termal de la columna de agua (Vargas et al. 2004). Las diferencias pueden ser

entendidas como una medida indirecta de estratificación de la columna de agua. Las diferencias decrecen a valores cercanos a cero ($\Delta T \sim 0.5^\circ\text{C}$), por la entrada de aguas frías hacia la superficie (Figuras 10e y f). Cuando la onda interna se mueve hacia la costa, produce disminución en la temperatura registrada a 5 m de profundidad. En relación al esfuerzo del viento el componente perpendicular a la costa fue el dominante (Figuras 10d). Se observaron valores positivos en el estrés del viento, indicando la presencia de la brisa diurna (entre las 9:00 y 19:00 horas) con una intensificación a las 14:00 horas.

Un patrón similar fue observado en otro periodo, del 6 al 10 septiembre (Figura 11). Pero en este caso la columna de agua fue más homogénea en temperatura, y los cambios responden al comportamiento semidiurno de la marea (Figura 11a y b). Aunque la ubicación del ADCP fue más cercana a la costa (400 m) para este periodo, el análisis de un evento individual (6 al 7 de septiembre), indica disminuciones e incrementos en temperatura por la llegada de ondas internas. Las diferencias de temperatura entre la superficie y 10 m de profundidad tuvieron cambios de $\approx 7^\circ\text{C}$. Sin embargo, en periodos de varias horas las diferencias en temperatura decrecen a valores muy similares a los registrados en superficie ($\Delta T < 1^\circ\text{C}$) (Figura 11c y e). Ocasionalmente se observó variabilidad de alta frecuencia en superficie: paquetes de ondas internas individuales precediendo la llegada de la onda materna por varias horas, con amplitudes de 3.6 m (Figura 13-tercer panel) y en escalas de varios minutos (< 30 min).

Los dos periodos fueron escogidos como ejemplo de la variabilidad física durante pulsos de asentamiento contrastante entre ellos (Figura 4). Para el período del 18 al 21 de agosto se observaron pulsos de asentamiento de menor magnitud que los que se registraron del 6 al 10 de septiembre, con máximas tasas de asentamiento de 51 ± 50 y 41 ± 16 individuos asentados por placa en 24 h.

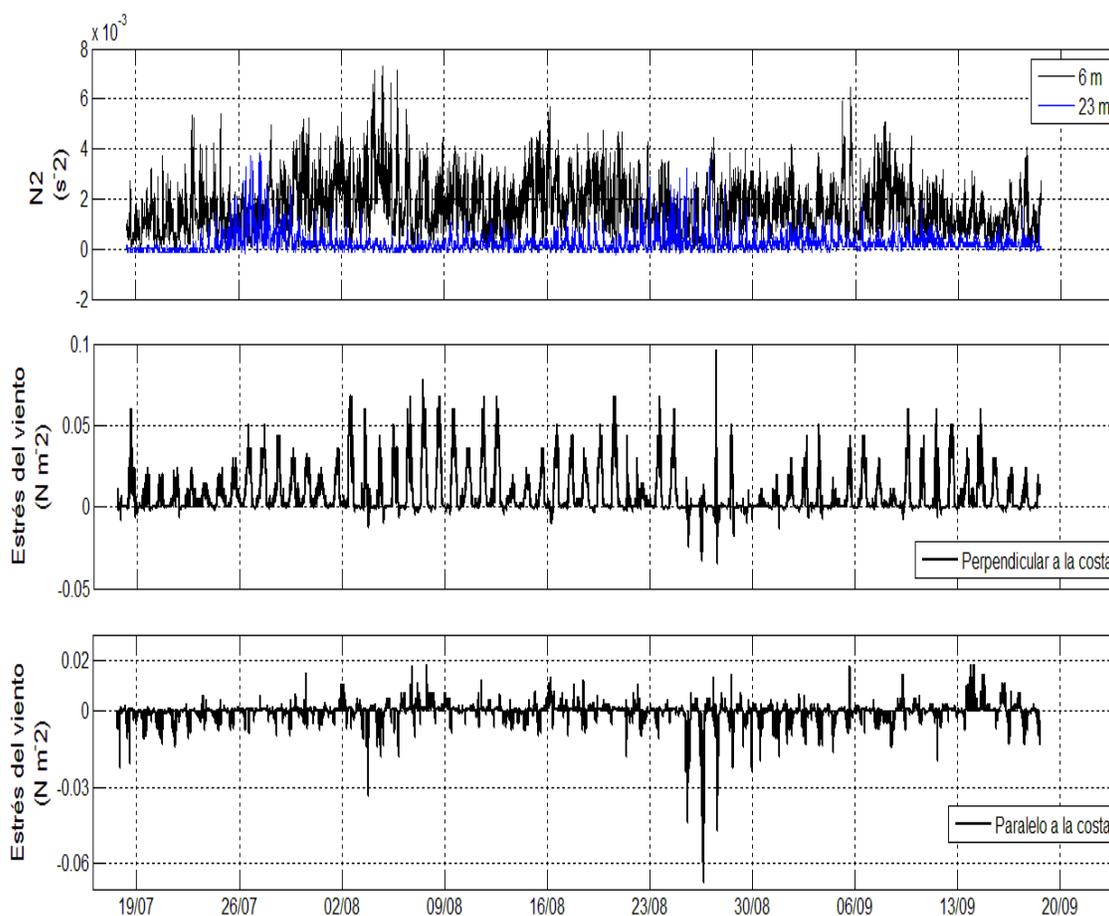


Figura 9. Condiciones de estratificación y estrés del viento. En el primer panel se muestra el cuadrado de la frecuencia de Brunt-Väisälä, como medida de estratificación de la columna de agua para las capas de 6 y 23 m. En el segundo y tercer panel, se muestra el estrés del viento (N m^{-2}) calculado para los dos componentes rotados: u' - componente de velocidad perpendicular a la costa (los valores son positivos cuando el viento sopla hacia la costa y negativos cuando lo hace hacia fuera de la costa) y v' - componente de velocidad paralelo a la costa (con valores positivos hacia el norte y negativos hacia el sur). El esfuerzo del viento fue calculado mediante el algoritmo de Large y Pond (1981). El ángulo de máxima varianza asociado con el v' fue de 88.6° (relativo al Este).

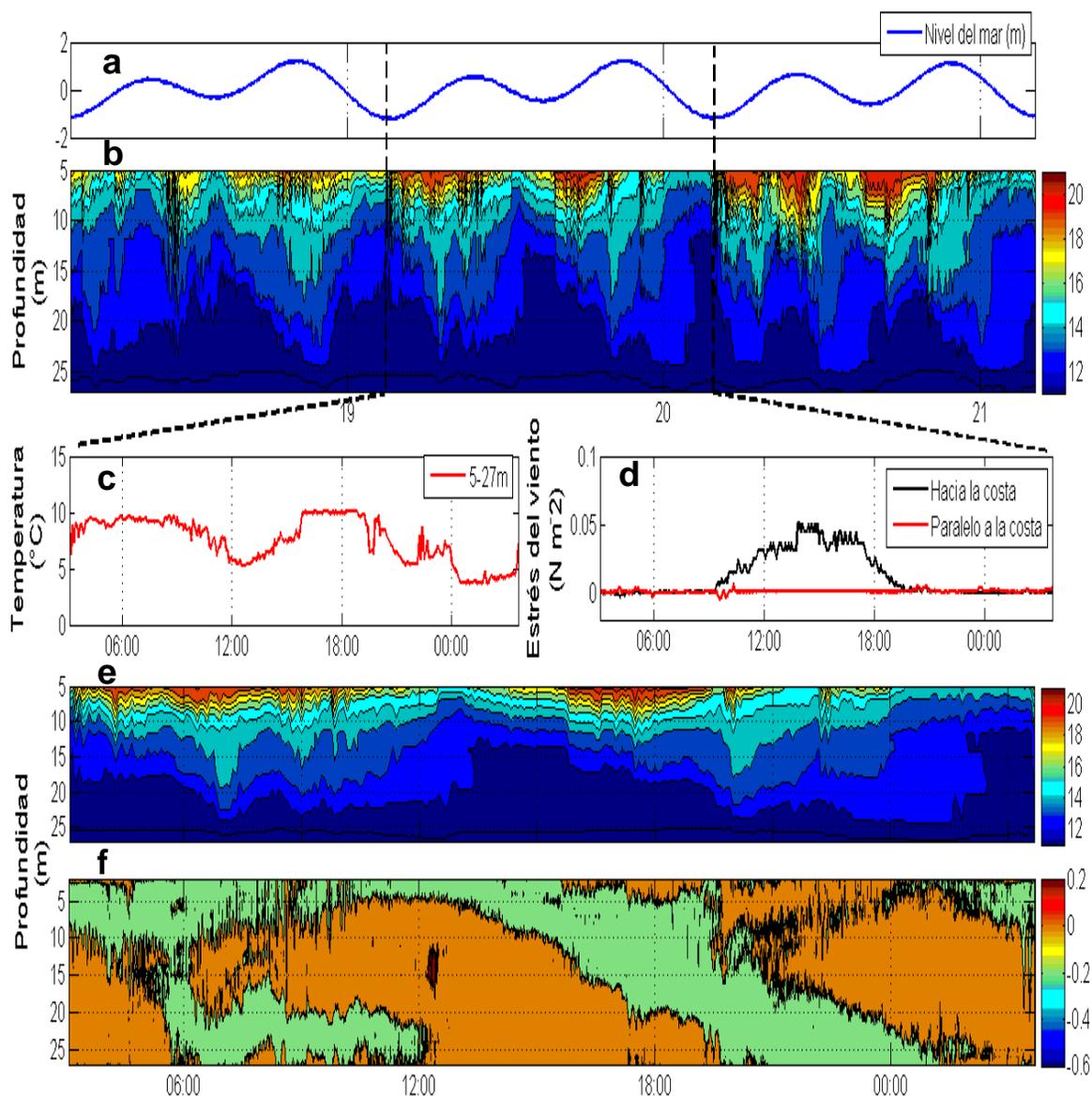


Figura 10. Relación temporal entre (a) nivel del mar y (b) distribución vertical de la temperatura desde el 18 (2:30 h) al 21 (4:14 h) de agosto del 2009. Se muestra una ampliación cuando tuvo lugar un evento individual de asentamiento del 19 (3:05 h) al 20 (3:40 h) de agosto para (c) la diferencia de temperatura entre los 5 y 27 m de profundidad, (d) los componentes del estrés del viento, (e) el perfil vertical de la temperatura y (f) el perfil vertical de las corrientes en su componente perpendicular a la costa. Las líneas verticales punteadas indican el evento individual. Los registros de termistores y las mediciones de las corrientes fueron realizadas en la posición L05. El intervalo de medición de la temperatura fue de 5 min con termistores en diez profundidades (5, 7, 9, 12, 14, 17, 19, 22, 24 y 27 m).

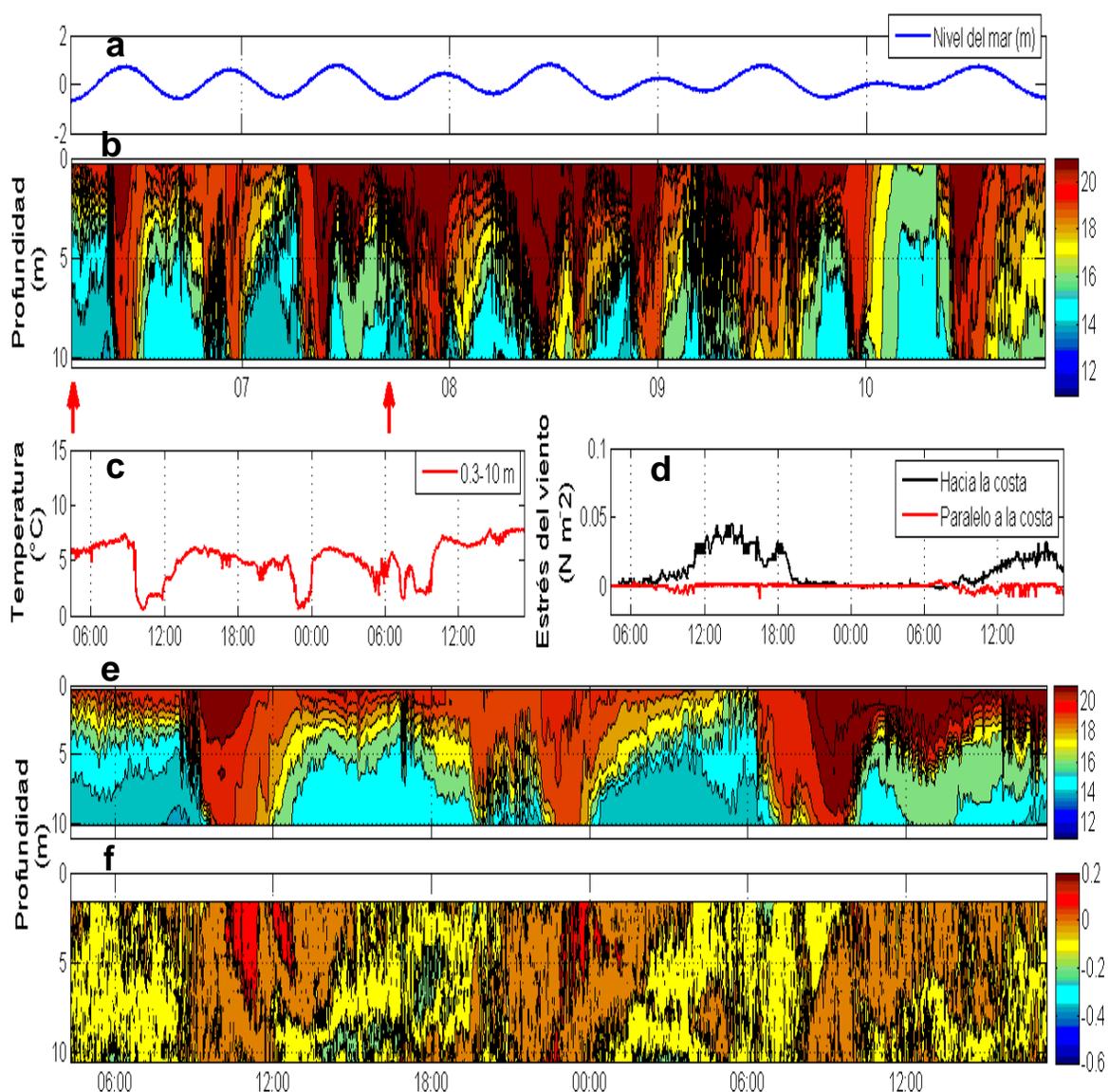


Figura 11. Relación temporal entre (a) nivel del mar y (b) distribución vertical de la temperatura desde el 6 (4:18 h) al 10 (22:42 h) de septiembre del 2009. Se muestra una ampliación cuando tuvo lugar un evento individual de asentamiento del 6 (4:18 h) al 7 (17:21 h) de septiembre para (c) la diferencia de temperatura entre superficie y 10 m, (d) los componentes del estrés del viento, (e) el perfil vertical de la temperatura y (f) el perfil vertical de las corrientes en su componente perpendicular a la costa. Las flechas rojas indican el evento individual. Los registros de termistores y las mediciones de las corrientes fueron realizadas en la posición R5. El intervalo de medición de la temperatura fue de 5 min con termistores a nueve profundidades (0.3, 1, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10 m).

Estrés del viento: Vientos hacia la costa y hacia el sur fueron dominantes en el periodo de estudio (Figura 9, segundo panel). Oscilaciones en la componente perpendicular a la costa (vientos hacia la costa) fueron observadas en periodos de 8 horas. Las oscilaciones alcanzan velocidades máximas de 8 m s^{-1} y pueden ejercer un forzamiento máximo de $\approx 0.1 \text{ N m}^{-2}$ sobre la estratificación de la columna de agua. En la componente paralela a la costa fueron observados vientos predominantes hacia el sur. En el periodo del 25 al 27 de agosto, se observaron velocidades máximas de 6.7 m s^{-1} y un forzamiento máximo de $\approx 0.07 \text{ N m}^{-2}$ en la superficie del océano. Este periodo coincide con el pulso de asentamiento del 25 de agosto; se alcanzaron esfuerzos máximos del viento hacia la costa de 0.06 N m^{-2} a las 15 horas. También se pueden observar eventos esporádicos y de menor intensidad hacia el norte y fuera de la costa, con esfuerzos máximos $\approx 0.014 \text{ N m}^{-2}$, que indicarían la intensificación de la brisa marina.

Campo de corrientes: Desde el 18 de julio hasta el 15 agosto, las fluctuaciones horarias de velocidad en capas superficiales alcanzan una amplitud de 0.25 m s^{-1} en los movimientos predominantes hacia dentro y fuera de la costa (Figura 12), mientras en capas de fondo las principales fluctuaciones fueron en dirección este (hacia la costa y sur-oeste (210 a 240°)) con amplitudes de $\approx 0.24 \text{ m s}^{-1}$. Durante el segundo periodo de medición (18-24 de agosto) se observaron en capas superficiales movimientos principalmente hacia fuera de la costa, con amplitudes entre 0.2 y 0.35 m s^{-1} ; mientras en capas profundas se observaron movimientos de menor amplitud ($< 0.2 \text{ m s}^{-1}$) principalmente hacia la costa. Para el último periodo, del 4 al 11 septiembre, la amplitud de las corrientes horarias es menor en comparación al periodo anterior, alcanzando máximos de 0.2 m s^{-1} . En la capa superficial se observaron movimientos principalmente hacia la costa mientras en capas profundas los movimientos son en dirección sur. Este periodo coincide con 8 días de altos pulsos de asentamiento (>2 desviaciones estándar, ver Figura 4) y podrían indicar una advección de larvas en ambos componentes, hacia la costa y de sitios en el norte.

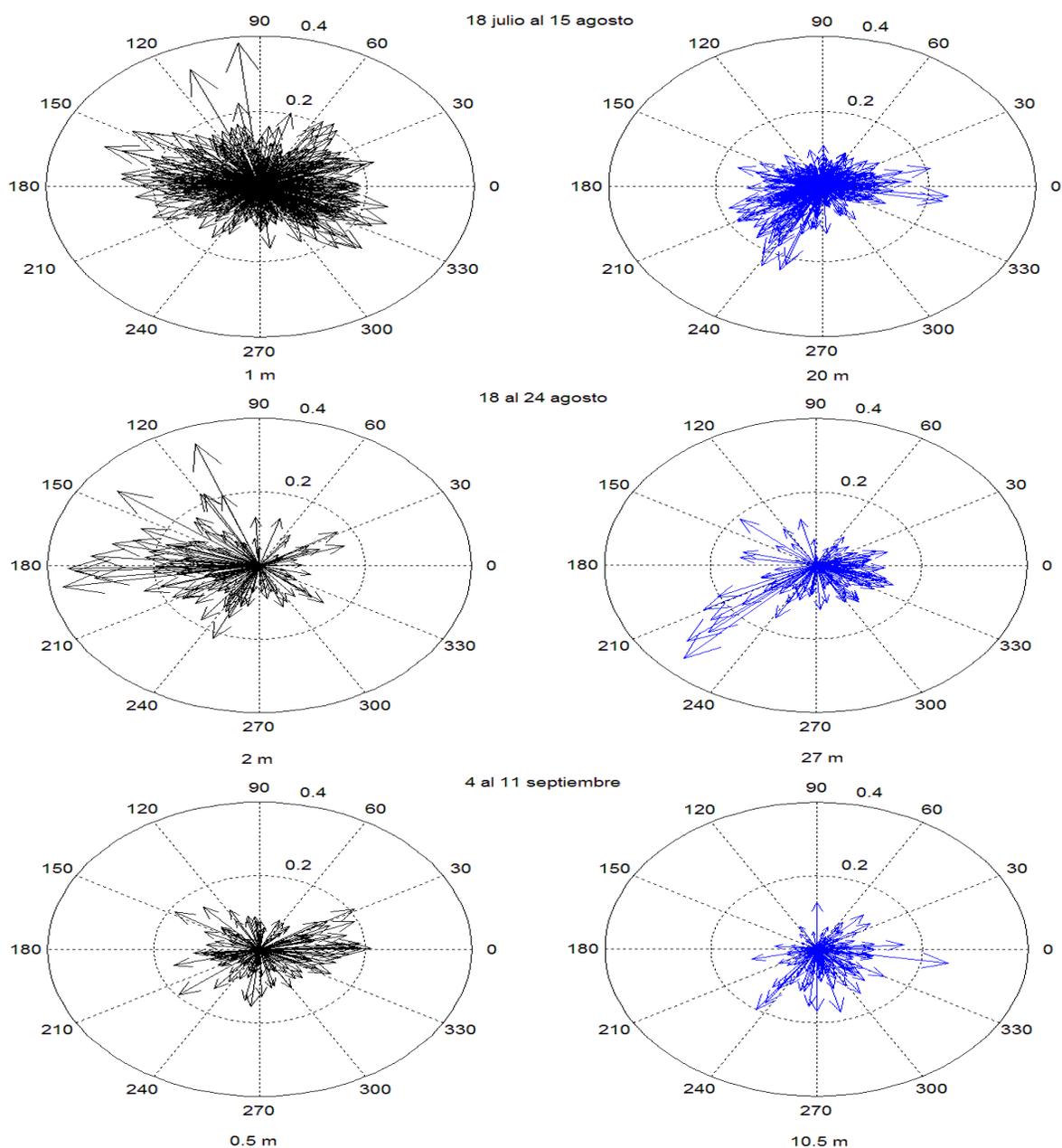


Figura 12. Orientación de las corrientes horarias durante los periodos de medición. Los datos fueron rotados en relación al ángulo que maximiza la varianza. El primer panel muestra las corrientes a 1 y 20 m de profundidad para el periodo del 18 de julio al 15 de agosto. En el segundo panel se muestra del 18 al 24 agosto a 2 y 27 m; y en el tercer panel para 0.5 y 10.5 m de profundidad en el periodo del 4 al 11 de septiembre. La rotación se hizo a partir del eje x y fue diferente en cada periodo de medición (-18 , -43 y -6° respectivamente).

La componente vertical de la velocidad fue un orden de magnitud menor que las velocidades horizontales. Para el 18 julio al 15 agosto se registraron valores hasta de 9.9 mm s^{-1} , del 17 al 24 de agosto de 11.1 mm s^{-1} y del 4 al 11 de septiembre de hasta 28 mm s^{-1} . Por lo tanto, para observar estas oscilaciones, los datos de la componente vertical $W_z(t)$ fueron recalculadas como desplazamientos verticales utilizando el algoritmo de Plata y Filonov (2007):

$$\zeta_z(t) = \int W_z(t)dt \quad (7)$$

Se utilizó la serie de desplazamientos verticales en el nivel de la termoclina para analizar las oscilaciones durante los periodos de medición (Figura 13). Este nivel es conocido como la guía de movimientos internos (Pineda et al. 2009) y sus desplazamientos nos indicarían cambios en la posición de los organismos producidos por el paso de ondas internas. Aunque la ubicación del ADCP era diferente en los tres periodos de medición, se observaron grandes desplazamientos verticales para el 17 al 24 de agosto (ADCP ubicado a 1600 m de la costa), alcanzando máximos de 6.5 m; para los otros periodos se registraron valores máximos de 4 m (julio-agosto) y 3.6 m (septiembre). Aunque se observaron desplazamientos de la termoclina diariamente durante los periodos de medición, los días con pulsos de asentamiento larval coincidieron con la intensificación de los desplazamientos verticales.

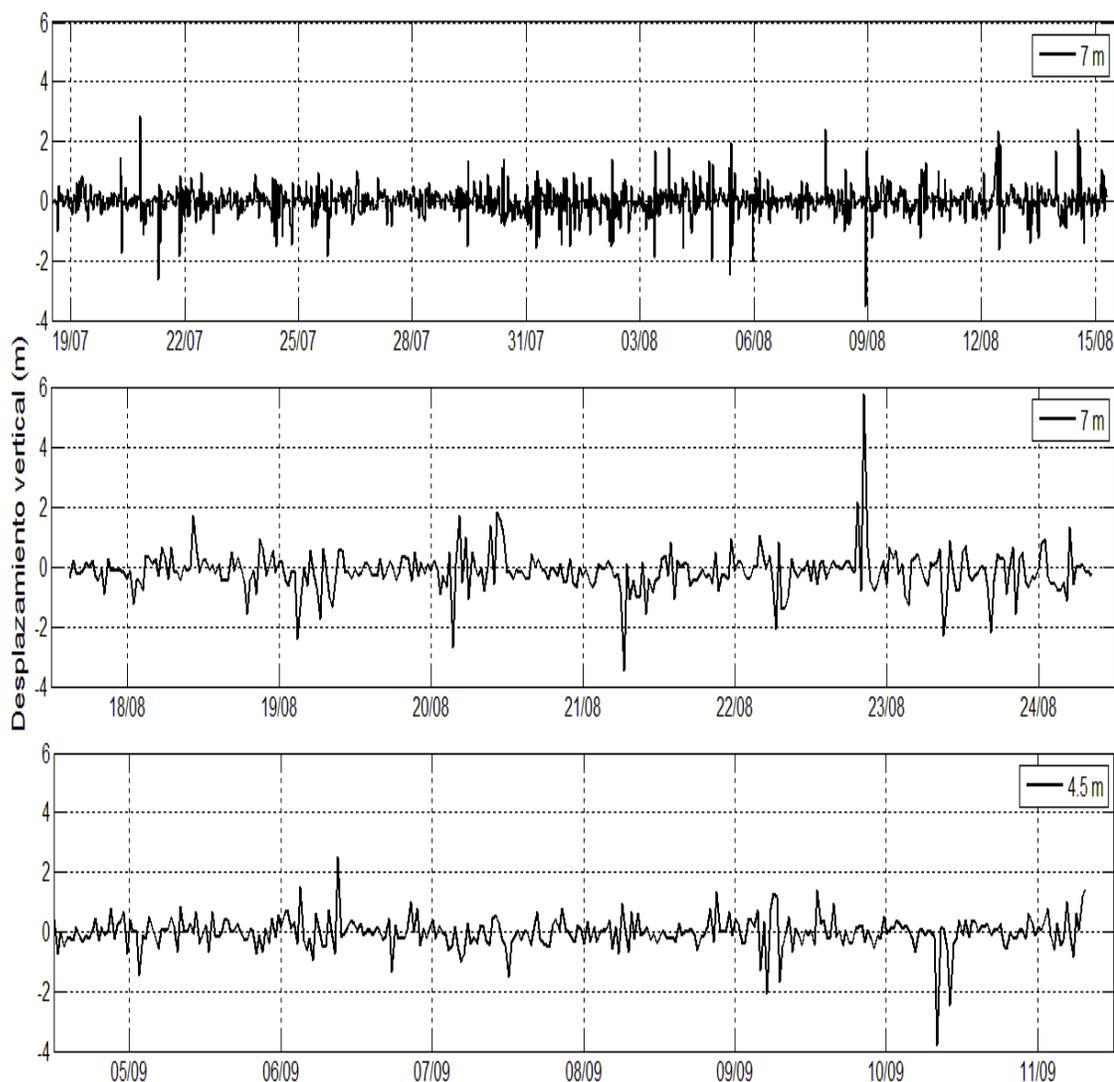


Figura 13. Desplazamientos verticales de la termoclina durante los tres periodos de medición con el ADCP: del 18 julio al 15 agosto (panel superior), del 17 al 24 agosto (panel medio) y del 4 al 11 de septiembre (panel inferior). Los datos fueron obtenidos a partir de las fluctuaciones de la componente vertical de las corrientes (w), recalculadas como desplazamientos verticales en función del tiempo. Las profundidades mostradas corresponden a la termoclina.

Cuantificación de la relación temporal entre la abundancia de larvas asentadas y la intensidad del forzamiento físico: Los resultados sugieren que la intensidad del asentamiento está relacionada con la intensidad del forzamiento físico. La magnitud de la tasa de asentamiento en los tres sitios se correlacionó con la

magnitud de los cambios de temperatura, aunque en diferentes capas. El asentamiento en SM estuvo correlacionado significativamente con cambios de temperatura a 7 y 5 m de profundidad ($r_s=0.20$, $p<0.015$) y con cambios en estratificación a 6 m ($r_s=0.21$, $p=0.010$), profundidades indicativas de la termoclina (Figura 14 y 15). El asentamiento en Tres Ms (3M) también fue correlacionada con cambios en temperatura y estratificación, pero solo en las capas por debajo de la termoclina-picnoclina, en capas de ≥ 12 m ($r_s < 0.28$, $p < 0.017$) (Tabla III). En BILL la magnitud de la tasa de asentamiento fue asociada significativamente con la magnitud de cambios en temperatura a 19 ($r_s = 0.16$, $p=0.038$) y 17 m ($r_s = 0.18$, $p = 0.025$), pero no con la estratificación para ninguna de las capas evaluadas.

Tabla III. Resultados de la correlación de Spearman para los tres sitios de estudio. Las correlaciones fueron hechas entre el asentamiento y los índices de cambios de temperatura y el cuadrado de la frecuencia de flotabilidad (N^2) integrado en el tiempo de muestreo. Se marcan en rojo los coeficientes de correlación y su probabilidad asociada que fueron significativos ($\alpha < 0.05$).

Interacción	Tasas de asentamiento					
	SM		BILL		3M	
	rs	p	rs	p	rs	p
Δ Temperatura-5 m	0.20	0.015	0.05	0.550	-0.13	0.108
Δ Temperatura-7 m	0.20	0.013	0.06	0.434	-0.08	0.305
Δ Temperatura-9 m	0.05	0.545	0.07	0.375	0.05	0.497
Δ Temperatura-12 m	0.12	0.129	0.15	0.065	0.22	0.005
Δ Temperatura-14 m	0.06	0.445	0.14	0.079	0.26	0.001
Δ Temperatura-17 m	0.01	0.891	0.18	0.025	0.21	0.009
Δ Temperatura-19 m	0.02	0.842	0.16	0.038	0.27	<0.001
Δ Temperatura-22 m	0.07	0.393	0.14	0.069	0.25	<0.002
Δ Temperatura-24 m	0.07	0.385	0.12	0.133	0.19	0.017
Δ Temperatura-27 m	0.03	0.722	0.11	0.214	0.28	<0.002
ΔN^2 -6 m	0.21	0.010	0.12	0.121	-0.15	0.053
ΔN^2 -10.5 m	0.02	0.779	0.06	0.481	0.06	0.428
ΔN^2 -15.5 m	-0.04	0.590	0.06	0.462	0.20	0.013
ΔN^2 -20.5 m	-0.03	0.711	0.11	0.187	0.29	<0.001
ΔN^2 -23 m	0.03	0.695	0.12	0.123	0.25	0.001

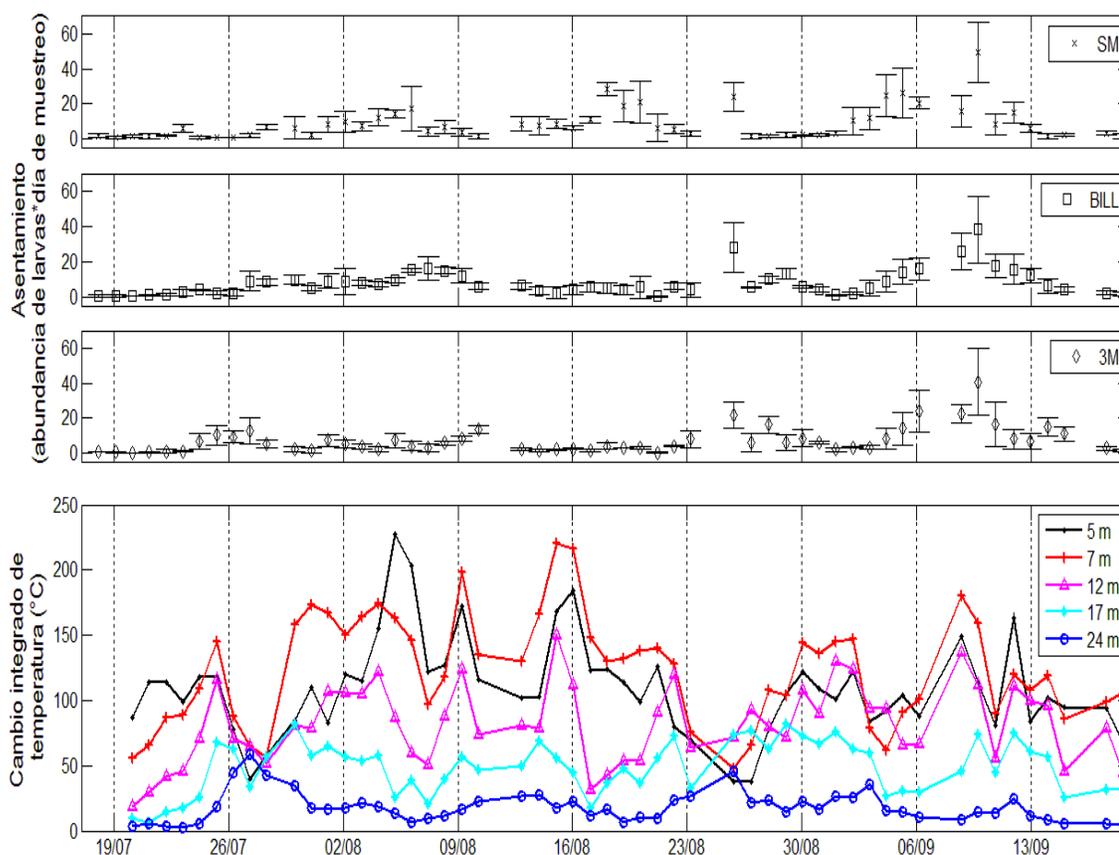


Figura 14. Relación temporal del número de larvas asentadas y los cambios de temperatura (acumulados) en la columna de agua. Los tres primeros paneles muestran la tasa de asentamiento para San Miguel (SM), Billboards (BILL) y Tres Ms (3M). El asentamiento está expresado como la abundancia promedio (\pm desviación estándar) de larvas cypriis y juveniles asentados ($N=12$) dentro de cada sitio durante el día de muestreo. En el último panel se muestran los cambios de temperatura para las profundidades en donde se encontraron correlaciones significativas con el asentamiento. Los cambios de temperatura cada 5 min fueron integrados para el día de muestreo. La termoclina se ubicó a 7 m de profundidad.

En cuanto a los vientos, solo en una de los sitios (BILL) se encontró una correlación significativa con el asentamiento. Incrementos en el esfuerzo del viento hacia la costa ($r_s= 0.17$, $p=0.033$) y hacia el norte ($r_s= 0.18$, $p=0.022$) fueron relacionados con el cambio temporal en la tasas de asentamiento en BILL. Para SM y 3M las correlaciones entre el viento y los asentamientos no fueron significativas ($p>0.050$). Durante el periodo de muestreo se puede observar el dominio de esfuerzos netos del viento en dirección hacia la costa. En el periodo

del 25 al 29 de agosto, se observaron esfuerzos netos intensificados en dirección sur y coincidieron con una reducción del estrés neto hacia la costa (Figura 16).

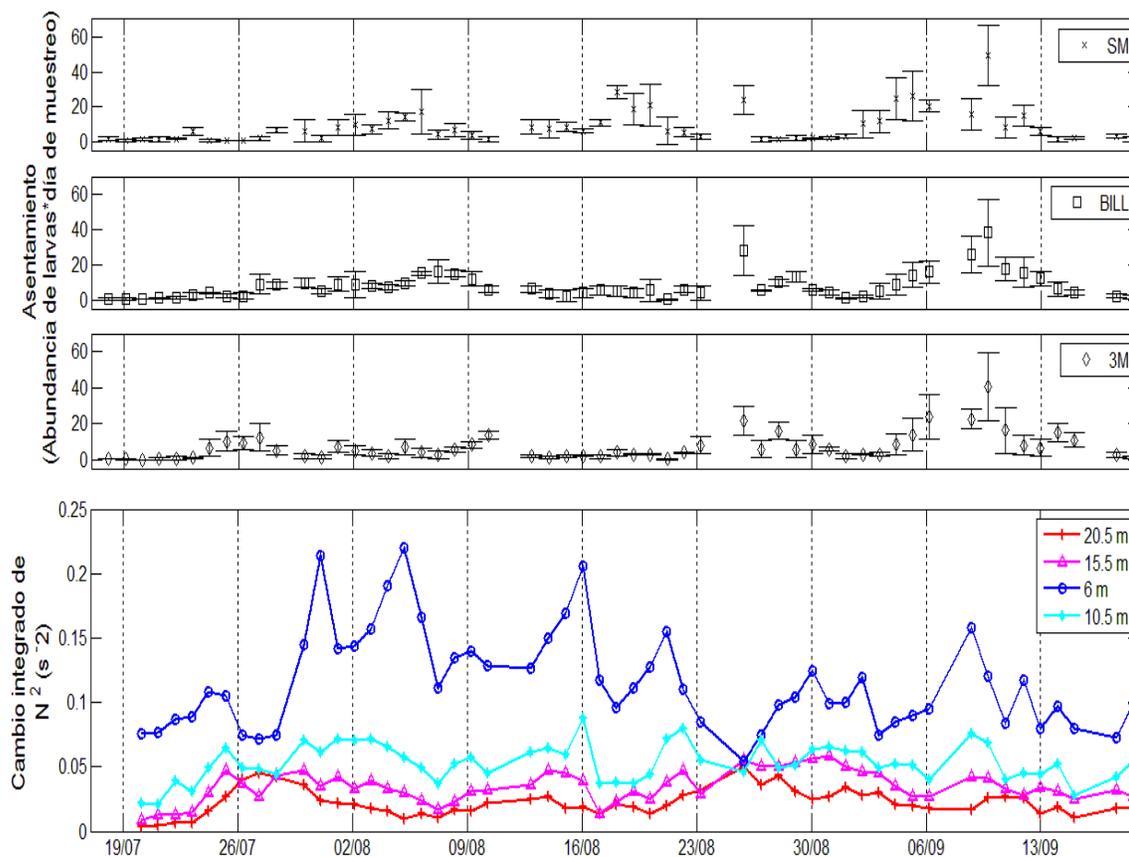


Figura 15. Relación temporal del número de larvas asentadas y los cambios de estratificación en la columna de agua. Los tres primeros paneles muestran la tasa de asentamiento para San Miguel (SM), Billboards (BILL) y Tres Ms (3M). El asentamiento está expresado como la abundancia promedio (\pm desviación estándar) de larvas cpris y juveniles asentados ($N=12$) dentro de cada sitio durante el día de muestreo. En el último panel se muestra los cambios acumulados en estratificación para las capas de 20.5, 15.5, 10.5 y 6 m de profundidad. Los cambios en estratificación cada 5 min fueron integrados para el día de muestreo. La pycnoclina se encontró a 6 m de profundidad.

En resumen, los pulsos de larvas de *Chthamalus* asentadas en SM estuvieron relacionados con la intensidad de las fluctuaciones de temperatura y estratificación por encima de la termoclina. En 3M se relacionaron con cambios de temperatura y estratificación en capas por debajo de 12 m, y en BILL con cambios de

temperatura de capas profundas pero no con la estratificación de la columna de agua. También en BILL, se relacionó la magnitud en las tasas de asentamiento con la magnitud del estrés del viento.

Las corrientes en los sitios de muestreo fueron diferentes para los tres periodos de medición con el ADCP, pero se aprecia que tuvieron un comportamiento inverso al viento, con flujos netos predominantemente hacia fuera de la costa en toda la columna de agua y en dirección norte (Figura 17). Cuando contrastamos los tres periodos de medición de corrientes, el asentamiento pareciera incrementarse cuando tenemos flujos del sur y hacia la costa.

Tabla IV. Resultados de la correlación de Spearman para los tres sitios de estudio, entre el asentamiento y los índices del flujo neto de las corrientes en ambos componentes, perpendiculares y paralelos a la costa. Las correlaciones solo incluyeron datos de ADCP registrados del 18 julio al 15 de agosto. Se marcan en rojo los coeficientes de correlación y su probabilidad asociada cuando fueron significativos ($\alpha < 0.05$).

Interacción	Tasas de asentamiento					
	SM		BILL		3M	
	rs	p	rs	p	rs	p
Flujo neto hacia la costa						
1. Capas superficiales	-0.40	0.056	-0.06	0.768	0.54	0.007
2. Capas profundas	-0.49	0.016	-0.35	0.096	0.06	0.788
Flujo neto hacia el norte						
1. Capas superficiales	0.36	0.086	0.08	0.704	0.08	0.727
2. Capas profundas	0.55	0.005	0.13	0.540	-0.54	0.007

Las correlaciones Spearman, realizadas solo para el periodo del 18 de julio al 15 de agosto, indicaron fluctuaciones en las componentes de velocidad de las corrientes relacionadas con el asentamiento en dos de los tres sitios (Tabla IV). Para SM el asentamiento larval se incrementó cuando hubo flujos en capas profundas reducidos en magnitud con dirección fuera de la costa y en dirección norte de la línea de costa. Para 3M se observó que el asentamiento se incrementó

cuando existen flujos en superficie que van hacia la costa y con flujos en capas profundas hacia el sur. Sin embargo, para BILL no se encontró ninguna correlación significativa. Igualmente, los incrementos en las fluctuaciones de la componente vertical (W) no fueron asociados con las tasas de asentamiento en BILL ($r_s=0.12$, $p=0.228$), pero si en SM ($r_s=0.40$, $p<0.001$) y 3'M ($r_s=0.25$, $p=0.013$).

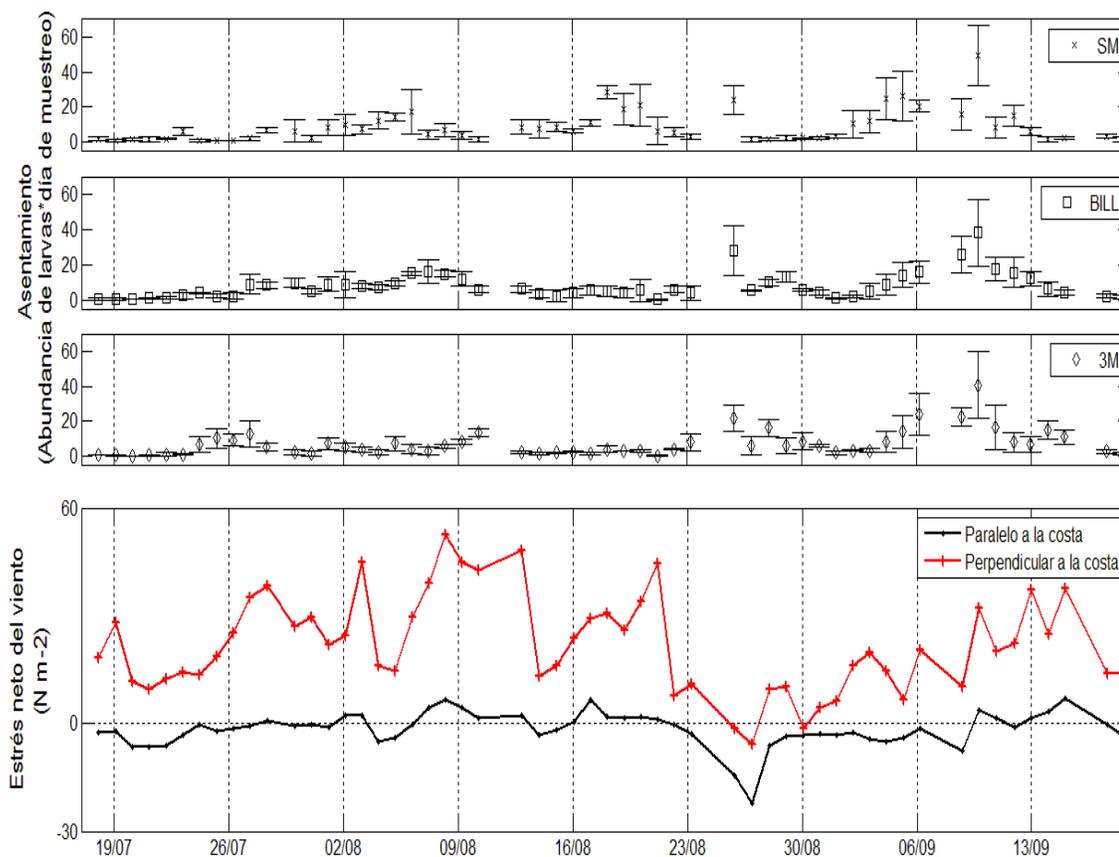


Figura 16. Relación temporal del número de las larvas asentadas y los cambios en el esfuerzo del viento. Los tres primeros paneles muestran la tasa de asentamiento para San Miguel (SM), Billboards (BILL) y Tres Ms (3M). El asentamiento está expresado como la abundancia promedio (\pm desviación estándar) de larvas cypis y juveniles asentados ($N=12$) dentro de cada sitio durante el día de muestreo. En el último panel se muestran los cambios en el estrés del viento: en el componente perpendicular a la costa los valores positivos indican esfuerzos netos hacia la costa y negativos fuera de la costa. Para el componente paralelo a la costa, valores positivos indican esfuerzos hacia el norte y negativos hacia el sur.

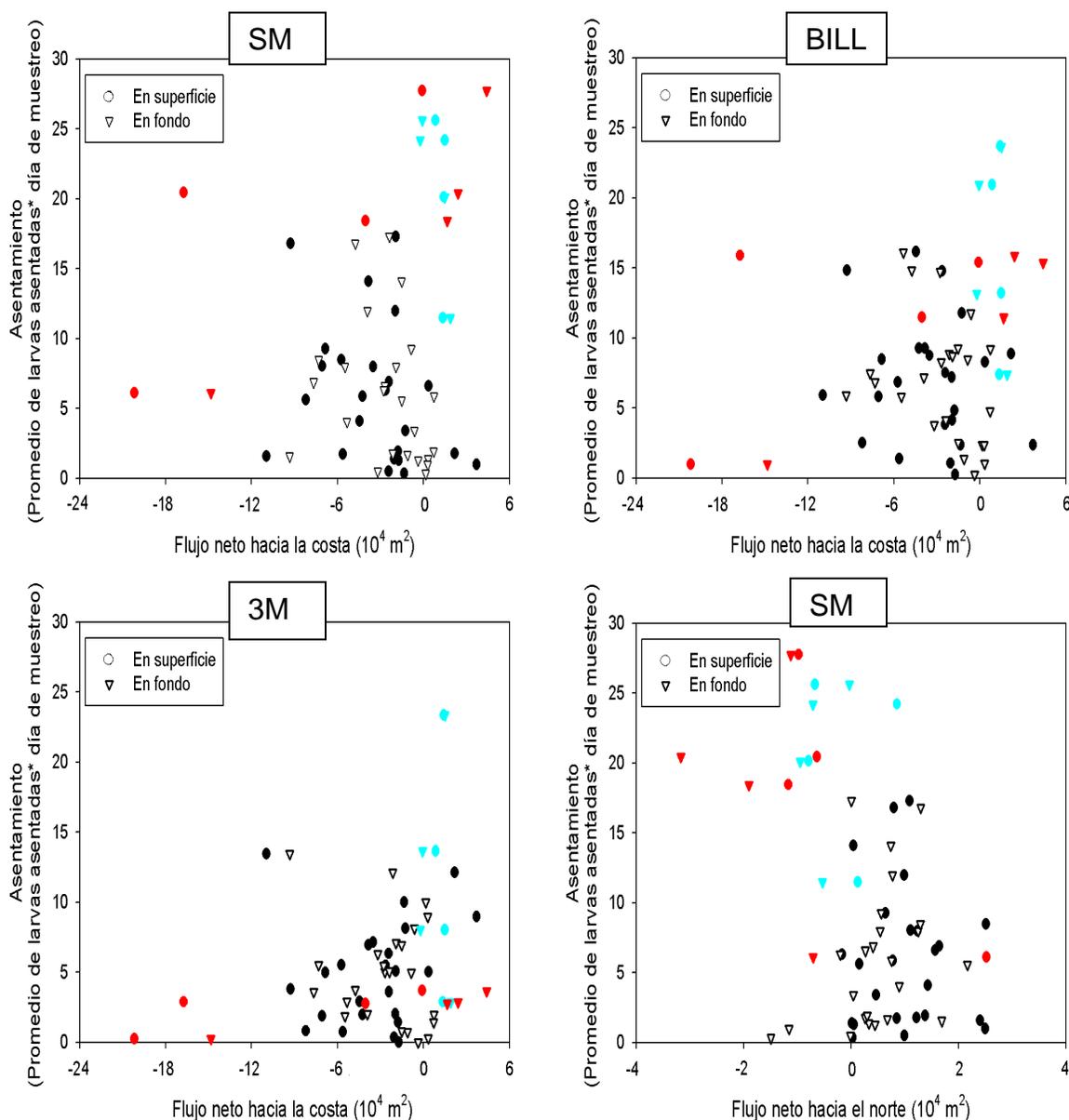


Figura 17. Relación entre las larvas asentadas y los cambios en las corrientes. Los cuadros muestran la abundancia del asentamiento durante cada día de muestreo para San Miguel (SM), Billboards (BILL) y Tres Ms (3M). En los tres primeros paneles se observan los cambios en el flujo neto de la corriente hacia dentro o fuera de la costa. Los valores positivos indican flujo neto hacia la costa y los negativos fuera de la costa. En el último panel se muestran los flujos netos perpendiculares a la costa, en donde la parte positiva indica advección de aguas hacia el norte y la negativa, advección hacia el sur. Los colores de los símbolos representan los periodos de medición con el ADCP: del 18 julio al 15 agosto, (negro); del 18 al 24 agosto (azul) y del 4 al 11 de septiembre (rojo).

DISCUSIÓN

En este estudio encontramos que el asentamiento de las larvas del cirripedio *Chthamalus* ocurrió en forma sincrónica y espacialmente heterogénea en escalas de 2 km, con un mayor asentamiento cuando hubo mayor cambio de temperatura en la columna de agua. La sincronía del asentamiento entre sitios y la asociación con cambios de temperatura fuera de la costa para cada sitio, sugiere un proceso de transporte que al menos abarca la escala espacial de muestreo (> 2 km de la línea de costa). Los cambios abruptos de temperatura, con una mayor intensidad durante días de pulsos de asentamiento, y su correlación con el asentamiento sugieren que las ondas internas juega un papel importante como mecanismo de transporte de las larvas hacia la costa. El bombeo por ondas internas causa cambios abruptos en temperatura en la plataforma (Shanks y Wright 1987, Pineda 1991, 1995, 1999, Pineda et al. 2009, Vargas et al. 2004, McPhee-Shaw et al. 2007, Plata y Filonov 2007, Cudaback y McPhee-Shaw 2009), que pueden abarcar el espacio a lo largo de la costa de los tres sitios (Jackson y Apel 2004, Nash y Moum 2005). Las ondas internas han sido implicadas como mecanismo importante en el transporte de los cirripedios (Shanks 1986, Shanks y Wright 1987, Pineda 1994, 1999, Pineda y López 2002, Ladah et al. 2005) y este estudio concuerda con lo encontrado por los anteriores trabajos.

Las ondas internas tienden a ocurrir en el tercer y primer cuarto de luna en comparación a los días alrededor de luna llena y nueva (Pineda 1995). Son originadas por la interacción de las corrientes de marea con la batimetría y necesitan una columna de agua estratificada para su propagación hacia la costa (Pineda et al. 2009). Un incremento en el asentamiento durante un periodo particular del ciclo lunar, puede ser un indicativo de que los mecanismos de transporte hacia la costa están siendo forzados y originados por el efecto de la marea (Pineda 1994, 1995, Shanks 1986, 2009, Ladah et al. 2005). En este

estudio se encontró una ocurrencia del asentamiento relacionado con el tercer cuarto de luna, apoyando la idea de que las ondas internas son el mecanismo de transporte en esta región. Las ondas internas generadas durante mareas vivas, al ser de mayor amplitud que las originadas en mareas muertas, pueden romper y disiparse en sitios fuera de la costa o en las zonas de generación (Pineda 1995). Las ondas internas generadas durante mareas muertas, de menor amplitud, pueden alcanzar la costa mostrando una mayor actividad de ondas internas que llegan a la costa que durante periodos de mareas vivas (Moum et al. 2008). Obviamente esta relación con la luna también puede resultar de la presencia de larvas competentes (cipris) y listas para asentarse durante este periodo de ciclo lunar. No tenemos datos detallados de la relación entre la reproducción de los adultos (desove) con el ciclo lunar, ni sabemos cuando las larvas competentes están disponibles en la columna de agua en esta área. Estudios realizados frente a California sugieren la presencia de cipris en los meses de marzo a septiembre (ej. Pineda y López 2002, Ladah et al. 2005, Tapia y Pineda 2007), con individuos que alcanzan la madurez sexual después de 2 meses del asentamiento (Hines 1978).

Aunque se encontró un patrón de asentamiento sincrónico entre los sitios, la magnitud de algunos pulsos de asentamiento fue significativamente heterogénea espacialmente. Un factor que puede provocar variabilidad en el asentamiento es la heterogeneidad del acervo de larvas en la columna de agua. Por ejemplo, el acervo de larvas competentes puede ser heterogéneo en su distribución horizontal y vertical a lo largo de distancias pequeñas (Tapia y Pineda 2007, Tapia et al. 2010, Shanks y Shearman 2009). Esta heterogeneidad o distribución parchada en el plancton puede explicar la variabilidad en las tasas de asentamiento encontrada en este estudio. Si el mecanismo de transporte es constante a lo largo de la costa, pero el acervo está parchado, el mecanismo causaría un asentamiento heterogéneo (ver Figura 18, hipótesis b). También el crecimiento de las larvas puede ser variable durante el ciclo de vida (Sponaugle et al. 2006, Jenkins y King

2006,) y/o puede haber depredadores dentro de los mantos de macroalgas (ej. juveniles de *Sebastes* spp.), los cuales pueden afectar la densidad poblacional (Gaines y Roughgarden 1987) y producir un acervo de larvas competentes heterogéneo en espacio y tiempo. Las larvas también pueden ser advectadas por interacción con corrientes paralelas a la costa, por oleaje y otros procesos de mayor escala. Además se sabe que las larvas cypriis pueden cambiar su posición vertical, encontrando capas de agua más frías que en la superficie, creando diferencias en edad o en condición larval y competencia (Miller et al. 1989, Pineda et al. 2006). Todos estos factores pueden interactuar entre sí para resultar en un acervo heterogéneo a lo largo de la costa. Sin embargo, Rilov et al. (2008) documentó la homogeneidad del acervo de larvas de un mejillón a lo largo de varios kilómetros de la costa.

En el asentamiento entre los sitios, el patrón de heterogeneidad espacial más común encontrado fue que San Miguel, punta expuesta al oleaje, tenía más larvas cypriis del género *Chthamalus* asentados en relación a Billboards, dentro de una bahía. Ladah et al. (2005) también encontró más larvas cypriis asentadas en sitios más expuestas al oleaje en comparación a sitios protegidos, separados por solo 300 m de línea de costa. Recientemente en la literatura se muestra que sitios de mayor tasa de intercambio de agua (ej. 'zonas de surf', zonas de oleaje fuerte y con olas de pendientes altas) tienen mayor asentamiento (Shanks et al. 2010). Aparte, Schiel (2004) sugiere que los invertebrados filtradores son más abundantes en zonas expuestas, hasta un orden de magnitud más abundantes que en zonas protegidas, debido a que la generación de turbulencia en la columna de agua incrementa las tasas de encuentro del alimento con sus consumidores. Si la densidad de adultos reproductivos es mayor en San Miguel, debido a una mayor oferta de alimento, podría resultar en mayor número de larvas producidas en San Miguel; aunque no se midió la densidad de adultos en este estudio, ni el efecto de depredación. Sin embargo, para que eso sea reflejado en un mayor asentamiento en San Miguel, tendría que existir un mecanismo de retención muy cercano a la

costa que durara al menos las 2 semanas de vida planctónica de la larva para llegar a un estado competente.

Otra posibilidad, y tal vez la más probable, es que la intensidad del mecanismo forzante puede ser amplificado o modulado en alguna forma, por la batimetría, las corrientes, la circulación y el oleaje en la parte norte de la bahía, que aumentaría el asentamiento en San Miguel. Se desconoce como la turbulencia generada en la zona de alta dinámica ('zona de surf') puede interactuar con las ondas internas pero se ha sugerido que este sitio puede ser una barrera final al asentamiento cuando no hay mucho intercambio de agua por oleaje (Rilov et al. 2008, Shanks et al. 2010). Hay evidencia también de que la circulación de mesoescala y la vorticidad de corrientes de baja frecuencia pueden cambiar la energía de movimientos baroclínicos como ondas internas (Lerczak et al. 2001). Debido que San Miguel está en la parte más al norte de la bahía y que las ondas internas se originan en Salsipuedes (Ladah et al. in prep, Filonov et al. in prep), la ubicación más al norte y expuesta al oleaje podría interactuar con otros factores causando que el acervo de larvas se acumule cerca a San Miguel, o que el transporte sea mayor allí por las razones sugeridas arriba; o las dos cosas. Sin embargo, la mayor incógnita de este trabajo es como se distribuye espacialmente el acervo larvario.

Estudios preliminares del acervo de larvas en el área de San Miguel mostraron, en días que ocurre uno de los pulsos de asentamiento (19 y 20 de agosto), que había pocas larvas cypriis cerca a la costa y la mayoría estaban aún en estadios naupliarios (Lievana, en prep). Tapia y Pineda (2007) documentaron una segregación espacial horizontal persistente de estadios naupliarios y cypriis en aproximadamente 1.1 km de la línea de costa. Ellos encontraron que la ubicación y abundancia de las cypriis es cercana a la costa en relación a estados naupliarios tardíos, encontrados fuera de la costa. Por su parte, Rilov et al. (2008) nunca encontró una relación lineal entre la cantidad de larvas competentes de un mejillón

cerca a la costa en el plancton y el número de larvas asentadas en la costa. Estos datos recientes sugieren que se sabe realmente poco acerca del acervo de larvas, y que posiblemente sea más consistente y menos parchado que lo que inicialmente se pensaba.

El modelo conceptual (Figura 18) muestra como las diferencias en el acervo larval, ó en el transporte hacia los sitios de asentamiento por los mecanismos físicos, puede provocar variaciones significativas en la cantidad de larvas que se entregan a los sitios (Pineda 2000, Rilov et al. 2008). Estas tres hipótesis podrían explicar los patrones espaciales en el asentamiento encontrados durante el estudio. En la hipótesis A, tenemos un acervo de larvas homogéneo en la columna de agua y un mecanismo físico de transporte que no varía significativamente en las escalas espaciales de este estudio (< 2 km). La interacción de estos dos procesos causaría un asentamiento de igual magnitud en sitios diferentes en la costa. Esta hipótesis podría explicar 8 de 13 pulsos de asentamiento en los que se encontró homogeneidad en las tasas de asentamiento para los tres sitios muestreados en el presente estudio (Figura 18). Las hipótesis B y C indican una variación en el acervo de larvas en el plancton y en el mecanismo físico de transporte; podrían explicar los otros 5 pulsos de asentamiento encontrados en este estudio. Las hipótesis B y C, consideran un acervo larval homogéneo en el plancton y un mecanismo físico que varía en escalas espaciales pequeñas (< 1 km), ó un acervo larval heterogéneo a una escala espacial pequeña (< 1 km). Sin embargo, una de las grandes incógnitas en este trabajo fue la posición y variación espacial y temporal del acervo de larvas, y cómo varía el mecanismo de transporte en escalas espaciales menores.

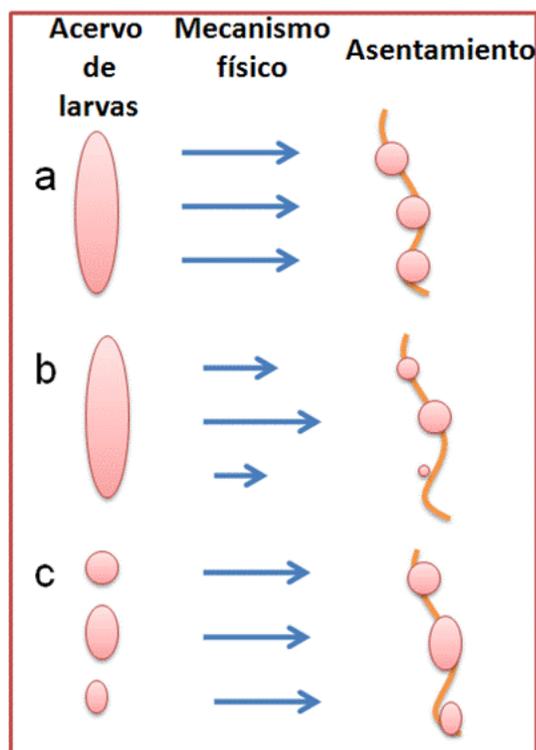


Figura 18. Hipótesis para explicar los patrones de asentamiento encontrados en los tres sitios (SM, BILL y 3M) durante los 13 pulsos de asentamiento. La línea de costa es representada con una línea anaranjada en la parte derecha del gráfico. La hipótesis A, considera un acervo de larvas homogéneo en la columna de agua y un mecanismo físico que transporta las larvas a los sitios de asentamiento sin variación en escalas espaciales <2 km. La hipótesis B, también parte de un acervo homogéneo pero el mecanismo varía en escalas espaciales pequeñas (<1 km), provocando variabilidad en el asentamiento en la costa. Y en la hipótesis C, el acervo heterogéneo a una escala espacial pequeña (<1 km) igualmente provoca variación espacial en el asentamiento en la costa. Las flechas azules en el gráfico indican homogeneidad (flechas de igual tamaño) o variación espacial (flechas con diferente tamaño) en el mecanismo físico de transporte. (Ideas adaptadas de Rilov et al. 2008)

Los vientos también podrían causar los cambios en la temperatura del agua y pueden estar actuando en conjunto con las ondas internas (Pidgeon y Winant 2005, McPhee-Shaw et al. 2007). Sin embargo, los vientos tienen una señal diaria, mientras que los espectros de poder para los datos de temperatura mostraron fluctuaciones con picos de varianza significativa en ciclos de 12.4 y 6.2 horas. Si las ondas internas fueran forzadas por el estrés del viento, los espectros de poder

hubieran mostrado picos significativos en periodos de 24 horas. Sabemos que no puede existir una onda interna que viaje libremente en estas latitudes a esta frecuencia (movimientos en periodos de 24 horas son sub-inerciales en estas latitudes). Las fluctuaciones de temperatura en este estudio fueron asociadas con periodos de la marea semidiurna lunar (M2) y su interacción no lineal (M4) (Emery y Thompson 2001), otra evidencia de que los cambios de temperatura medidos fueron forzados por la marea.

En los tres sitios se encontró una relación temporal entre la abundancia de larvas asentadas y los cambios de temperatura en la columna de agua, aunque esta relación ocurrió a diferentes profundidades. Este resultado era inesperado debido a que usamos la misma línea de termistores fuera de la costa para todos los análisis (ver Figura 2b, línea L05). Esto puede ser debido a diferentes derivados de la misma onda interna, los cuales se pueden separar en zonas de convergencia ('slicks') en la superficie o en macareos internos ("bores") afectando aguas profundas. Sabemos que la respuesta en la concentración de los organismos al forzamiento por ondas internas puede variar a través de la columna de agua (Lennert-Cody y Franks 1999), y con la presencia de derivados.

Por ejemplo, la intrusión de la onda interna hacia la costa puede ser observada en periodos de varias horas con temperaturas que alcanzan valores muy similares a los registrados en superficie ($\Delta T < 1^\circ\text{C}$). Esto no indica un proceso de mezcla, sino homogenización de la columna de agua por la entrada del frente frío hacia la superficie afectando toda la columna de agua. Estas fluctuaciones sugieren la presencia de flujos de gravedad o macareos internos derivados de ondas internas (Vargas et al. 2004). Si las larvas cypis de balanos fueran más abundantes en el fondo (Dudas et al. 2009, Tapia et al. 2010), la intrusión hacia superficie del macareo ('bore') puede provocar que las larvas cypis cambien su posición en la columna de agua. La flotabilidad negativa de las cypis y su intento por compensar

los cambios de densidad resulta en que las larvas siguen la distribución de la picnoclina durante estos eventos (Tapia et al. 2010).

En superficie también se han observado derivados de la actividad de ondas internas, como flujos de convergencia superficial que acumulan una gran cantidad de partículas suspendidas ('slicks') (Shanks 1983). En un perfil vertical, el paso de las ondas internas atrapadas en la termoclina, origina un gradiente en concentración de las larvas asociado con el flujo de gravedad en el fondo y la zona de convergencia en superficie. Lennert-Cody y Franks (1999) indicaron que los cambios en un gradiente de concentración de larvas sobre la termoclina-picnoclina resulta en la acumulación de larvas por el paso de valles de la onda interna, que incrementan y atrapan las larvas en capas superficiales en relación a las capas de fondo.

La actividad de estos derivados de las ondas internas puede indicar la relación entre la magnitud en las tasas de asentamiento en los tres sitios con cambios de temperatura a diferentes profundidades. SM con profundidades de 7 y 5 m (capa indicativa de la termoclina), mientras BILL y 3M en capas por debajo de la termoclina. Sin embargo, también puede sugerir un efecto de la batimetría y geomorfología al acercarse las ondas internas a la costa. El campo de ondas internas puede ser disipado turbulentamente o generar mezcla por la fricción con las topografías accidentadas en superficie o el fondo (Moum et al 2008b), resaltando la importancia de estas características a pequeña escala en la línea de costa. Farrel et al. (1991) y Shanks et al. (2000) sugieren que las larvas de balanos pueden ser retenidas por bahías o irregularidades en la línea de costa, permitiendo altas tasas de asentamiento en estas áreas.

Aunque en esta investigación se encontró una relación con condiciones físicas que sugiere a las ondas internas como el mecanismo de transporte, no se descarta la presencia de otros procesos de mayor escala actuando en la zona (Pineda y

López 2002). Precisamente las series filtradas para la temperatura, dejando solo las fluctuaciones mayores a 1 día, muestran una relación con las anomalías positivas en el nivel del mar durante finales de julio. Los resultados podrían sugerir el efecto de un proceso físico de mayor escala (varios km), como ondas atrapadas en la costa (Pineda y López 2002) ó la presencia de giros (Mateos et al. 2009). Aunque se observaron gradientes verticales en la temperatura y estratificación, el efecto de un relajamiento de surgencia es poco probable debido a que no observamos esfuerzos del viento en dirección norte (vientos de 'downwelling') persistentes por periodos mayores a un día. Cuando observamos estos vientos de hundimiento, del 25 al 27 de agosto y la ocurrencia de vientos con dirección hacia la costa, esperaríamos una respuesta incrementada en el asentamiento de *Chthamalus fissus* en estos dos días, pero no lo encontramos. Probablemente los vientos no son el mecanismo asociado con el transporte. Otra razón pudiera ser que las larvas no estaban disponibles en la columna de agua durante este tiempo.

Existe gran discrepancia en relación al efecto de los vientos en el asentamiento larval (Shanks 1986, Hawkins y Hartnoll 1982, Bennell 1981). Estas discrepancias pueden indicar diferencias geográficas reales o ser causadas por el método de medición en zonas costeras o en tierra, que no capturan fenómenos de mesoescala (Farrel et al. 1991). Las correlaciones encontradas en las tasas de asentamiento en BILL durante el pulso del 7 de septiembre sugieren que vientos hacia la costa causan un incremento en el asentamiento ahí pero no en los otros dos sitios. Esto puede significar, como hemos venido recalando, las diferencias en geomorfología: BILL dentro de una bahía, mientras SM y 3M son sitios más expuestas al oleaje. Si las ondas internas llevan las larvas a la costa, podría pensarse que para que las larvas lleguen a BILL necesitan ayuda extra de los vientos para moverlos hacia este sitio. La respuesta de la capa superficial de la columna de agua al forzamiento por el viento origina corrientes cercanas a superficie con velocidades de aproximadamente 10 cm s^{-1} , con un influencia de 2

km de la costa en un ciclo diurno, que pueden explicar el asentamiento a través del tiempo (Kaplan et al. 2003, Tapia et al. 2004).

Durante el periodo de muestreo se pudo observar la dominancia de esfuerzos netos del viento en dirección hacia la costa, lo que indicaría el efecto de la brisa marina como la principal fuente de variabilidad. Los esfuerzos máximos del viento hacia la costa son alcanzados a las 15 horas. La brisa marina comienza en horas de la mañana intensificándose durante el día hasta alcanzar un máximo de velocidad en horas de la tarde-noche. Los organismos capaces de concentrarse y de mantener su posición en la superficie o en capas cercanas, pueden ser transportados hacia la costa. La asimetría de los vientos hacia la costa (en relación a los vientos soplando hacia fuera de ella), la variación en amplitud e intensidad y la hora del día, así como su variabilidad a pequeña escala cuando interactúa con la geomorfología (bahías y puntas), pueden explicar potencialmente la variabilidad espacial y temporal encontrada en el asentamiento de larvas de cirripedios (Tapia et al. 2004, Tapia y Pineda 2007).

Para el último periodo, 4 al 11 septiembre, la amplitud de las corrientes horarias fue menor en comparación al periodo anterior, solo alcanzando máximos de 0.2 m s^{-1} . En las capas superficiales se observaron movimientos principalmente hacia la costa mientras en capas profundas los movimientos fueron en dirección sur. Este periodo muestra ser diferente a los otros dos en las corrientes (julio y agosto) y también coincide con la ocurrencia de la mayor cantidad de pulsos de asentamiento. Tomando en cuenta que las larvas pueden nadar, moviéndose verticalmente u horizontalmente como respuesta a la menor velocidad del fluido, pueden alcanzar velocidades hasta 6 cm s^{-1} en relación a los nauplios con solo 0.7 cm s^{-1} (Pineda et al. 2010, Scotti y Pineda 2007). Este comportamiento facilitaría la retención o advección, tomando ventaja de las corrientes que las transportan hacia o fuera de la costa, que fueron menores en este periodo.

En resumen, se plantearon dos preguntas de investigación en este trabajo. La primera si existía variación espacial entre sitios (<1 km) en las tasas de asentamiento de *Chthamalus* y la segunda si la magnitud del asentamiento en cada sitio se relacionó con la intensidad del mecanismo potencial forzante: estrés del viento u ondas internas. Se encontró un asentamiento que ocurrió en forma sincrónica y espacialmente heterogénea entre los tres sitios, con un mayor asentamiento cuando había un mayor cambio de temperatura en la columna de agua. Así mismo, la magnitud del asentamiento en solo uno de los sitios (BILL) también se relacionó con el esfuerzo del viento en superficie. La sincronía del asentamiento entre los sitios y la asociación con cambios de temperatura sugieren un proceso de transporte que al menos abarca la escala espacial de muestreo (> 2 km). Se concluye que los cambios abruptos de temperatura indican la actividad de ondas internas como mecanismo de transporte de las larvas hacia la costa, pero la respuesta en la concentración de los organismos por este forzamiento puede variar a través de la columna de agua y por la presencia de derivados. Una distribución heterogénea del acervo larval podría haber provocado variabilidad en el asentamiento al interactuar con el mecanismo de transporte. También se concluye que la intensidad del mecanismo forzante puede ser ampliada o modulada, en alguna forma, por la turbulencia generada en la zona de alta dinámica. Investigaciones futuras deben encaminarse a determinar el efecto de la batimetría y la geomorfología en la llegada de las larvas al intermareal, el transporte de larvas por derivados de ondas internas, zonas de convergencia superficial ('slicks') o macareos internos ('bores') y el efecto de los procesos de mesoescala en la retención, advección y entrega de larvas a la costa.

CONCLUSIONES

La frecuencia de muestreo diaria por un periodo de tiempo de 60 días, permitió identificar variabilidad del asentamiento del balano *Chthamalus fissus* a pequeña escala (<1 km). La variabilidad temporal en las tasas de asentamiento en los tres sitios y el asentamiento sincrónico indicarían la interacción del acervo larval y los posibles mecanismos de transporte actuando en una escala >2 km. Las tasas de asentamiento en los tres sitios fueron relacionadas con fluctuaciones de temperatura, lo cual sugiere ondas internas como el principal mecanismo de transporte. Sin embargo, no podemos distinguir entre un transporte por convergencia en la superficie o por macareos internos. Uno de los tres sitios (Billboards) también se relacionó con vientos, lo cual podría ser debido que está dentro de una bahía y un empujón por corrientes superficiales originadas por el viento hacia la costa ayudaría en el asentamiento si las ondas internas no llegan hasta la costa en la bahía. El efecto del oleaje, la batimetría y la geomorfología costera (ej. bahías vs. puntas, o afloramientos de rocas) pueden modular el mecanismo forzante a lo largo de la costa y/o la concentración de larvas en el acervo. Se sugiere que el transporte de larvas cypis puede involucrar una combinación de mecanismos físicos y la interacción con la dinámica en la zona costera, dependiendo de la batimetría, la exposición al oleaje y la geomorfología. Esto requiere estudios más profundos.

BIBLIOGRAFÍA

Anderson, D.T. 1994. Barnacles. Structure, function, development and evolution. First edition. London. Chapman & Hall. 357 p.

Alexander, S. and J. Roughgarden 1996. Larval transport and population dynamics of intertidal barnacles: a coupled benthic/ocean model. *Ecological Monographs* 66: 259-275.

Allen, R.K. 1969. Common intertidal invertebrates of Southern California. First edition. Peek Publications. 170 p.

Bennell, S.J. 1981. Some observations on the littoral barnacle populations of North Wales. *Marine Environmental Research* 5: 227–240.

Carlton, J.T. (ed.) 2007. The Light and Smith manual: intertidal invertebrates from central California to Oregon. Fourth Edition. University of California Press, Berkeley. 1001 p.

Cudaback, C.N. and E. McPhee-Shaw. 2009. Diurnal-period internal waves near point conception, California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 83: 349-359.

Dreanno, C., Kirby R.R. and A.S. Clare. 2006. Smelly feet are not always a bad thing: the relationship between cyprid footprint protein and the barnacle settlement pheromone. *Biology letters* 2: 423-425.

Dickey, T. 2002. A vision of oceanographic instrumentation and technology in the early 21st century, *Oceans 2020: Science for future needs*. Ch. 10 págs. 209-254. in: Field J.G., G. Hempel and C.P. Summerhayes (eds.). 2002. *Oceans 2020 science, trends, and the challenge of sustainability*. Island Press, Washington, DC.

Dudas, S.E., G. Rilov, J. Tyburczy and B.A. Menge. 2009. Linking larval abundance, onshore supply and settlement using instantaneous versus integrated methods. *Marine Ecology Progress Series* 387: 81-95.

Emery, W.J. and R.E. Thompson. 2001. Data analysis methods in physical oceanography. Second edition. Netherlands: Elsevier Science B.V. 638 p.

Farrel, T.M., D. Bracher, and J. Roughgarden. 1991. Cross-shelf transport causes recruitment to intertidal populations in central California. *Limnology and Oceanography* 36: 279–288.

Fram, J.P., H.L. Stewart, M.A. Brzezinski, B. Gaylord, D.C. Reed, S.L. Williams and S. MacIntyre. 2008. Physical pathways and utilization of nitrate supply to the giant kelp, *Macrocystis pyrifera*. *Limnology and Oceanography* 53: 1589-1603.

Gaines, S.D. and J. Roughgarden. 1987. Fish in offshore kelp forests affect recruitment to intertidal barnacle populations. *Science* 235: 479-481.

Gerkerma, T., J.T.F. Zimmerman, L.R.M. Maas and H. Van Haren. 2008. Geophysical and astrophysical fluid dynamics beyond the traditional approximation. *Review of Geophysics* 46: RG2004 pág 33.

Hawkins, S.J. and R.G. Hartnoll. 1982. Settlement patterns of *Semibalanus balanoides* (L.) in the Isle of Man (1977–1981). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 62: 119–126.

Helfrich, K. and W. Melville, 2006. Long nonlinear internal waves. *Annual Review of Fluids Mechanics* 38: 395–425.

Kaplan, D.M., J.L. John, S. Navarrete, R. Guiñez and J.C. Castilla. 2003. Large diurnal temperature fluctuations in the nearshore water column. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 57: 385-398.

Knox, G.A. 2001. *The Ecology of seashores*. First edition. Boca Raton: CRC Press. 557 p.

Hines, A.H. 1978. Reproduction in three species of intertidal barnacles from central California. *The Biological Bulletin* 154: 262-281.

Jackson, C. and J. Apel. 2004. An atlas of internal solitary-like waves and their properties. (http://www.internalwaveatlas.com/Atlas2_index.html). Consultado: Octubre de 2010.

Jarrett, J.N. 2008. Inter-population variation in shell morphology of the barnacle *Chthamalus fissus*. *Journal of Crustacean Biology* 28: 16-20.

Jenkins, G.P. and D. King. 2006. Variation in larval growth can predict the recruitment of a temperate, seagrass-associated fish. *Oecologia* 147: 641–649.

Ladah, L.B., F.J. Tapia., J. Pineda and M. López. 2005. Spatially heterogeneous, synchronous settlement of *Chthamalus* spp. larvae in northern Baja California. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 302: 177-185.

Large, W.G. and S. Pond. 1981. Open ocean momentum flux measurements in moderate to strong winds. *Journal of Physical Oceanography* 11: 324-336.

Lee, R.F., W. Hagen and G. Kattner. 2006. Lipid storage in marine zooplankton. *Marine Ecology Progress Series* 307: 273-306.

Leichter, J.J., G.B. Deane and M.D. Stokes. 2005. Spatial and temporal variability of internal wave forcing on a coral reef. *Journal of physical oceanography* 35: 1945-1962.

Lennert-Cody, C.E. and P.J.S. Franks. 1999. Plankton patchiness in high-frequency internal waves. *Marine Ecology Progress Series* 186: 59-66.

Lerczak, J.A., M.C. Hendershott and C.D. Winant. 2001. Observations and modeling of coastal internal waves driven by a diurnal sea breeze. *Journal of Geophysical Research* 106: 19715-19730.

Mann, K.H and J.R.N. Lazier. 1996. *Dynamics of Marine Ecosystems: Biological-Physical Interactions in the Oceans*. Blackwell Science. 394 p.

Mateos, E., S.G. Marinone and A. Parés-Sierra. 2009. Towards the numerical simulation of the summer circulation in Todos Santos Bay, Ensenada, B.C. Mexico. *Ocean Modelling* 27: 107-112.

McPhee-Shaw, E.E., D.A. Siegel, L. Washburn, M.A. Brzezinski, J.L. Jones, A. Leydecker and J. Melack. 2007. Mechanisms for nutrient delivery to the inner shelf: Observations from the Santa Barbara Channel. *Limnology and Oceanography* 52: 1748-1766.

Menge, B.A., 2000. Top-down and bottom-up community regulation in marine habitats. *Journal of Experimental Marine Biology Ecology* 250: 257–289.

- Miller, B.A. and R.B. Emllet. 1997. Influence of nearshore hydrodynamics on larval abundance and settlement of sea urchins *Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus* in the Oregon upwelling zone. *Marine Ecology Progress Series* 148: 83-94.
- Miller, K.M, S.M. Blower, D. Hedgecock and J. Roughgarden. 1989. Comparison of larval and adult stages of *Chthamalus dalli* and *Chthamalus fissus* (Cirripedia: Thoracica). *Journal Crustacean Biology* 9: 242–256.
- Minch, J. and T. Leslie. 1991. The Baja highway. A geology and biology field guide for the Baja Traveler. J. Minch and Associates. San Juan Capistrano. 233 p.
- Moum, J.N. and J.D. Nash. 2008. Seafloor pressure measurements of nonlinear internal waves, *Journal of Physical Oceanography* 38: 481-491.
- Moum, J.N., J.D. Nash and J.M. Klymak. 2008b. Small-scale processes in the coastal ocean, *Oceanography* 21: 22-33.
- Nash, J.D. and J.N. Moum. 2005. River plumes as a source of large-amplitude internal waves in the coastal ocean. *Nature* 437: 400–403.
- Noble, M.A., K.J. Rosenberger, P. Hamilton and J.P. Xu. 2009. Coastal ocean transport patterns in the central southern California Bight, in Lee, H.J. and W.R. Normark (eds.), *Earth Science in the Urban Ocean: The Southern California Continental Borderland: Geological Society of America Special Paper 454*, pág. 193-226.
- Pidgeon, E.J. and C.D. Winant. 2005. Diurnal variability in currents and temperature on the continental shelf between central and southern California. *Journal of Geophysical Research Oceans* 110: C03024.
- Pineda, J. 1991. Predictable upwelling and the shoreward transport of planktonic larvae by internal tidal bores. *Science* 253: 548-551.
- Pineda, J. 1994. Internal tidal bores in the nearshore: warm-water fronts, seaward gravity currents and the onshore transport of neustonic larvae. *Journal of Marine Research* 52: 427-458.

Pineda, J. 1995. An internal tidal bore regime at nearshore stations along western U.S.A.: Predictable upwelling within the lunar cycle. *Continental Shelf Research* 15: 1023-1041.

Pineda, J. 1999. Circulation and larval distribution in internal tidal bore warm fronts. *Limnology and Oceanography* 44: 1400-1414.

Pineda, J. 2000. Linking larval settlement to larval transport: assumptions, potentials, and pitfalls. *Oceanography of Eastern Pacific I*: 84–105

Pineda, J. and M. López. 2002. Temperature, stratification and barnacle larval settlement in two Californian sites. *Continental Shelf Research* 22: 1183-1198.

Pineda, J., J.A. Hare and S. Sponaugle. 2007. Larval transport and dispersal in the coastal ocean and consequences for population connectivity. *Oceanography* 20: 22-39.

Pineda, J., D. Riebensahm and D. Medeiros-Bergen. 2002. *Semibalanus balanoides* in winter and spring: larval concentration, settlement, and substrate occupancy. *Marine Biology* 140: 789-800.

Pineda, J., V. Starczack and T.A. Stueckle. 2006. Timing of successful settlement: demonstration of a recruitment window in the barnacle *Semibalanus balanoides*. *Marine Ecology Progress Series* 320: 233-237.

Pineda, J., N.B. Reynolds and V.R. Starczack. 2009. Complexity and simplification in understanding recruitment in benthic populations. *Population Ecology* 51: 17-32.

Pineda, J., F. Porri, V. Starczack and J. Blythe. 2010. Causes of decoupling between larval supply and settlement and consequences for understanding recruitment and population connectivity. *Journal of experimental Marine Biology and Ecology* 392: 9-21.

Plata, L. and A. Filonov. 2007. Marea interna en la parte noroeste de la Bahía de Banderas, México. *Ciencias Marinas*. 33: 197-215.

Porri, F., C.D. McQuaid and S. Radloff. 2006. Temporal scales of variation in settlement and recruitment of the mussel *Perna perna* (Linnaeus, 1758). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 332: 178–187.

Porri, F., C.D. McQuaid, S.M. Lawrie and S.J. Antrobus. 2008. Fine-scale spatial and temporal variation in settlement of the intertidal mussel *Perna perna* indicates differential hydrodynamic delivery of larvae to the shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 367: 213–218.

Raimondi, P.T. 1988. Rock type affects settlement, recruitment, and zonation of the barnacle *Chthamalus anisopoma* Pilsbury. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 123: 253-267.

Rilov, G., S.E. Dudas, B.A. Menge, B.A. Grantham, J. Lubchenco and D.R. Schiel. 2008. The surf zone: a semi-permeable barrier to onshore recruitment of invertebrate larvae? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 361: 59-74.

Roughgarden, J., J.T. Pennington, D. Stoner, S. Alexander and K. Miller. 1991. Collision of upwelling fronts with the intertidal zone: the cause of recruitment pulses in barnacle populations of central California. *Acta Oecologia-International Journal of Ecology* 12: 35-51.

Scheltema, R.S. 1986. On dispersal and planktonic larvae of benthic invertebrates: an eclectic overview and summary of problems. *Bulletin of Marine Science* 39: 290-322.

Schiel, D.R. 2004. The structure and replenishment of rocky shore intertidal communities and biogeographic comparisons. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 300: 309-342.

Scotti, A. and J. Pineda. 2007. Plankton accumulation and transport in propagating nonlinear internal fronts. *Journal of Marine Research* 65: 117-145.

Shanks, A.L. 1983. Surface slicks associated with tidally forced internal waves may transport pelagic larvae of benthic invertebrates and fishes shoreward. *Marine Ecology Progress Series* 13: 311-315.

Shanks, A.L. 1986. Tidal periodicity in the daily settlement of intertidal barnacle larvae and an hypothesized mechanism for the cross-shelf transport of cyprids. *The Biological Bulletin* 170: 429-440.

Shanks, A.L. 1988. Further support of the hypothesis that internal waves can transport larvae of invertebrates and fish onshore. *Fishery Bulletin* 86: 703–714.

Shanks, A. 1995. Mechanisms of cross-shelf dispersal of larval invertebrates and fish. Cap. 10. Págs 323-367 in: McEdward L.R. (ed.) 1995. Ecology of Marine Invertebrate Larvae. Boca Raton: CRC Press.

Shanks, A.L. (ed.) 2001. An Identification Guide to the Larval Marine Invertebrates of the Pacific Northwest. Oregon State University Press, Corvallis, Oregon. 320 p.

Shanks, A.L. 2009. Barnacle settlement versus recruitment as indicators of larval delivery. II. Time-series analysis and hypothesized delivery mechanisms. Marine Ecology Progress Series 385: 217-226.

Shanks, A.L. and W.G. Wright. 1987. Internal-wave-mediated shoreward transport of cyprids, megalopae, and gammarids and correlated differences in the settling rate of intertidal barnacles. Journal Experimental Marine Biology and Ecology 114: 1-13.

Shanks, A.L. and R.K. Shearman. 2009. Paradigm lost? Cross-shelf distributions of intertidal invertebrate larvae are unaffected by upwelling or downwelling. Marine Ecology Progress Series 385: 189-204.

Shanks, A.L., S.G. Morgan, J. MacMahan and A.J.H.M. Reniers. 2009. Surf zone physical and morphological regime as determinants of temporal and spatial variation in larval recruitment. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 392: 140-150.

Shanks, A.L., J.L. Largier, L. Brink, J. Brubaker and R. Hoof. 2000. Demonstration of the onshore transport of larval invertebrates by the shoreward movement of an upwelling front. Limnology and Oceanography 45: 230-236.

Sponaugle, S., K. Grorud-Colvert and D. Pinkard. 2006. Temperature-mediated variation in early life history traits and recruitment success of the coral reef fish *Thalassoma bifasciatum* in the Florida Keys. Marine Ecology Progress Series 308: 1-15.

Tapia, F.J. and J. Pineda. 2007. Stage-specific distribution of barnacle larvae in nearshore waters: potential for limited dispersal and high mortality rates. Marine Ecology Progress Series 342: 177-190.

Tapia, F.J., C. DiBacco, J. Jarrett and J. Pineda. 2010. Vertical distribution of barnacle larvae at a fixed nearshore station in southern California: Stage-specific and diel patterns. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 86: 265-270.

Tapia, F.J., J. Pineda, F.J. Ocampo-Torres, H.L. Fuchs, P.E. Parnell, P. Montero and S. Ramos. 2004. High-frequency observations of wind-forced onshore transport at a coastal site in Baja California. *Continental Shelf Research* 24: 1573-1585.

Underwood, A.J. 1997. *Experiments in ecology: Their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge Univ. Press, 504 p.

Vargas, C.A., D.A. Narvaéz, A. Piñones, R.M. Venegas and S.A. Navarrete. 2004. Internal tidal bore warm fronts and settlement of invertebrates in central Chile. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 61: 603-612.

Wares, J.P. 2001. Patterns of speciation inferred from mitochondrial DNA in North American *Chthamalus* (Cirripedia: Balanomorpha: Chthamaloidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 18: 104–116.