

Tesis defendida por

**Román Gerardo Fernández Aldecoa**

y aprobada por el siguiente Comité

---

Dra. Lydia Betty Ladah

Director del Comité

---

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera

Miembro del Comité

---

Dr. Julio Said Palleiro Nayar

Miembro del Comité

---

Dr. José Luis Ochoa de la Torre

Miembro del Comité

---

Dra. María Lucila del Carmen Lares  
Reyes

Coordinador  
del Posgrado en Ecología Marina

---

Dr. Jesús Favela Vara

Director de la  
Dirección de Estudios de Posgrado

Abril, 2014

CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR  
DE ENSENADA, BAJA CALIFORNIA



---

Programa de Posgrado en Ciencias  
en Ecología Marina

---

Asentamiento de megalopas del cangrejo *Pachygrapsus crassipes* en el intermareal rocoso de la Bahía de Todos Santos y su relación con condiciones físicas de la columna de agua

Tesis  
para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de

Maestro en Ciencias  
Presenta:

Román Gerardo Fernández Aldecoa

Ensenada, Baja California, México  
2014

Resumen de la tesis de Román Gerardo Fernández Aldecoa, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina

Asentamiento de megalopas del cangrejo *Pachygrapsus crassipes* en el intermareal rocoso de la Bahía de Todos Santos y su relación con condiciones físicas de la columna de agua

Resumen aprobado por:

---

Dra. Lydia Betty Ladah

Existen diferentes mecanismos físicos que actúan en la columna de agua y que facilitan la migración de larvas de invertebrados meroplanctónicos desde la plataforma continental hasta la costa. Estos factores físicos juegan un rol importante en el asentamiento de larvas en ambientes intermareales. El presente trabajo evaluó el patrón espacial y temporal en el asentamiento de megalopas de *P. crassipes*, además se cuantificó la relación que existe entre el asentamiento y sus potenciales forzamientos físicos (rango de marea, surgencias y su relajamiento, actividad de ondas internas y vientos). Se midió el asentamiento semanalmente desde septiembre de 2012 a mayo de 2013 y diariamente del 9 de abril al 9 de mayo de 2013, en dos zonas separadas por 250 metros en el bajo intermareal de la playa de San Miguel, Ensenada, Baja California. Las variables físicas de temperatura de la columna de agua y actividad de ondas internas se midieron mediante un conjunto de 15 termistores distribuidos uniformemente en la vertical, donde la columna de agua es de 30 m de espesor, a 4 km al oeste del sitio de muestreo. Los datos de vientos y rango de marea se obtuvieron del Observatorio Meteorológico de CICESE. Se encontró una baja tasa de asentamiento sin una variabilidad estacional y sin diferencias entre zonas. Durante los muestreos semanales no se detectó ninguna correlación entre el asentamiento y algún forzador físico. En los muestreos diarios, el asentamiento de megalopas se correlacionó de manera negativa y sin retraso con la actividad de ondas internas, y positivamente con el rango de marea y con la velocidad del viento norte-sur a un retraso de 1 y 2 días respectivamente. En cuanto a la variabilidad de las condiciones físicas, durante los muestreos semanales no se encontró correlación entre ninguna variable física, mientras que en los muestreos diarios se encontró una correlación negativa entre la velocidad de los vientos norte-sur y la actividad de ondas internas. Los datos recabados en el presente trabajo sugieren que la coincidencia de los vientos hacia costa y un amplio rango de marea ayudan a las larvas de *P. crassipes* a cruzar la barrera física generada por el rompe olas y así alcanzar la zona intermareal para asentarse.

Palabras clave: **asentamiento, cangrejo, intermareal, marea, vientos, ondas internas.**

Abstract of the thesis presented by Román Gerardo Fernández Aldecoa as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology

Settlement of megalopae of the crab *Pachygrapsus crassipes* in the rocky intertidal of Bahía de Todos Santos and its relation to physical conditions of the water column

Abstract approved by:

---

Dr. Lydia Betty Ladah

Different physical mechanisms operate in the water column to facilitate meroplanktonic larvae migration from the continental shelf to coast, and play an important role in the settlement of larvae in intertidal environments. This study evaluated the spatial and temporal pattern in *P. crassipes* megalopae settlement and quantified the relationship between settlement and potential physical forcing factors (tidal range, upwelling and relaxation, internal wave activity and winds). Settlement was measured weekly from September 2012 to May 2013, and daily from April 9 to May 9, 2013. Sampling was conducted in two zones separated by 250 meters in the low intertidal of San Miguel, Ensenada, Baja California. Water column temperature and internal wave activity were measured using a 30 m thermistor line, located 4 km west of the sampling site. Wind and tide data were obtained from the Meteorological Observatory of CICESE. During the study, low settlement rates were found, with no seasonal variability or differences between zones. During weekly sampling, no correlation between settlement and any physical forcing factor was detected. During daily sampling, settlement was negatively correlated with internal wave activity at a 0 day lag, and positively correlated with tidal range and north-south winds at a 1 and 2 day lag, respectively. No correlation among any of the physical conditions was found during weekly sampling, however, during daily sampling a negative correlation between north-south winds and internal wave activity was found. Data collected in this study suggest that forcing of onshore winds and a large tidal range combine to move *P. crassipes* larvae across the physical barrier created by the surf zone and thus reach the intertidal zone in order to settle.

Keywords: **settlement, crab, intertidal, tide, wind, internal wave.**

*Para Papá, para Mamá, para Gus ...*

“... and it is a strange thing that most of the feeling we call religious, most of the mystical outcrying which is one of the most prized and used and desired reactions of our species, is really the understanding and the attempt to say that man is related to the whole thing, related inextricably to all reality, known and unknowable. ... It is advisable to look from the tide pool to the stars and then back to the tide pool again.”

- John Steinbeck

The Log from the Sea of Cortez (1951)

## Agradecimientos

A mi padre, por su apoyo incondicional, ya sea con sus oraciones desde lejos o ayudándome con los muestreos en horas de madrugada. Gracias por ser mi maestro de la vida, pero sobre todo, por estar siempre ahí.

A mi madre, por todo el cariño y amor que me otorgas, que con unas cuantas palabras desde la distancia me confortas y tranquilizas. Por ver siempre por mí, por ser mi eterna guerrera.

A Gustavo y a Mila, por ser mis cómplices, mis amigos, por ayudarme a levantarme cuando era necesario ... por ser mis hermanos.

A Luis, Alma, Alina, Luis Omar y Miguel, por hacerme sentir el cariño y la calidez del hogar, estando a cientos de km del mío.

A Oscar y Rafa, mis carnales, porque sin ustedes el trípode simplemente no se sostiene.

A la Dra. Lydia Ladah, mi teacher, por su apoyo y confianza en mí. Gracias, porque así como me guiaste para surfear mi primera ola, así guiaste mis primeros pasos en esta carrera científica que voy empezando, enseñándome a seguir siempre adelante con la mejor actitud en la vida.

A mi comité de tesis, Dr. Luis Eduardo Calderón, Dr. Julio Palleiro, Dr. José Ochoa y Dr. Miguel Lavín (QEPD), que con el tiempo que pudieron ofrecerme, me ayudaron con paciencia en cada paso que di durante este proceso.

A mis profesores, Saúl Álvarez Borrego, Tim Baumgartner, Elena Solana, Sharon Herzka, Oscar Sosa, Bertha Lavaniegos, Gilberto Gaxiola y Victoria Díaz, por sus enseñanzas, por darme las herramientas para realizar mi trabajo.

Al ICE Team, Andrea, Anita, Ian y Paco. No pude haber tenido un mejor equipo en esta etapa. Gracias por todo su apoyo, su compañerismo, por todo el aprendizaje que tuvimos juntos, pero sobre todo, gracias por su amistad.

A la Dra. Pilar Ruiz, a Alex, Andrea, Gina, Edgar, Juan, Paco, Pao y Augusto por su ayuda en el campo, laboratorio o escritorio. Sin su apoyo, su paciencia, sus comentarios y su tiempo, este trabajo no hubiera sido posible.

A todos y cada uno de mis amigos de CICESE, pero en especial a Marlon, Meli, Laurita, Rosa, Mariana, Lupita, Gina, Manuel, Asier, Almita, Fer, Francesco, Kena, Luz, Emi, Kata, Erick, Nancy, Jose, Jenny, Adriana, mis vecinos Karina, Jonathan, Ceci, Diego, Paola, Richie, Lluvia y Alex. Gracias por regalarme un pedacito de sus vidas, de su cariño y amistad, ya sea en mi depa, en un laboratorio o en una pachanga (casa de Rafa).

A mi familia en Tijuana, mi tía Conchita, Ceci y Pablito. A mi familia en Tucson, Blanquita, David, Ferny, Davidcito y Victoria. Y a toda mi familia de Hermosillo, mis abuelos, tíos,

primos, mi papi Héctor, Mami Alba Rosa, Aarón, la Yaya, gracias por el grandísimo amor que me han dado a lo largo de mi vida.

A CONACYT, por la beca brindada para realizar mis estudios de posgrado (no. de registro 290649). Asimismo a los apoyos económicos brindados por los proyectos “Link: the alongshore variability of cross-shore transport and inshore concentrations of benthic marine invertebrate larvae and nitrogenous nutrients by non-linear internal waves” (SEP-CONACYT: CB-2009-127583) y “Nearshore physical processes, contamination, and macroalgae and invertebrate communities in a threatened bay in Baja California, México” (TAMU-CONACYT).

A CICESE por darme la oportunidad de formarme personal y académicamente dentro de sus instalaciones.

Y por último, pero por supuesto no menos importante, a esa persona que hace que todo esto tenga sentido, motivo y razón. A ti, Carolina Castañeda.

**Contenido**

	Página
Resumen en español	i
Resumen en inglés	ii
Dedicatorias	iii
Agradecimientos	v
Lista de figuras	ix
Lista de tablas	xi
1. Introducción	1
1.1 Asentamiento larval en el intermareal rocoso	1
1.2 Organismo de estudio: <i>Pachygrapsus crassipes</i>	2
1.3 Mecanismos físicos de transporte	6
2. Objetivo	14
3. Hipótesis	15
4. Materiales y métodos	16
4.1 Área de estudio	16
4.2 Diseño de muestreo	16
4.3 Instalación y colecta de cepillos de asentamiento	19
4.4 Trabajo de laboratorio	20
4.5 Mediciones de datos ambientales y oceanográficos	21
4.6 Procesamiento de datos	23
4.7 Análisis de datos	25

5. Resultados	28
5.1 Muestreo semanal (27 de septiembre del 2012 – 7 de mayo del 2013)	28
5.2 Variables físicas (muestreo semanal)	31
5.3 Correlaciones asentamiento semanal – forzamiento físico	35
5.4 Muestreo diario (9 de abril – 9 de mayo del 2013)	36
5.5 Variables físicas (muestreo diario)	40
5.6 Correlaciones asentamiento diario – forzamiento físico	44
6. Discusión	48
7. Conclusiones	55
Referencias bibliográficas	56

## Lista de figuras

Figura		Página
1	Rango de distribución de <i>P. crassipes</i> .	3
2	Morfología externa de <i>P. crassipes</i> .	5
3	Diferentes fases de una onda interna.	12
4	a) Ubicación del área de estudio (recuadro rojo) al norte de la Bahía de Todos Santos, Baja California. El círculo amarillo representa la estación donde se colocó el arreglo de termistores. b) Ubicación de las zonas en las que se dividió el área de estudio.	18
5	Foto de un cepillo colector de larvas instalado por 7 días sobre una roca en el intermareal medio-bajo de San Miguel.	19
6	Foto de un cepillo en un baño ultrasónico.	21
7	Megalopa recién asentada de <i>Pachygrapsus crassipes</i> .	28
8	Asentamiento semanal de megalopas en San Miguel (dos zonas promediadas).	30
9	Asentamiento semanal de megalopas separados por Zonas en San Miguel.	30
10	Series de tiempo de temperatura a 22 msf, velocidad de vientos en su componente Norte-Sur y asentamiento promedio de megalopas semanalmente.	32
11	Actividad de ondas internas (IOI = índice de ondas internas) a la profundidad de 22 msf durante todo el periodo de muestreo.	34
12	Asentamiento diario de megalopas en San Miguel.	37
13	Asentamiento de megalopas promedio por día de Zona 1 y Zona 2 durante todo el periodo de muestreo.	38
14	Asentamiento diario de megalopas por Zonas en San Miguel.	39
15	Asentamiento diario de <i>P. crassipes</i> en ambas zonas (barras grises) y el máximo rango de marea semidiurna por cada día de muestreo (línea negra).	40
16	Serie de tiempo de temperatura de la columna de agua durante el muestreo diario.	41

17	Series de tiempo de índice de ondas internas, velocidad de vientos en su componente norte - sur y asentamiento promedio de megalopas diariamente.	43
18	Correlación de Spearman entre asentamiento diario de megalopas y máximo rango de marea durante todo el mes, a un retraso (lag) de 1 día.	45
19	Correlaciones de Spearman entre el asentamiento de megalopas y el índice de ondas internas sin retraso.	46
20	Correlaciones de Spearman entre el asentamiento de megalopas y la velocidad del viento en su componente norte - sur a un retraso (lag) de 2 días.	47

**Lista de tablas**

Tabla		Página
1	ANOVA con datos de abundancia promedio de larvas por colector semanalmente.	29
2	Resultado del análisis de correlación de Spearman entre la velocidad del viento Norte-Sur y la temperatura a 22 msf (metros sobre fondo) a un retraso (lag) de 0 a 5 días.	33
3	Resultado del análisis de correlación de Spearman para las diferentes condiciones físicas.	35
4	ANOVA con datos de abundancia promedio de larvas por colector diariamente.	36
5	Resultado del análisis de correlación de Spearman entre la velocidad del viento Norte-Sur y la actividad de ondas internas a un retraso (lag) de 0 a 5 días.	42
6	Resultados de la correlación cruzadas de Spearman para las diferentes condiciones físicas durante todo el mes de muestreo.	44
7	Resultados de la correlación cruzadas de Spearman para las diferentes condiciones físicas durante el pico de asentamiento del 27 de abril al 6 de mayo.	44

## **1. Introducción**

### **1.1 Asentamiento larval en el intermareal rocoso**

Una gran cantidad de invertebrados que viven en la zona intermareal de costas rocosas tienen ciclos de vida complejos, presentando una fase larval que forma parte del plancton y una fase adulta que forma parte del bentos (Thorson, 1950). En el caso de algunos cangrejos decápodos, los adultos liberan las larvas a la columna de agua, las cuales son dispersadas lejos del sitio natal mediante mecanismos físicos de transporte que operan en la plataforma continental. Durante este periodo, las larvas se van desarrollando a lo largo de varios estadios ontogénicos hasta que están listas para empezar la transición a la vida en un ambiente bentónico y así completar su ciclo de vida (Strathmann, 1987). Para lograr asentarse, también se deben valer de mecanismos físicos que las transporten a un ambiente costero y posteriormente reclutarse a la población (Shanks, 2006).

El asentamiento es un proceso que se puede dividir en dos etapas: la primera empieza con un cambio en el comportamiento de la larva, priorizando una búsqueda por un sustrato adecuado, mientras que la segunda consiste en la fijación al suelo marino y la posterior metamorfosis hacia la forma adulta (Scheltema, 1974). El reclutamiento, por otro lado, es posterior al asentamiento e implica un tiempo de maduración, al término del cual el organismo se considera parte de la población adulta. Por lo tanto, el asentamiento y el reclutamiento son procesos determinantes en las dinámicas poblacionales de los invertebrados marinos que desarrollan larvas meroplanctónicas (Flores et al., 2002).

Asimismo, la identificación de los mecanismos involucrados en el transporte de estas larvas hacia sus lugares de asentamiento es de suma importancia para el entendimiento de la conectividad entre estas poblaciones (Dudas et al., 2009).

En los últimos años se ha tratado de explicar cómo diferentes taxa de larvas de cangrejos completan la migración desde un ambiente pelágico alejado de costa, pero aún en la plataforma continental, hasta un ambiente bentónico en el intermareal rocoso (Queiroga y Blanton, 2004; Shanks y Eckert, 2005). Mense et al. (1995) propone que el aporte de larvas a sistemas estuarinos pequeños estará influenciado principalmente por el forzamiento por mareas. Por otro lado en sistemas más grandes y en costas abiertas a lo largo de la plataforma continental, se sugiere como principal mecanismo de transporte a corrientes superficiales generadas por vientos y la actividad de ondas internas (Shanks, 1995). En el presente estudio se trata de identificar el papel que juegan los vientos, la actividad de ondas internas y las mareas, como los posibles mecanismos físicos involucrados en el transporte y asentamiento de larvas del cangrejo *P. crassipes* en el ambiente intermareal de una playa de la Bahía de Todos Santos, Ensenada, México.

## **1.2 Organismo de estudio: *Pachygrapsus crassipes***

Del infraorden Brachyura y la Familia Grapsidae, *Pachygrapsus crassipes* (Randall, 1840) es una de las especies de cangrejos más características de la costa del Pacífico Nororiental. Se distribuye desde Vancouver, Canadá, hasta Baja California, México (Cassone y Boulding, 2006) aunque también se ha reportado para las costas de Corea y Japón (Fig.1) (Hiatt, 1948).



**Figura 1. Rango de distribución de *P. crassipes* (JHT's Planetary Pixel Emporium, 2012; imagen modificada de <http://http://planetpixelemporium.com/earth.html>).**

Debido a su destacada resistencia al estrés fisiológico y su alta capacidad de movimiento, ha logrado adaptarse exitosamente a las zonas medias y altas del intermareal rocoso (Hiatt, 1948), donde la acción de la marea produce un alto grado de variación en las condiciones físicas tales como la temperatura, la luz, la humedad, el viento y la desecación (Knox, 2001).

El principal alimento de *P. crassipes* es el film microscópico de algas y diatomeas que crecen sobre las rocas. También se alimenta de las algas verdes *Ulva* spp. y *Enteromorpha* spp., y de algas pardas *Fucus* spp. Sin embargo también incluye en su dieta otros animales, como lapas, gasterópodos del género *Littorina* y *Tegula*, cangrejos hermitaños y algunos isópodos (Barry y Ehret, 1993; Quammen, 1984).

*P. crassipes* juega un importante rol ecológico en las comunidades intermareales de fondos rocosos. Contribuye a la sucesión ecológica de las comunidades algales del

intermareal mediante un pastoreo selectivo del alga verde *Ulva sp.*, para dar paso a una comunidad de algas rojas (Sousa, 1979). También ayudan a controlar la densidad del erizo morado *Strongylocentrotus purpuratus* en las pozas de marea. Utilizando sus quelas, sacan al erizo de su escondite y lo voltean, para comerlo por el lado aboral, que está desprotegido por las espinas (Lindberg, 1985).

Se reproducen sexualmente dos veces al año, generalmente entre los meses de marzo a octubre, siendo el pico de reproducción en junio y julio, sin embargo se pueden encontrar larvas en la columna de agua a lo largo de todo el año (Strathman, 1987). Por medio de la cópula se lleva a cabo la fecundación interna. La hembra llega a cargar en promedio alrededor de 50,000 huevos en su abdomen, para después liberarlos a la columna de agua (Hiatt, 1948).

La larva es planctotrófica, es decir, no posee reservas energéticas, por lo que tiene que alimentarse de plancton para sobrevivir. Presenta diversos estadios de desarrollo durante su estancia en el plancton (Strathman, 1987). El nauplio es la primera forma larval, seguida por la zoea, la cual es la primera en tener capacidades natatorias. Mudan sus exoesqueletos periódicamente, pasando de 1 a 5 fases de zoea antes de proceder a la última etapa larval, la megalopa, previo a su asentamiento en el bentos y su consecuente metamorfosis a una forma juvenil (Fig.2) (Strathman, 1987; Young, 1995).



**Figura 2. Morfología externa de *P. crassipes* (Morihisa, T., 2011; Recuperada de [http://www.takuyamorihisa.com/gallery/animalia/arthropoda/malacostraca/decapoda/grapsidae/pachygrapsus/crassipes/p\\_crassipes.html](http://www.takuyamorihisa.com/gallery/animalia/arthropoda/malacostraca/decapoda/grapsidae/pachygrapsus/crassipes/p_crassipes.html)).**

Las larvas de *P. crassipes* poseen importantes capacidades natatorias a lo largo de su vida en el plancton, es por ello que pueden regular su posición vertical en la columna de agua (Olmi, 1991). Al igual que su congénere *P. marmoratus* en las costas de Portugal, se les ha encontrado en estratos superficiales de la columna de agua (Shanks, 1983, 1995). Esta ubicación deja a las larvas a merced de corrientes generadas por vientos que puedan transportarlas hacia la costa o hacia el exterior (Flores et al., 2002). Es por ello que la ubicación vertical de la megalopa es de suma importancia en su transporte. Larvas localizadas en estratos superficiales pueden ser transportadas en dirección opuesta a lavas que se encuentren en estratos más profundos (Epifanio y Garvine 2001; Queiroga y Blanton, 2004), esto es debido a que cuando se genera un flujo de dos fases, la dirección de las corrientes de fondo es generalmente opuesta a la de superficie (Shanks, 1995; Wing et al., 1995).

Previo al asentamiento, la megalopa de cangrejo debe pasar por un proceso de selección de sustrato. Para ello debe valerse de la percepción de ciertas señalizaciones químicas que activen el proceso de fijación y posterior metamorfosis a la forma juvenil. La presencia de un film bacterio-algal o tapetes algales del género *Endocladia* sobre las rocas sirven como señalizaciones químicas importantes que son percibidas por las larvas (Flores et al., 2002).

### **1.3 Mecanismos físicos de transporte**

Las megalopas de cangrejo necesitan valerse de diversos procesos que suceden en la columna de agua para llegar hasta un ambiente costero. Los mecanismos físicos que se han identificado como posibles responsables en transportar larvas de *P. crassipes* son: corrientes hacia costa que se generan por las mareas (Shanks, 1994), corrientes superficiales que se generan con la velocidad y dirección de la brisa marina (Flores et al., 2002), zonas de convergencias asociadas a ondas internas (Shanks, 1987; Pineda, 1991, 1994) y frentes asociados a surgencias o a su relajamiento (Wing et al., 1995). La variabilidad espacial del asentamiento en el orden de kilómetros se puede deber a la heterogeneidad de estos procesos hidrológicos en una zona determinada (Clancy y Cobb, 1997). Estos procesos se presentan en todas las plataformas continentales del planeta, por lo tanto es de suma importancia un mayor entendimiento sobre el efecto que tienen sobre el transporte de larvas hacia costa (Shanks, 1995).

## - Mareas

Para las costas de Baja California se reporta una marea semidiurna, es decir, que cumple un ciclo (marea alta – marea baja – marea alta) dos veces al día (cada 12.4 horas). Durante la transición de marea baja a marea alta, se generan corrientes hacia la costa y de marea alta a marea baja hacia fuera de la costa (Shanks, 1995; Queiroga et al., 2006), las cuales pueden ser aprovechadas por las larvas para migrar a un sitio óptimo de asentamiento. La selección de la corriente de marea dependerá de la especie y de la estrategia evolutiva que haya desarrollado la larva. Estudios en la costa oeste de Estados Unidos han encontrado un patrón semilunar (cada 14 días) en el asentamiento de cangrejos en sistemas con un amplio rango de mareas, como estuarios y lagunas costeras (Moser y MacIntosh 2001; Paula et al., 2001). Este patrón asociado a las fases lunares y la marea se puede deber a un mayor flujo de agua entrante a sistemas estuarinos durante las mareas vivas (Queiroga et al., 2006). Por ejemplo, las megalopas pueden realizar migraciones verticales durante la marea alta, ascendiendo en la columna de agua para aprovechar la corriente entrante (Olmi, 1991).

En aguas de la plataforma continental, la corriente generada por la marea está en el orden de decenas de  $\text{cm s}^{-1}$ , por lo que si se asume que una larva toma ventaja de estas corrientes y controlando su posición vertical en la columna de agua, puede ser transportada hacia costa a una tasa de aproximadamente 2 km por día (Woodmansee, 1966; Hill, 1995). Flores y colaboradores (2002) encontraron que el asentamiento de *P. marmoratus* en el intermareal rocoso de Portugal se correlacionó con un mayor rango entre mareas, descartando la actividad de ondas internas y sugiriendo que se debió a un mayor flujo de agua sobre la zona intermareal durante los días de mayor rango de marea. Otros autores sugieren que el asentamiento durante las mareas vivas de la luna nueva,

se debe a una estrategia utilizada para evitar depredadores visuales al momento de asentarse en la zona intermareal (Acosta et al., 1997, Eggleston et al., 1998).

- Vientos (brisa marina)

La brisa marina es generada debido a un gradiente de presión atmosférica que se genera entre la tierra y el océano. Por la tarde, cuando el sol calienta el aire sobre la superficie terrestre, éste se eleva generando una zona de baja presión que es compensada con el movimiento de aire desde el océano hacia tierra (Shanks, 1995). Esto genera corrientes superficiales dirigidas a costa. Las larvas que permanecen en estos estratos pueden ser transportadas a costa por las corrientes superficiales que se producen, las cuales pueden alcanzar una velocidad de aproximadamente  $10 \text{ cm s}^{-1}$ , alcanzando sus valores máximos en las horas de la tarde. Esto se puede traducir en un transporte de aproximadamente 2 km diariamente, solo por el efecto de la brisa marina (Tapia et al., 2002). Por la noche sucede el proceso contrario. Al enfriarse más rápidamente el aire sobre la superficie terrestre, se genera una zona de alta presión, provocando un flujo de aire desde tierra hacia el océano, por lo que las larvas concentradas en estratos superiores serán transportadas lejos de costa (Shanks, 1995).

Giménez y Dick (2007) encontraron altas tasas de asentamiento de cangrejos en las costas rocosas de Alemania, cuando había eventos de vientos significativos hacia costa. Sin embargo, en la ausencia de estos vientos o en un evento prolongado de vientos hacia fuera de la costa, las tasas de asentamiento disminuían. Debido a que los cangrejos se localizan en estratos superficiales de la columna de agua, su transporte será afectado de

manera importante por las corrientes superficiales que generen los regímenes de vientos (Paula et al., 2006).

- Surgencias y relajamiento

La surgencia ocurre cuando el esfuerzo del viento desplaza a las aguas superficiales fuera de costa mediante el transporte de Ekman, lo que genera que aguas más densas, frías y ricas en nutrientes provenientes de capas subsuperficiales suban a ocupar el volumen desalojado en las inmediaciones de la costa. El relajamiento se caracteriza por una disminución o un cambio de dirección en el esfuerzo del viento causante de la surgencia (Shanks, 1995). El agua más fría y densa fluye ya sea contigua al fondo marino, o en su nivel de densidad, alejándose de costa. En consecuencia, aguas superficiales más cálidas y alejadas de la costa reemplazan estas aguas de mayor densidad (Wing et al., 1995). Durante el evento de surgencia, las larvas que se encuentran en capas inferiores serán transportadas hacia la orilla, y si se encuentran en capas superiores, se alejarán de la costa. Durante el relajamiento se invierte la dirección de los flujos, sucediendo el caso contrario (Miller y Emler, 1997).

Wing y colaboradores (1995) encontraron que el asentamiento de cangrejos braquiuros al norte de California, E.U., está relacionado con eventos de relajación, cuando se detienen o existe una reversión en la dirección de los vientos. La variabilidad del asentamiento dependerá de la intensidad y la periodicidad de las surgencias, las cuales actúan a escala regional (de un par de km hasta varios cientos de km) y dependen de la batimetría y la intensidad y duración de los vientos (Shanks y Brick, 2005).

El transporte por medio de eventos de surgencia o de relajación puede tener un efecto específico para determinados taxa de cangrejos, por ejemplo, Mace y Morgan (2006) midieron el asentamiento de dos especies del género *Cancer* al norte de California, encontrando que *C. magister* se asienta durante condiciones de relajamiento, mientras que *C. antennarius* lo hizo durante eventos de surgencias. Este tipo de estudios sugiere que las larvas de cangrejo pueden regular su movimiento a través de la plataforma continental, mediante migraciones verticales entre estratos de la columna de agua que presenten diferentes direcciones de flujo (Roughan et al., 2005).

- Ondas internas

Otro mecanismo es el transporte por las ondas internas, las cuales actúan en periodos cortos que van de minutos a horas (Cairns, 1967; Lamb, 1997). Son provocadas por la corriente de marea, que al interactuar con el suelo marino (cañones, plataforma continental) ocasionan una alteración en la termoclina, desplazándola de manera vertical (Haury, 1979; Farmer y Smith, 1980). Estas ondas han recibido particular atención en las últimas décadas debido a su importancia en el transporte de nutrientes y organismos planctónicos hacia la zona costera, el cual ocurre cuando se rompe la linealidad de la onda al acercarse a la costa, provocando un movimiento neto de masa (Cummins et al., 2003; Shanks, 2005).

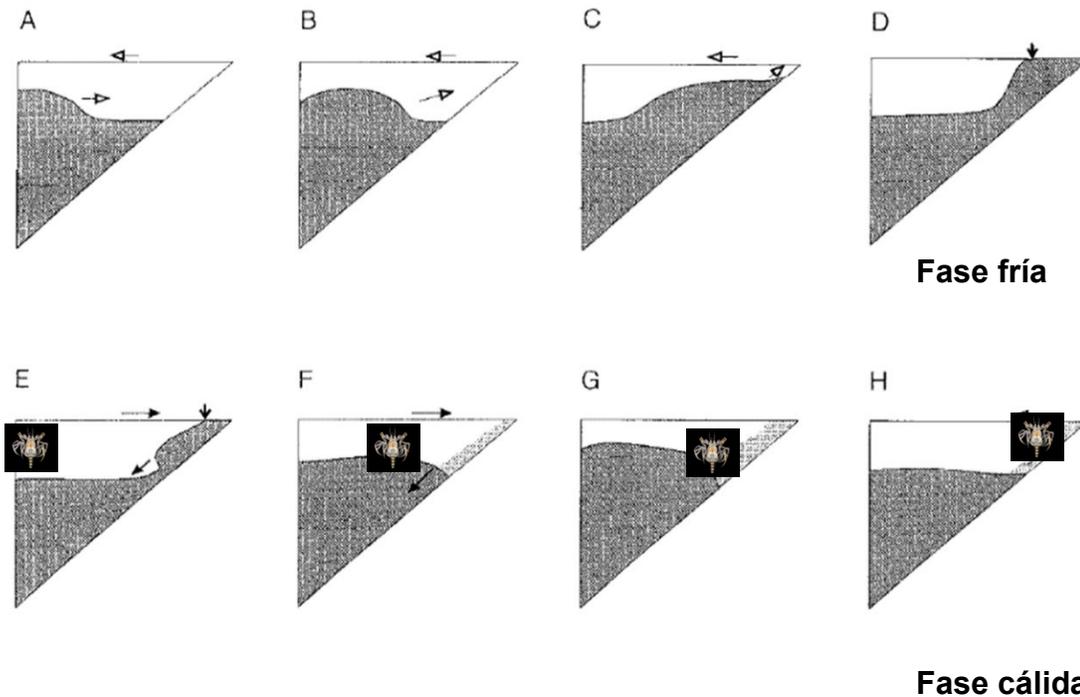
Estas ondas internas se generan cuando existe cierto grado de estratificación en la columna de agua. La onda interna viaja lateralmente con altibajos de las isopícnas, donde se encuentra la frontera entre aguas de diferentes densidades (Shanks, 1983). De la misma manera que una surgencia, el proceso consta de 2 etapas, una fase fría más

densa que la otra (caliente), sin embargo, la diferencia reside en el tiempo que dura cada proceso. La onda interna puede durar horas y está causada por corrientes de marea o vientos, mientras que la surgencia dura varios días y es un proceso de mesoescala causado por vientos y el efecto de coriolis (Pineda, 1991, 1994).

Durante la fase fría de la onda interna, aguas más profundas y frías avanzan hacia la costa, y aguas cálidas de superficie hacia fuera de costa. Posteriormente la masa de agua fría se hunde por gravedad, alejándose de costa y generando que el frente de fase cálida que se estaba lejos llegue a la costa en la superficie. El frente divide las masas de agua concentrando y transportando las larvas pelágicas (Pineda 1994, 1999), por lo que el papel que tienen en su dispersión es determinante (Shanks, 1983; Pineda, 1991; Leichter et al., 1996). La actividad de las ondas internas se puede detectar fácilmente con un arreglo de termistores y corrientímetros.

El periodo de mayor actividad de ondas internas para la Bahía de Todos Santos es en verano, durante los meses de julio y agosto, debido a la fuerte estratificación de la columna de agua (Ladah et al., 2012). Shanks y Wright (1987) encontraron que las larvas de cangrejos grápsidos, entre ellos *P. crassipes*, fueron más abundantes durante anomalías positivas de temperatura, sugiriendo que el transporte de estas larvas se lleva a cabo en zonas de convergencia de ondas internas durante la fase caliente (menos densa) de la onda (Fig.3). Por otro lado, también existen ondas internas con separación entre ellos de un periodo de marea (12.4 horas para la marea semidiurna). Estas ondas generan frentes cálidos y fríos que pueden concentrar larvas y transportarlas hacia costa (Pineda y López 2002; Shanks, 2002; Ladah et al., 2005).

Debido a que la formación y propagación de las ondas internas está relacionada con la amplitud de la marea, aunque no necesariamente con las mareas vivas, se han encontrado pulsos de larvas hacia costa con una periodicidad de 2 semanas (Pineda, 1994; Franks, 1997). Sin embargo, también se ha detectado que el asentamiento puede variar regionalmente entre diferentes fases lunares. En el sur de California, se ha encontrado que *P. crassipes* se asienta justo después de las mareas vivas. Sin embargo en Bodega Bay, al norte de California, no sucede esto, sino que se asientan durante las mareas muertas (Shanks, 1983, 2006). Morgan y colaboradores (2009) estudiaron el asentamiento de larvas de cangrejos en una zona de surgencias al norte de California, encontrando que las megalopas del grupo de *P. crassipes* se asentaban en periodos de mayor rango de marea, a lo que ellos atribuyen como la acción de paquetes de ondas internas con periodicidad de marea.



**Figura 3. Diferentes fases de una onda interna. Las imágenes A, B, C y D corresponden a la fase fría, en donde debido a la onda, se genera un frente de agua más fría sub-superficial hacia costa que desplaza a agua más cálida superficial fuera de costa. Las imágenes E, F, G y H corresponden a la fase caliente de la onda interna, donde las aguas frías que surgieron a estratos superficiales retroceden, dando lugar a que las aguas más cálidas superficiales regresen a costa. Con la hipótesis de que las larvas de megalopa de *P. crassipes* se encuentran en estratos superficiales de la columna de agua, se espera que su transporte hacia un sitio de asentamiento costero se lleve a cabo durante la fase cálida de una onda interna (modificado de Pineda et al., 2007, p. 25).**

Mediante la obtención de series de tiempo de tasas de asentamiento y de variables físicas, este trabajo pretende ayudar a dilucidar los mecanismos que intervienen en el transporte de larvas meroplanctónicas de cangrejo a costa, para que de esta manera se tenga un mayor entendimiento sobre cómo la variación en las condiciones oceanográficas afecta la dinámica poblacional de una especie de cangrejo en las costas rocosas de Baja California.

## 2. Objetivo

- Cuantificar la relación que existe entre el asentamiento de megalopas del cangrejo *P. crassipes* en el intermareal rocoso y los forzamientos físicos potenciales: rango de marea, surgencias, actividad de ondas internas y vientos.

### Objetivos particulares:

- Medir el asentamiento semanal de megalopas por el periodo correspondiente de septiembre del 2012 a mayo del 2013.
- Medir el asentamiento diario de megalopas por el periodo correspondiente del 9 de abril al 9 de mayo del 2013.
- Evaluar si existen diferencias en el patrón de asentamiento semanal y diario entre dos sitios cercanos.
- Medir las condiciones físicas de la columna de agua (temperatura) y de la zona costera (vientos).
- Establecer índices de condiciones físicas para hacer correlaciones.
- Correlacionar los datos de asentamiento con los datos físicos para explorar el forzamiento físico del asentamiento.

### 3. Hipótesis

- En el intermareal rocoso de la playa de San Miguel, Ensenada, el asentamiento del cangrejo *P. crassipes* se relacionará con la actividad de ondas internas y no con el rango máximo de marea, surgencias o vientos de la brisa marina.

## 4. Metodología

### 4.1 Área de estudio

El estudio se realizó en la Playa de San Miguel, Ensenada, Baja California ( $31^{\circ} 55' N$ ,  $116^{\circ} 38' O$ ), dentro de la Bahía de Todos Santos (Fig.1-a). Esta playa está orientada hacia el sur y está expuesta al oleaje. La zona intermareal está conformada por un sustrato rocoso, principalmente cantos volcánicos y basálticos. Las condiciones oceanográficas locales se caracterizan por la presencia de surgencias provocadas por vientos en primavera; una columna de agua mayormente estratificada durante el otoño, ocasionando una mayor actividad y más energía de ondas internas; y un mayor efecto del oleaje durante los meses de invierno.

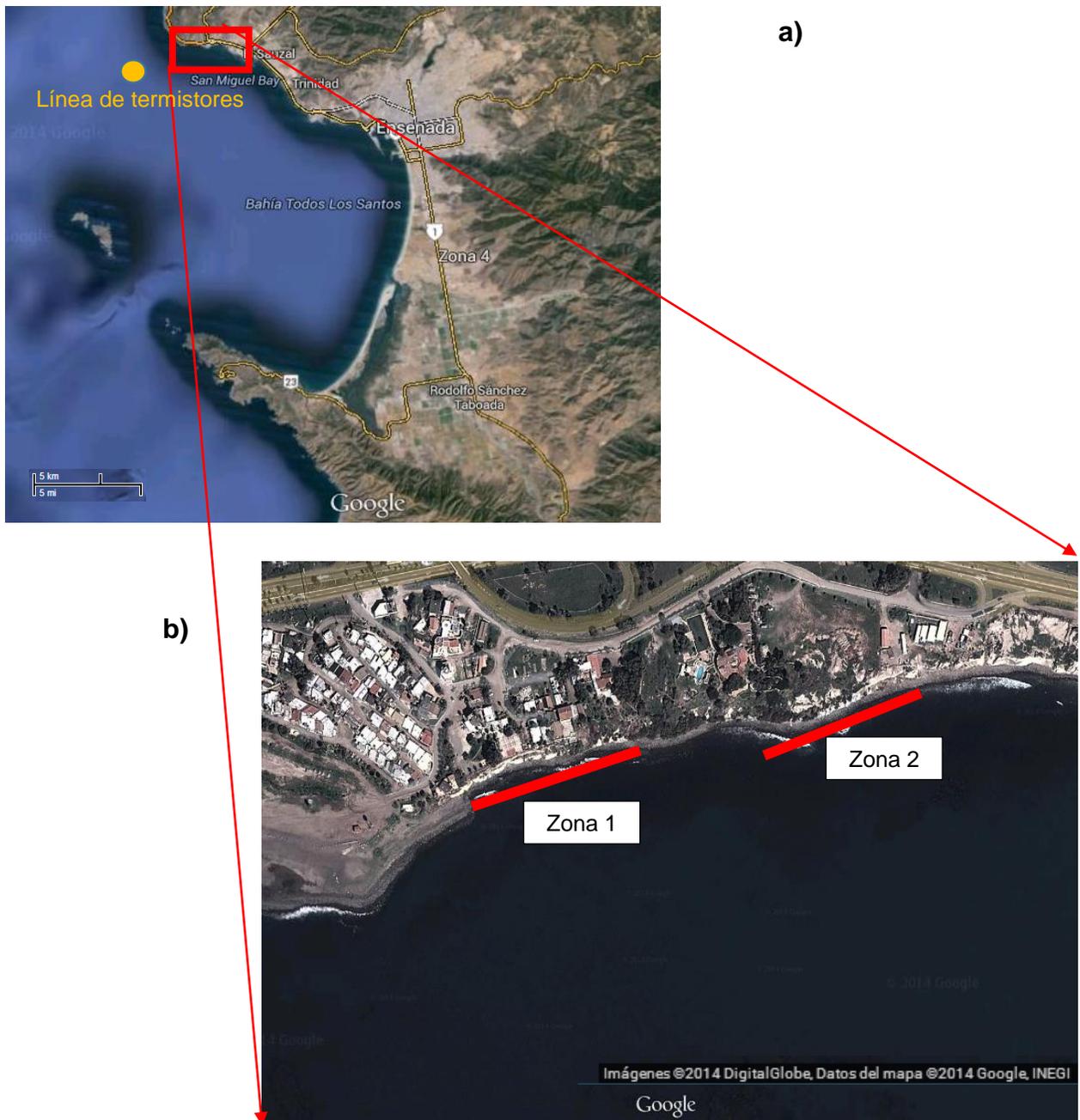
La playa posee una comunidad de invertebrados que se conforma principalmente por la estrella de mar *Pisaster ochraceus*, el erizo morado *Strongylocentrotus purpuratus*, el mejillón *Mytilus californianus*., la anémona *Anthopleura elegantissima*, los balanos *Chthamalus* spp., *Balanus glandula*, *Pollicipes polymerus*, *Tetraclita* spp. y el cangrejo de roca rayado *Pachygrapsus crassipes* (Ladah et al., 2005).

### 4.2 Diseño de muestreo

El muestreo fue realizado en la zona media-baja del intermareal rocoso de la playa de San Miguel (Fig.4-a). Se dividió en 2 etapas, la primera conformada por muestreos semanales del 21 de septiembre de 2012 al 7 de mayo del 2013, con el fin de identificar anomalías y cambios en la composición de la temperatura en la columna de agua, asociados a eventos de surgencias, de relajación o de algún grado de estratificación. La

segunda por muestreos diarios del 9 de abril al 9 de mayo del 2013. Éstos últimos al ser tomados con una frecuencia más alta, de 24 horas, ayudan a que se puedan identificar señales relacionando el asentamiento con la actividad de ondas internas de marea, anomalías en temperatura y con velocidad y dirección del viento.

El área de estudio se dividió en 2 zonas separadas por 250 metros (Fig.4-b). Cada zona estaba conformada por 3 sitios que se dispusieron de manera paralela a la línea de costa. Cada sitio fue de un ancho de 4 metros y estaban separados el uno del otro por 10 metros. En estos sitios se instalaron los cepillos colectores de larvas.



**Figura 4. a) Ubicación del área de estudio (recuadro rojo) al norte de la Bahía de Todos Santos, Baja California. El círculo amarillo representa la estación donde se colocó el arreglo de termistores. b) Ubicación de las zonas en las que se dividió el área de estudio.**

### 4.3 Instalación y colecta de cepillos de asentamiento

Para la colecta de larvas se utilizaron cepillos de madera de 10 cm x 6.5 cm, con cerdas de polipropileno (New York City Industries for the Blind, Inc., NY, EUA). Previo a la instalación, los cepillos se perforaron en su centro y fueron curados en agua de mar filtrada a 20  $\mu\text{m}$  durante 10 días, para crear una película bacteriana que facilita el asentamiento de las larvas.

En el área de estudio se realizaron orificios sobre rocas con un rotomartillo. Posteriormente se pegaron los tornillos de acero inoxidable con rosca a la roca mediante plastilina epóxica durante periodos de marea baja. Los cepillos colectores se colocaron con las cerdas hacia arriba, sobre estos tornillos, y fueron ajustados con una rosca mariposa (Fig.5).



**Figura 5. Foto de un cepillo colector de larvas instalado por 7 días sobre una roca en el intermareal medio-bajo de San Miguel. Se puede observar la capa algal que ha crecido sobre las cerdas.**

- Colecta semanal

Para la colecta semanal, el tiempo de instalación y análisis se basó en lo realizado por Ebert et al. (1994). Se instalaron 24 cepillos (12 x zona) por un periodo de 7-9 días en la zona media-baja intermareal. Al recolectarse los cepillos, se colocaron en una bolsa previamente etiquetada y se sustituía por un cepillo nuevo recién curado. Las muestras recién colectadas se llevaron al laboratorio de Ecología Costera Interdisciplinaria del CICESE.

- Colecta diaria

Se instalaron 12 cepillos (6 x zona) durante la marea baja, por un periodo de 24 horas antes de ser colectados y reemplazados por un juego de nuevos cepillos. De igual manera se colocaron en bolsas previamente etiquetadas y se transportaron al laboratorio.

#### **4.4 Trabajo de laboratorio**

Cada cepillo fue limpiado en un baño ultrasónico con las cerdas hacia abajo por un periodo de 3 a 5 minutos para remover todas las larvas que se hayan asentado sobre las cerdas (Fig. 6). Al momento de aplicar el ultrasonido, se auxilió la limpieza del cepillo mediante leves frotaciones con la yema de los dedos. El material removido fue colectado en una malla de nyltex de 150  $\mu\text{m}$ , la cual se analizó al microscopio estereoscópico para la identificación de megalopas de cangrejo mediante la guía de Smith (1971). Los cangrejos fueron preservados en alcohol al 70% en viales previamente etiquetados.



**Figura 6. Foto de un cepillo en un baño ultrasónico. El ultrasonido duró de 3 a 5 minutos.**

#### **4.5 Mediciones de datos ambientales y oceanográficos**

- Rango de marea

El programa MAR V 1.0 2011 proporcionó los calendarios de marea para la estación de El Sauzal en los meses correspondientes al muestreo. Se tomaron los datos de altura de marea y los días correspondientes a las diferentes fases lunares.

- Temperatura

Temperatura de la columna de agua fue medida desde el 28 de septiembre del 2012 al 9 de mayo del 2013. Se seleccionó una estación con 30 metros de profundidad a 2 km al noroeste de la playa de San Miguel. En esta estación se instaló un arreglo vertical de 15

termistores programados para medir la temperatura cada 5 minutos (HOBO® Temperature TidbiT v2 data loggers, Onset Computer Corp., Boston EUA), con una exactitud de  $\pm 0.2^{\circ}\text{C}$ . La línea de termistores consistía en una línea de polipropileno fijado en un extremo a un peso muerto de 20 kg aproximadamente y en el otro extremo a una boya para permanecer suspendido verticalmente en la columna de agua. Sobre la línea, cada termistor estaba separado el uno del otro por 2 metros, quedando el más profundo a 2 metros sobre el fondo (msf) o 28 metros de profundidad, tomando como referencia el nivel medio de bajamar inferior (BMI) en las tablas de marea. Este arreglo y esta frecuencia son suficientes para identificar las anomalías en temperatura características de la marea interna y ondas internas con periodos mayores de 10 minutos (Pineda, 1995).

- Índice de Bakun de surgencia

Se tomaron datos diarios del índice de Bakun desde el 21 de septiembre del 2012 al 9 de mayo del 2013 desde la base de datos de la National Marine Fisheries Services de la NOAA (<http://www.pfeg.noaa.gov>). El índice se expresa en  $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$  a lo largo de cada 100 metros de costa. Los datos provienen de una estación ubicada en los  $30^{\circ} \text{N}$   $119^{\circ} \text{O}$ .

- Vientos

Datos de velocidad y dirección del viento fueron tomados cada hora durante el periodo de muestreo desde el Observatorio de CICESE, ubicado en el puerto de El Sauzal ( $31^{\circ}53.752'' \text{N}$ ,  $116^{\circ}42.215'' \text{O}$ ) aproximadamente a 2 km del área de estudio.

#### 4.6 Procesamiento de datos

- Rango de marea

Se buscó relación entre el asentamiento de megalopas y la altura de la marea. Para ello se calculó el máximo rango de marea, tomando el valor más alto menos el valor más bajo de altura de la marea en 24 horas. Debido a que en la zona se presenta una marea semidiurna, con dos picos de marea alta y dos picos de marea baja, solamente se tomó en cuenta el de mayor rango.

- Temperatura promedio

Se tomaron todos los valores de los termistores para cada profundidad con intervalo de 60 minutos y se calculó un promedio por periodo de muestro correspondiente (semanal o diario) para cada profundidad.

- Promedio del índice de Bakun

Para calcular el efecto acumulado del índice de Bakun en el asentamiento semanal, se obtuvo un promedio para cada dato en las series de tiempo de asentamiento.

- Índice de ondas internas

Para calcular la actividad de las ondas internas en la columna de agua se utilizó un índice acumulativo de variabilidad física, al que se le llamó Índice de Ondas Internas (IOI) con los valores de temperatura de cada una de las profundidades, considerándose finalmente aquella que presentó el mayor índice de actividad, que fue la de 22 metros sobre el fondo (msf). El IOI fue calculado como la suma sobre cada 24 horas del valor absoluto del cambio de temperatura cada hora, como se muestra en la siguiente ecuación:

$$|\Delta T| = |T_{t+1} - T_t|$$

donde  $T_t$  es la temperatura en un tiempo y  $T_{t+1}$  es la temperatura una hora después. Debido a que el IOI es un índice acumulativo, para realizar una estandarización en los muestreos semanales, que duraban de 7 a 9 días, se realizó un promedio del IOI entre los días que duró el muestreo.

- Dirección y velocidad del viento

Se descompusieron la dirección y la velocidad del viento en sus componentes cartesianos  $u'$  (Este-Oeste) y  $v'$  (Norte-Sur). Se realizaron series de tiempo diarias y semanales para cada componente.

#### 4.7 Análisis de datos

- Variación espacial y temporal en asentamiento

Se realizaron ANOVAs multifactoriales para determinar los efectos de fecha y zona y sus interacciones sobre la abundancia de megalopas asentadas. Se utilizó el programa STATISTICA v. 7.1, 2005 (StatSoft, Inc. 1984-2005).

Debido a que los datos crudos no presentaron normalidad, se realizó una transformación de los datos de asentamiento a su logaritmo ( $\log(x+1)$ ) para homogenizar las variancias y se confirmó mediante la prueba de Cochran. Posteriormente se realizaron las pruebas ANOVA con un valor de alfa de 0.05. Las comparaciones *a posteriori* fueron realizadas con la prueba de Tukey.

- Remoción de la autocorrelación de las series de tiempo

Los datos de asentamiento y de las variables físicas presentaron autocorrelación, debido a que no fueron independientes. Un método efectivo para removerla fue transformando todas las series de tiempo (asentamiento, rango de marea, temperatura, índice de ondas internas, índice de Bakun y vientos) con las primeras diferencias, que son la diferencias resultantes entre datos consecutivos (Pineda y López, 2002). Se usaron estas nuevas series de tiempo con las primeras diferencias para calcular las correlaciones.

- Correlación entre temperatura y velocidad de vientos Norte-Sur en los muestreos semanales

Se realizó un análisis de correlación cruzada de Spearman entre los valores de temperatura a 22 m sobre el fondo (msf) y la primera diferencia de la velocidad del viento en su componente Norte-Sur. Primeramente se realizó un arreglo de las series de tiempo de manera que los datos quedarán al mismo intervalo de tiempo. Para el análisis se tomaron datos cada 6 horas para las dos variables. Se realizaron las correlaciones entre las series simultáneas y retrasadas entre sí de 0 a 5 días. Para graficar las series de tiempo de temperatura y de vientos, se aplicó un filtro de Lanczos a ambas series de tiempo (frecuencia de corte = 0.0006)

Se seleccionó la componente Norte-Sur sobre la Este-Oeste, debido a que la primera implica a los vientos superficiales de la brisa marina. Además, debido al posicionamiento de la playa de San Miguel, son vientos hacia y fuera de la costa.

- Correlación entre índice de ondas internas y velocidad de vientos Norte-Sur en los muestreos diarios

Se realizó un análisis de correlación cruzada de Spearman entre los valores de la primera diferencia del índice de ondas internas a 8 m de profundidad y la primera diferencia de la velocidad del viento en su componente Norte-Sur. Primeramente se filtraron las series de tiempo de manera que los datos quedarán al mismo intervalo de tiempo. Para el análisis se tomó el promedio diario para las dos variables. Se realizaron las correlaciones a un retraso (lag) de 0 a 5 días.

- Correlaciones cruzadas entre la abundancia de megalopas asentadas y la intensidad del forzamiento físico

Para determinar si estas variables físicas (rango de marea, temperatura, índice de ondas internas, índice de Bakun y vientos) se relacionan de manera significativa con el asentamiento de megalopas, se realizaron análisis de correlación de Spearman de manera cruzada con las series de primera diferencia. Estos análisis fueron calculados con un desfase negativo de las condiciones físicas, debido a que la abundancia de cangrejos responde a los cambios físicos que sucedieron en los días anteriores. Se limitó el tiempo de desfase a 0-5 días para las muestras diarias (Queiroga, 2006). Para los muestreos semanales no se calculó desfase.

En el muestreo diario se tomaron 2 conjuntos de datos de asentamiento para correlacionarlos con sus variables físicas. El primero fue una serie de tiempo utilizando todos los días muestreados a lo largo del mes. En el segundo conjunto se consideró solamente el pico de muestreo observado a fin del mes.

## 5. Resultados

A lo largo de 9 meses, se colectaron larvas de megalopa en un total de 56 muestreos, desde septiembre de 2012 hasta mayo del 2013. Se realizaron 26 muestreos semanales desde el 27 de septiembre de 2012 al 7 de mayo del 2013, y 30 muestreos diarios del 9 de abril al 9 de mayo de 2013.

### 5.1 Muestreo semanal (27 de septiembre del 2012 – 7 de mayo del 2013)

Se recolectaron un total de 467 cepillos colectores de larvas. Se obtuvo un total de 737 megalopas del cangrejo *Pachygrapsus crassipes* (Fig.7). La Zona 1 tuvo un promedio de 1.61 megalopas por cepillo día<sup>-1</sup> en todo el periodo de muestreo, mientras que en la Zona 2 fue de 1.59 megalopas por cepillo día<sup>-1</sup>.



**Figura 7. Megalopa recién asentada de *Pachygrapsus crassipes*.**

En la Tabla 1 se muestran los resultados de la prueba ANOVA que agrupa los datos de abundancia promedio de megalopas por cepillo, con los factores Fecha (Fig.8), Zona e interacción de Fecha y Zona (Fig.9). Se encontró que el factor Fecha y la interacción entre Fecha y Zona fueron significativos. No existieron diferencias significativas entre el asentamiento en Zona 1 y Zona 2 para todo el periodo de muestreo ( $p = 0.64$ ).

Los muestreos del 8 de diciembre, 4 y 22 de abril y 7 de mayo presentaron diferencias significativas con respecto a los otros muestreos, teniendo los valores más bajos de megalopas promedio colectadas por cepillo por día.

**Tabla 1. ANOVA con datos de abundancia promedio de larvas por colector semanalmente, SS = suma de cuadrados, GL= grados de libertad, MS = medias cuadráticas, F = estadístico de prueba y  $p$  = valor de significancia.**

	SS	GL	MS	F	$p$
<b>Fecha</b>	7.14	25	0.29	5.8	< 0.01
<b>Zona</b>	0.01	1	0.01	0.2	0.64
<b>Fecha*Zona</b>	2.17	25	0.08	1.6	0.02

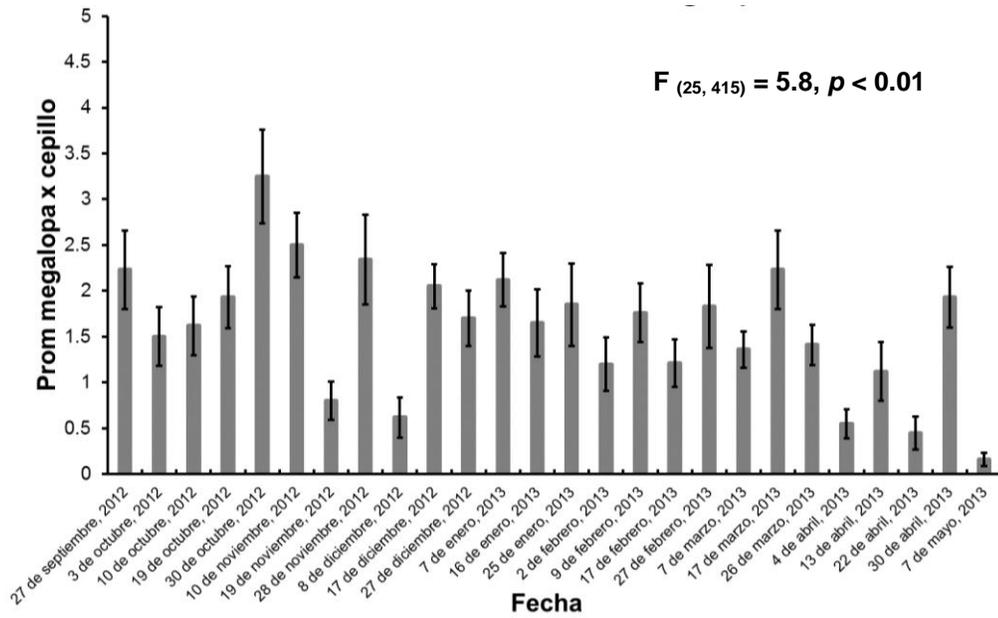


Figura 8. Asentamiento semanal de megalopas en San Miguel (dos zonas promediadas). Barras de error significan error estándar. Los valores de ANOVA representan al factor Fecha.

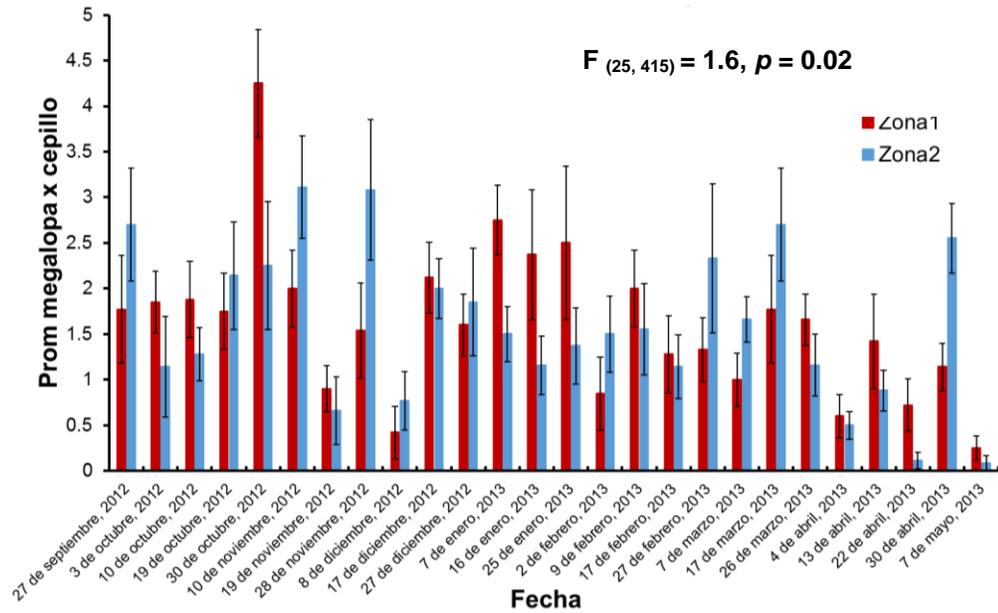


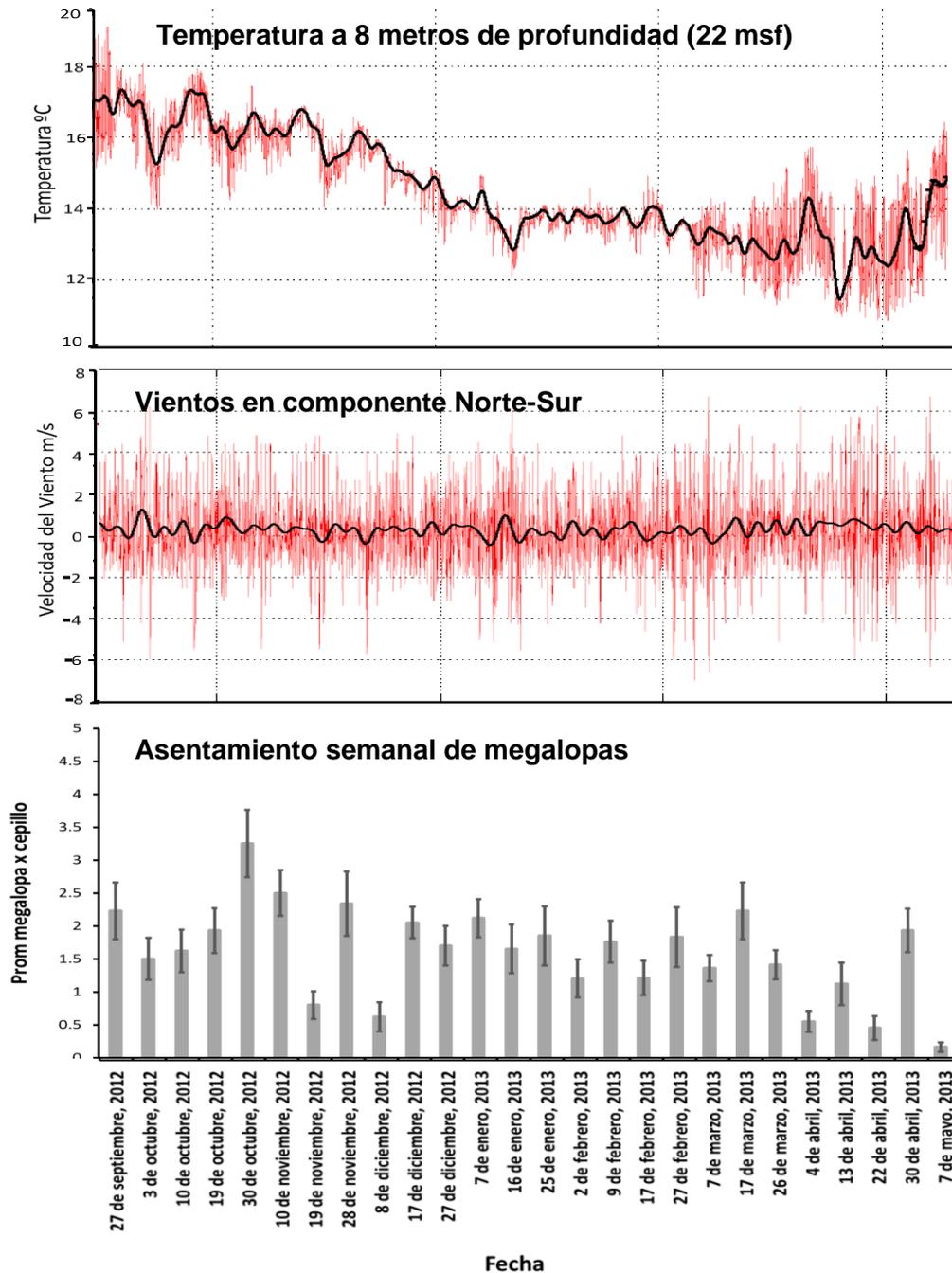
Figura 9. Asentamiento semanal de megalopas separados por Zonas en San Miguel. En rojo se indica a la Zona 1, en azul a la Zona 2. Barras de error significan error estándar. Los valores de ANOVA representan la interacción entre Fecha x Zona.

## 5.2 Variables físicas (muestreo semanal)

- Temperatura y vientos norte-sur

Se observaron fluctuaciones de la temperatura a diferentes profundidades durante el periodo de muestreo. Se tomó en cuenta las profundidades de 29, 21 y 7 metros sobre el fondo (msf) para aguas superficiales, intermedias y cercanas al fondo respectivamente. Se detectó la variación de temperatura en el orden de 4 a 6 °C cada 12.4 horas, característica de la señal semidiurna de la marea. Cambios a esta escala afectan a toda la columna de agua, sin embargo la profundidad donde se presentó la mayor varianza de temperatura en periodos de 60 minutos fue a 22 metros sobre el fondo u 8 metros de profundidad aproximadamente. Hubo una disminución promedio de 4 °C entre octubre y los meses de invierno (enero-marzo), esperado para la variabilidad estacional de la temperatura (Fig.10).

Durante el periodo de muestreo, los vientos en su componente Norte–Sur alcanzaron velocidades máximas cercanas a los  $7 \text{ m s}^{-1}$ . Conforme a la ubicación de la playa de San Miguel, los vientos Norte-Sur son perpendiculares a costa (Fig.10). No se observa una estacionalidad en la intensidad de los vientos, al menos en el periodo de muestreo y en la Playa de San Miguel.



**Figura 10. Series de tiempo de temperatura a 22 msf de profundidad, velocidad de vientos en su componente Norte-Sur y asentamiento promedio de megalopas semanalmente. A las series de tiempo de temperatura y de vientos se les aplicó un filtro de Lanczos (línea negra) para eliminar las variaciones diurnas y de periodos más cortos (señal semidiurna de la marea y señal diurna de la brisa marina).**

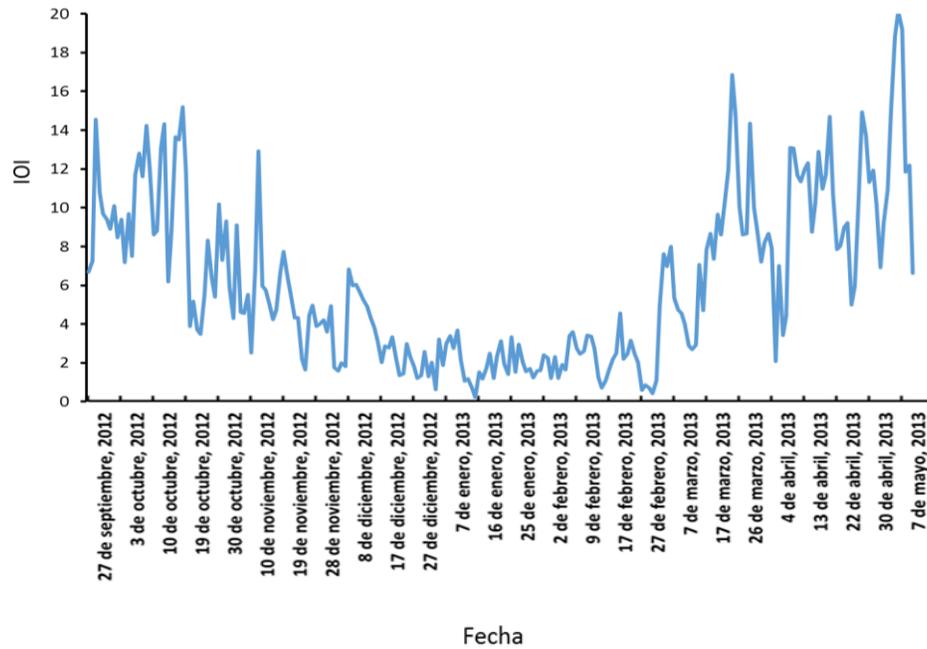
No se encontró correlación entre la variabilidad de los vientos Norte-Sur y la temperatura a 22 msf de profundidad, a un lag de 0 a 5 días (Tabla 2).

**Tabla 2. Resultado del análisis de correlación de Spearman entre la velocidad del viento Norte-Sur y la temperatura a 22 msf a un lag de 0 a 5 días. Ninguno de los valores fueron significativos ( $p < 0.05$ ).**

Días de lag	Valor de r
0 d	0.02
1 d	<0.01
2 d	<0.01
3 d	<-0.01
4 d	<0.01
5 d	<0.01

- Ondas internas

Se registró la actividad de ondas internas a lo largo de todo el periodo de muestreo (Fig.11). Se obtuvieron valores del índice de ondas internas en el rango de 0.1 a 20. El valor máximo se observó en el mes de mayo y el valor mínimo en el mes de enero. Se observa una disminución estacional en la actividad durante los meses de noviembre a febrero.



**Figura 11. Actividad de ondas internas (IOI = índice de ondas internas) a la profundidad de 22 msf durante todo el periodo de muestreo. El índice fue calculado como la suma sobre cada 24 horas del valor absoluto del cambio de temperatura cada hora a 22 msf.**

### 5.3 Correlaciones asentamiento semanal – forzamiento físico

No se encontró correlación significativa entre el asentamiento semanal y ninguna de las variables físicas observadas (Tabla 3).

**Tabla 3. Resultado del análisis de correlación de Spearman para las diferentes condiciones físicas. Ninguno de los valores fueron significativos ( $p < 0.05$ ).**

Cond. Físicas	Valor de r
IOI 22 msf	-0.13
°C 22 msf	-0.09
rango de marea	-0.06
Índice de Bakun	-0.02
Vientos N-S	0

#### 5.4 Muestreo diario (9 de abril – 9 de mayo del 2013)

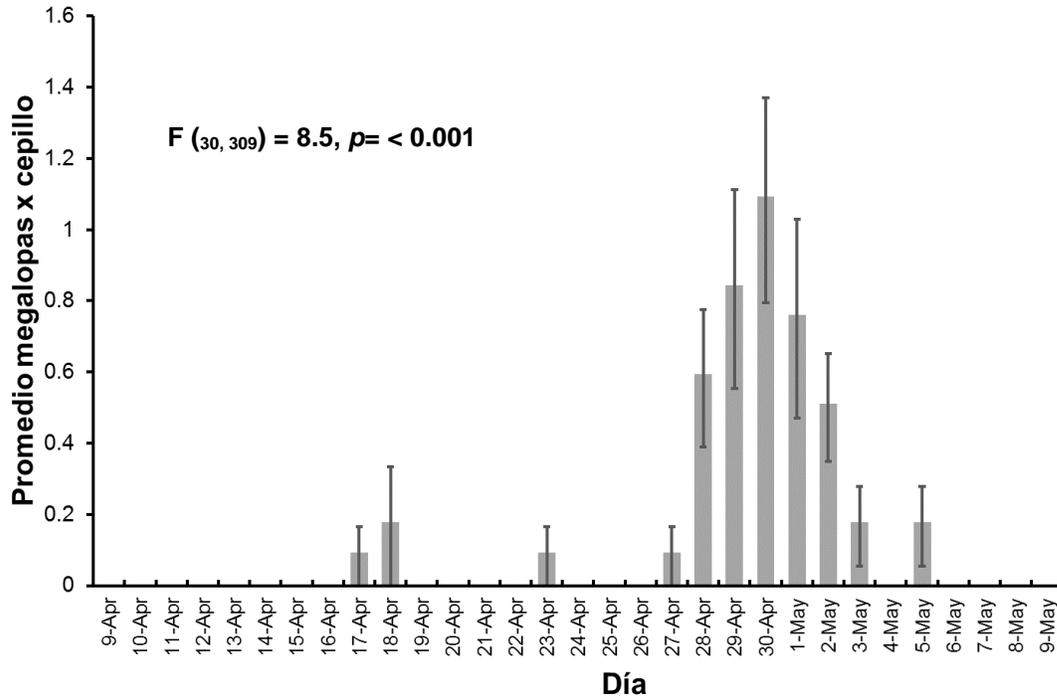
Por el periodo comprendido entre el 9 de abril y el 9 de mayo del 2013, se recolectaron un total de 371 cepillos colectores de larvas. Se obtuvo un total de 55 megalopas del cangrejo *Pachygrapsus crassipes*, resultando en un promedio mensual de 0.14 megalopas por colector.

En la Tabla 4 se muestran los resultados de la prueba ANOVA que agrupa los datos de abundancia promedio de megalopas por cepillo, con los factores Fecha (Fig.12), Zona (Fig.13) e interacción de Fecha y Zona (Fig.14). Se encontró que solamente el factor Fecha mostró valores significativos.

**Tabla 4. ANOVA con datos de abundancia promedio de larvas por colector diariamente, SS= suma de cuadrados, GL= grados de libertad, MS = medias cuadráticas, F = estadístico de prueba y  $p$  = valor de significancia. En rojo se muestran los valores significativos ( $p < 0.05$ ).**

	SS	GL	MS	F	$p$
<b>Fecha</b>	<b>2.10</b>	<b>30</b>	<b>0.07</b>	<b>8.50</b>	<b>&lt; 0.001</b>
<b>Zona</b>	0.03	1	0.03	3.84	0.051
<b>Fecha*Zona</b>	0.31	30	0.01	1.28	0.149

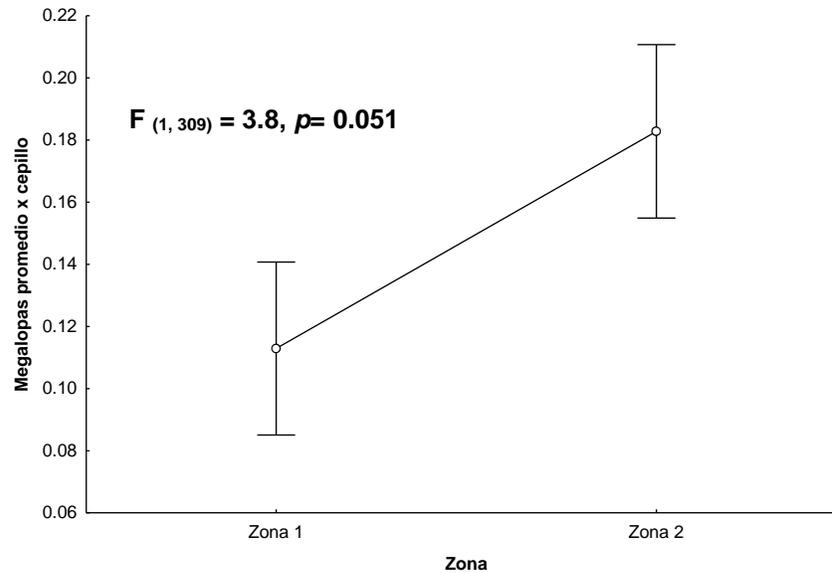
Se detectó un pulso de asentamiento de 7 días consecutivos, del 27 de abril hasta el 3 de mayo. El día en que se registró el mayor asentamiento fue el 30 de abril con 1.2 larvas asentadas por colector (Fig.12).



**Figura 12. Asentamiento diario de megalopas en San Miguel. Las barras indican el promedio de megalopas por cepillo por día. Barras de error significan error estándar. Los valores de ANOVA representan al factor Fecha.**

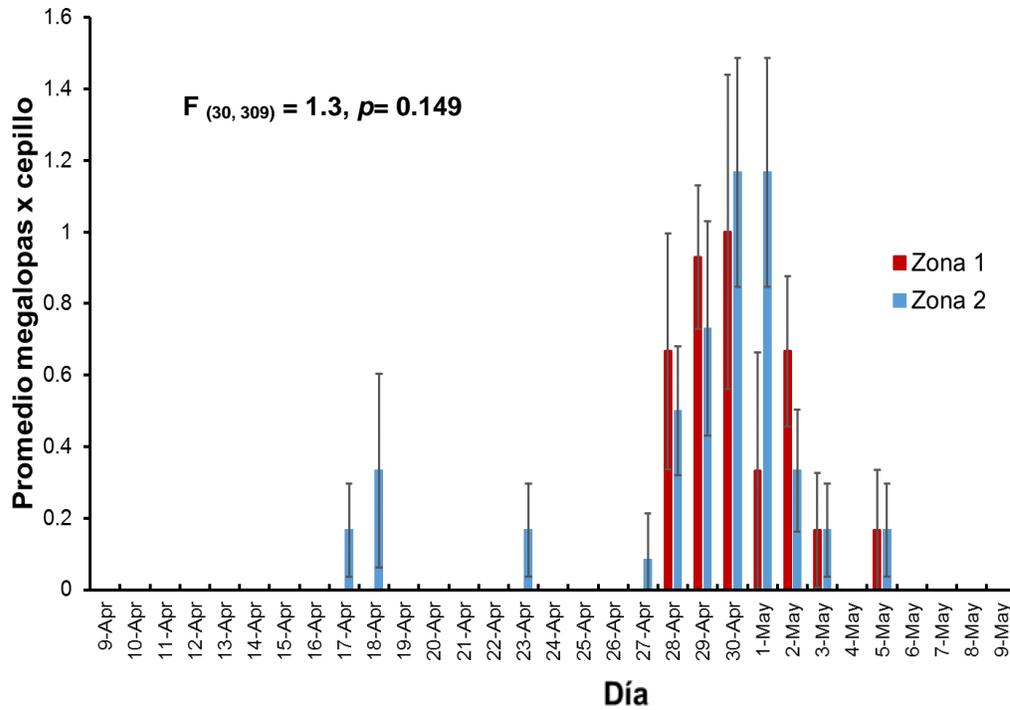
No se detectaron diferencias significativas entre el asentamiento en Zona 1 y Zona 2 para todo el periodo de muestreo (Fig.13), sin embargo el valor  $p$  se encuentra muy cercano al límite ( $p = 0.051$ , con una tendencia de Zona 2 a un mayor asentamiento).

La Zona 1 tuvo un promedio de 0.11 megalopas por cepillo día<sup>-1</sup> en todo el periodo de muestreo, mientras que en la Zona 2 fue de 0.19 megalopas por cepillo día<sup>-1</sup>.



**Figura 13. Asentamiento de megalopas promedio por día de Zona 1 y Zona 2 durante todo el periodo de muestreo. Barras de error significan error estándar. Los valores de ANOVA representan al factor Zona.**

Los resultados de la prueba ANOVA de la interacción entre Fecha y Zonas muestran que no existieron diferencias significativas entre el asentamiento de megalopas en la Zona 1 y la Zona 2 entre fechas del muestreo (Fig.14).



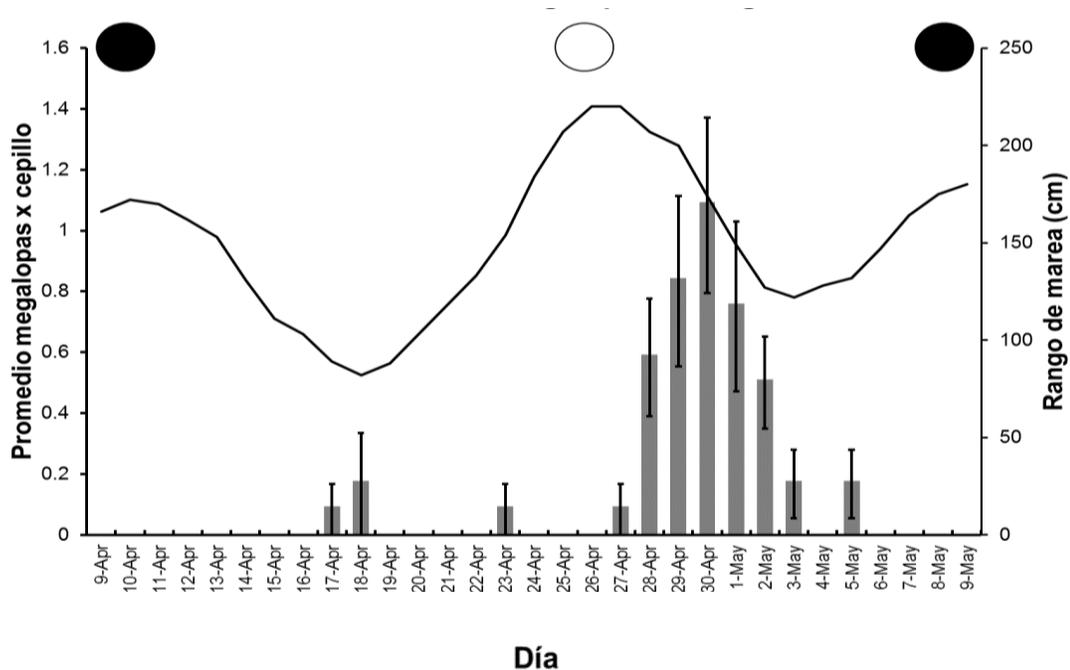
**Figura 14. Asentamiento diario de megalopas por Zonas en San Miguel. En rojo se indica a la Zona 1, en azul a la Zona 2. Barras de error significan error estándar. Los valores de ANOVA representan la interacción entre Fecha x Zona.**

## 5.5 Variables físicas (asentamiento diario)

- Rango de marea

El periodo de muestreo comprendió un ciclo lunar completo, de la luna nueva del 10 de abril a la luna nueva del 9 de mayo del 2013 (Fig.15).

Los picos más altos de rango de marea coincidieron con las fases lunares, encontrándose el valor máximo (225 cm) el día 26 de abril, alrededor de la luna llena. El pulso de asentamiento comenzó 1 día después de la luna llena, ocurriendo en la transición entre marea viva y marea muerta.

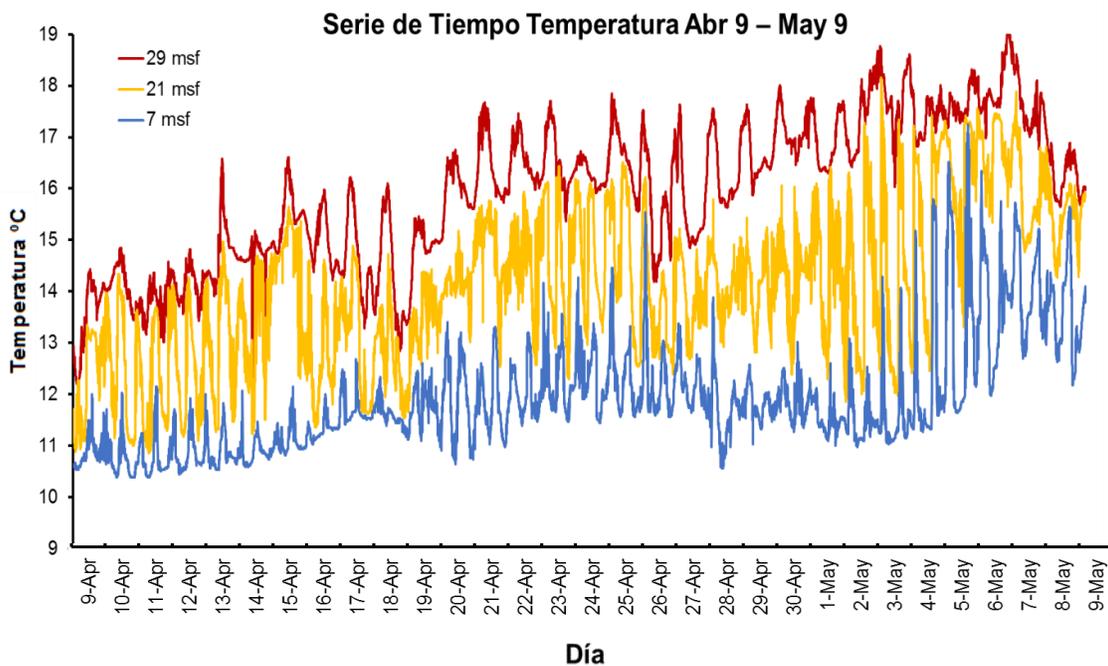


**Figura 15. Asentamiento diario de *P. crassipes* en ambas zonas (barras grises) y el máximo rango de marea semidiurna por cada día de muestreo (línea negra). Las fases lunares correspondientes se muestran con círculos negros para luna nueva y un círculo blanco para la luna llena en la parte superior de la gráfica. El rango de marea se expresa como la diferencia entre el valor máximo y el valor mínimo de altura del nivel del mar.**

## - Temperatura

Se observaron fluctuaciones de la temperatura a diferentes profundidades durante el periodo de muestreo (Fig.16). Tomando en cuenta las profundidades de 29, 22 y 7 metros sobre el fondo para aguas superficiales, intermedias y cercanas al fondo respectivamente. Se detectó la variación de temperatura en el orden de 4 a 6 °C, dos veces al día, característica de la señal semidiurna.

No se detectaron eventos largos de varios días de enfriamiento o calentamiento significativo en la columna de agua, característicos de un evento de surgencia o relajación.



**Figura 16. Serie de tiempo de temperatura de la columna de agua durante el muestreo diario. En rojo se muestra la temperatura de aguas superficiales (29 msf), en amarillo aguas intermedias (22 msf) y en azul aguas cercanas al fondo (7msf).**

- Ondas Internas y Vientos Norte-Sur

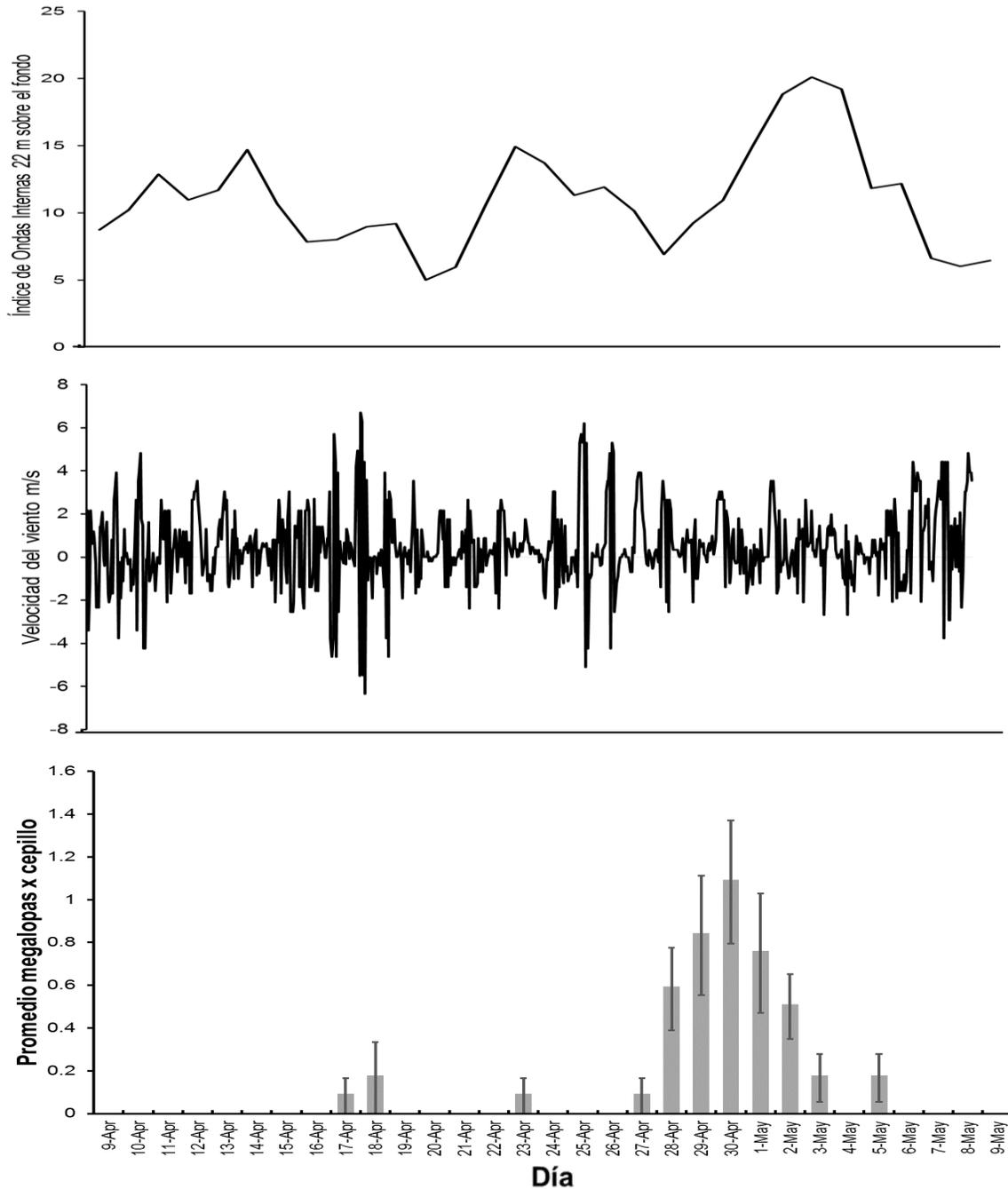
Tomando en cuenta la profundidad de 8 metros que presentó la mayor varianza de temperatura, los días que presentaron un mayor índice de actividad de ondas internas fueron el 14 de abril, 23 de abril y 3 de mayo (Fig.17), siendo en éste último cuando ocurrió el valor máximo del índice (20).

Durante el periodo de muestreo fueron predominantes los vientos en su componente Norte - Sur, que conforme la ubicación de la playa de San Miguel son vientos perpendiculares a costa. Se detectó variabilidad diaria de los vientos hacia y fuera de costa, siendo evidencia de la brisa marina. Se alcanzaron velocidades máximas cercanas a los  $7 \text{ m s}^{-1}$  en los días 18 y 26 de abril del 2013 (Fig.17).

Se encontró correlación entre la variabilidad de los vientos Norte - Sur y la actividad de ondas internas, a un retraso de 2 días (Tabla 5).

**Tabla 5. Resultado del análisis de correlación de Spearman entre la velocidad del viento Norte-Sur y la actividad de ondas internas a un lag de 0 a 5 días. En rojo se muestran los valores significativos ( $p < 0.05$ ).**

Días de lag	Valor de r
0 d	<0.01
1 d	-0.26
2 d	-0.36
3 d	-0.28
4 d	-0.09
5 d	0.29



**Figura 17. Series de tiempo de índice de ondas internas, velocidad de vientos en su componente norte-sur y asentamiento promedio de megalopas diariamente. El índice de ondas internas fue calculado como la suma sobre cada 24 horas del valor absoluto del cambio de temperatura cada hora. La velocidad del viento se midió en m/s, donde valores positivos indican dirección hacia el norte, valores negativos indican dirección hacia el sur.**

## 5.6 Correlaciones asentamiento diario – forzamiento físico

En las tablas 6 y 7 se muestran los valores de correlación cruzada de Spearman, calculados para los valores de asentamiento y los distintos forzadores físicos (rango de marea, temperatura de la columna de agua, ondas internas y vientos en su componente Norte-Sur). Para la tabla 5 se consideraron los datos de todo el mes y para la tabla 6 solamente los del pico de asentamiento, que duró del 27 de abril al 5 de mayo de 2013. Los cálculos se hicieron con un retraso (lag) de 0 a 5 días.

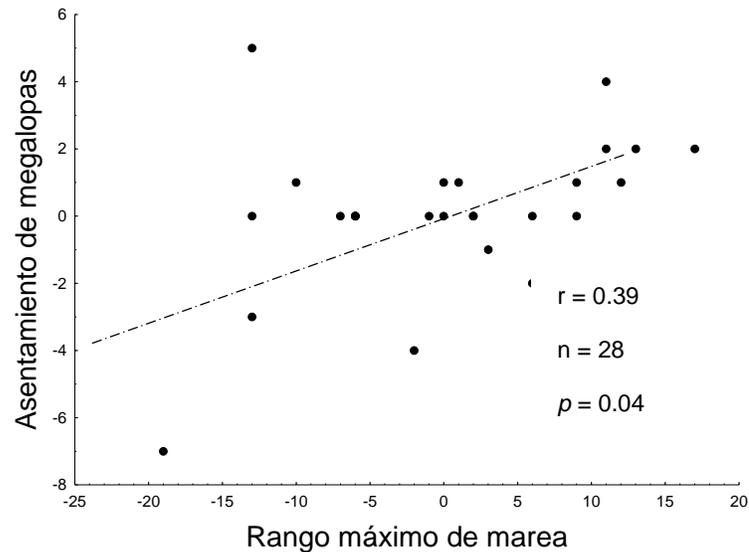
**Tabla 6. Resultados de la correlación cruzadas de Spearman para las diferentes condiciones físicas durante todo el mes de muestreo. Se calcularon con un retraso (lag) de 0 a 5 días. En rojo se muestran los valores r que fueron significativos ( $p < 0.05$ ). Los signos (+) y (-) representan relaciones positivas y negativas entre variables respectivamente.**

Cond. físicas	r	No. de días de lag				
		0d lag	1d lag	2d lag	3d lag	4d lag
Rango de marea	-0.32	0.39	0.00	0.08	0.19	0.04
°C 22msf	0.16	-0.16	-0.04	0.14	-0.15	-0.01
Estratificación	-0.02	-0.14	0.09	-0.11	-0.06	0.27
IOI 22msf	-0.48	0.01	0.00	0.16	0.18	0.10
Vientos N-S	-0.18	-0.06	0.40	-0.15	0.15	-0.13

**Tabla 7. Resultados de la correlación cruzadas de Spearman para las diferentes condiciones físicas durante el pico de asentamiento del 27 de abril al 6 de mayo. Se calcularon con un retraso (lag) de 0 a 5 días. En rojo se muestran los valores r que fueron significativos ( $p < 0.05$ ). El valor en amarillo apenas se rechaza ( $p = 0.053$ ). Los signos (+) y (-) representan relaciones positivas y negativas entre variables respectivamente.**

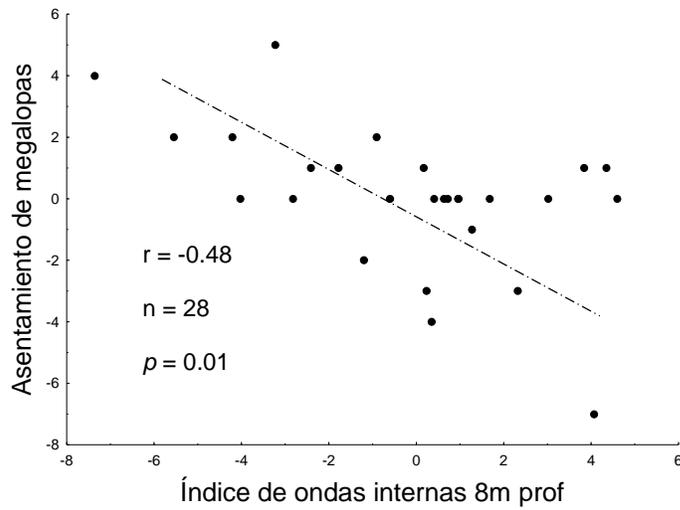
Cond. físicas	r	No. de días de lag				
		0d lag	1d lag	2d lag	3d lag	4d lag
Rango de marea	-0.29	0.43	0.10	0.58	0.28	-0.01
°C 22msf	0.17	-0.20	-0.46	0.23	0.00	0.02
Estratificación	-0.27	-0.41	-0.03	0.11	-0.14	0.31
IOI 22msf	-0.81	-0.27	-0.08	0.35	0.33	0.56
Vientos N-S	-0.54	-0.11	0.66	0.41	0.20	-0.30

En el análisis de correlación cruzada entre el asentamiento durante todo el mes y el máximo rango de marea, se encontró un valor de  $r$  significativo de 0.39 a un retraso (lag) de 1 día (Fig.18). Para el análisis realizado al pico de asentamiento, no se encontraron valores significativos de  $r$ .

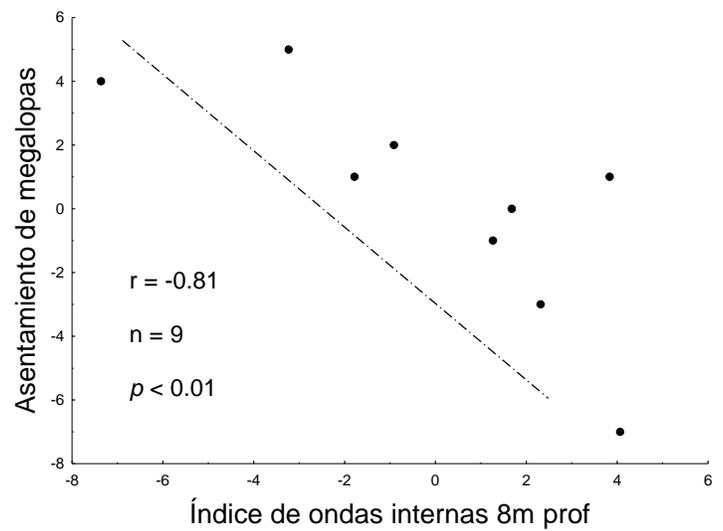


**Figura 18. Correlación de Spearman entre asentamiento diario de megalopas y máximo rango de marea durante todo el mes, a un retraso (lag) de 1 día.**

Para la actividad de ondas internas, el resultado del análisis de correlación cruzada mostró un valor significativo de -0.48 a un retraso de 1 día. Para el pico de asentamiento también mostró un valor significativo de -0.81 a un retraso de 1 día (Fig.19 a, b).

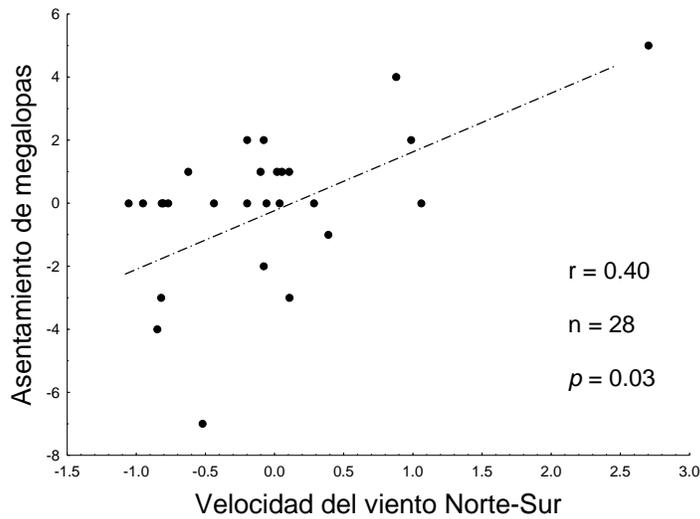


b)

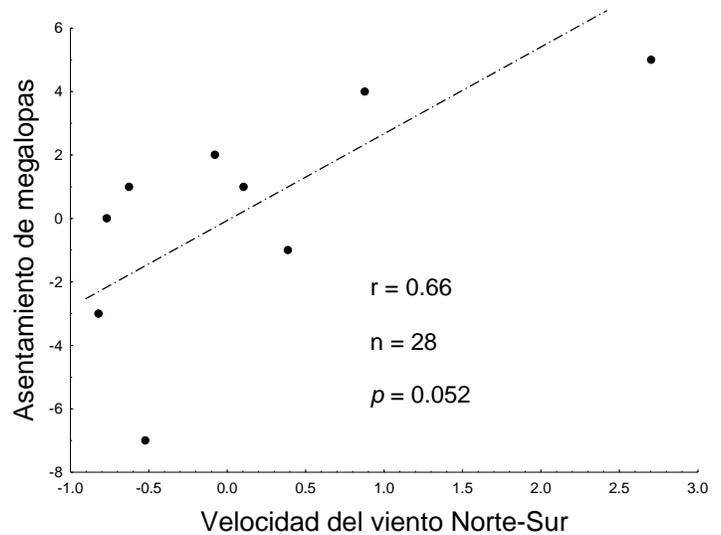


**Figura 19. Correlaciones de Spearman entre el asentamiento de megalopas y el índice de ondas internas sin retraso. En a) se muestran los resultados para todo el mes de muestreo y en b) los resultados del pico de asentamiento.**

Para el análisis de correlación cruzada con la velocidad del viento en su componente norte – sur se encontró un valor significativo de un  $r$  de 0.40 a un retraso de 2 días. Para el pico de asentamiento se encontró un valor de  $r$  de 0.66 que apenas fue rechazado ( $p = 0.052$ ) (Fig.20 – a, b).



b)



**Figura 20. Correlaciones de Spearman entre el asentamiento de megalopas y la velocidad del viento en su componente norte - sur a un retraso (lag) de 2 días. En a) se muestran los resultados para todo el mes de muestreo y en b) los resultados del pico de asentamiento.**

## 6. Discusión

El asentamiento de megalopas del cangrejo *P. crassipes* en el intermareal se midió en muestreos diarios y semanales en dos zonas, encontrándose una baja tasa de asentamiento sin una variabilidad estacional y sin diferencias entre zonas. Durante el estudio, no se encontró correlación entre la temperatura y la velocidad de los vientos norte - sur, contrario a lo que podría esperarse, debido a que son vientos favorables para surgencia, pero sí se encontró una correlación negativa entre la velocidad de los vientos norte - sur y la actividad de ondas internas, posiblemente debido a que los vientos generan mezcla en la columna de agua, lo cual reduce la estratificación que es requisito para la actividad de ondas internas. Los resultados biológicos rechazan la hipótesis propuesta inicialmente, mostrando una correlación negativa entre el asentamiento de megalopas de cangrejo y la actividad de ondas internas. Durante los muestreos semanales no se detectó ninguna correlación entre el asentamiento y algún forzador físico. En los muestreos diarios, el rango de marea se correlacionó con el asentamiento de megalopas a un retraso de 1 día, mientras que la velocidad del viento norte - sur tuvo correlación significativa a un retraso de 2 días. Esto sugiere que los eventos de asentamiento para el cangrejo *P. crassipes* responden a una suma de factores físicos que actúan sobre la columna de agua en días previos (rango de marea y vientos), y no a la actividad de ondas internas como que se había hipotetizado.

La tasa de asentamiento semanal fue constante a lo largo de los meses de muestreo (septiembre - mayo), a excepción de 5 fechas donde se encontraron tasas significativamente bajas, posiblemente debido a la falta de un acervo de larvas competentes en las aguas adyacentes al sitio de muestreo. Aunque se ha reportado que *P. crassipes* tiene su principal época de asentamiento durante los meses de verano, en

estudios realizados en la costa oeste de Estados Unidos se ha encontrado que sucede durante los meses de otoño y primavera. Por ejemplo, Shanks (2004) midió el asentamiento de este cangrejo al sur de California y observó que está presente a lo largo de todo el año, presentando los picos más grandes entre los meses de septiembre y marzo. Roegner et al. (2007) en un estudio realizado en un estuario en Oregon, Estados Unidos, encontró que la principal época de asentamiento fue entre los meses de octubre y abril. A pesar de que en este trabajo no se muestreó durante un año completo, los resultados coinciden con la época de asentamiento reportada para la costa del Pacífico Nororiental.

Durante el muestreo diario se detectó un pulso de asentamiento a finales de abril de 2013 que tuvo una duración 10 días. Esto concuerda con otros estudios donde se reporta que el asentamiento de cangrejos se presenta por medio de pulsos que llegan a durar de 1 a 2 semanas (Flores et al, 2002; Queiroga et al, 2006; Giménez y Dick, 2007). Sin embargo esto no sucedió durante el muestreo semanal del presente trabajo, posiblemente por el efecto acumulativo del asentamiento durante el tiempo de permanencia del cepillo en el intermareal.

La tasa de asentamiento entre las dos zonas no mostró diferencias significativas tanto en el muestro semanal como en el diario. Flores et al. (2002) tampoco encontró variación espacial en el asentamiento de cangrejos entre zonas de muestreo, explicando que estas variaciones espaciales comienzan a presentarse cuando los sitios están alejados más de 2 km entre sí, debido a las características hidrológicas del lugar, como corrientes superficiales u ondas internas, y no a la heterogeneidad del sustrato. En el presente trabajo se proporcionó el mismo sustrato a los dos sitios, que estaban separados

aproximadamente 200 metros, por ello era de esperarse que no se encontraran diferencias significativas entre sitios, a pesar de que éstos fueran diferentes entre sí.

La tasa de asentamiento semanal tuvo valores máximos que llegaron a las 3.2 larvas colector<sup>-1</sup>, lo que coincide con otros trabajos reportados para cangrejos braquiuros en el intermareal. Vargas y colaboradores (2004) utilizaron pequeñas jergas (Tuffy<sup>R</sup>) en las costas rocosas de Chile y encontraron valores máximos de 3.5 larvas colector<sup>-1</sup>. Por otro lado, Flores et al. (2002) utilizando trampas de red en las costas de Portugal encontraron valores máximos de 1.2 larvas colector<sup>-1</sup> para el congénere *P. marmoratus*. Por lo tanto, se puede concluir que la utilización de cepillos de madera como colectores de larvas en intermareal resultó ser un método eficaz, al igual que otros que se han usado para medir asentamiento en estos ambientes.

Con respecto a las mediciones de las condiciones físicas, no se encontró una correlación entre la temperatura y la velocidad de los vientos norte - sur, al contrario de lo que podría esperarse, ya que son vientos favorables para surgencias y por ende se esperaba una señal de enfriamiento del agua como respuesta a los eventos de vientos (Shanks, 1995). Una de las explicaciones que se han atribuido a este fenómeno es que la Bahía de Todos Santos actúa como una trampa de surgencias, es decir, que cuando existe un evento de enfriamiento fuera de la bahía, las aguas que entran a la bahía son retenidas lo suficiente para ser calentadas por medio de radiación solar, lo que resulta en una diferencia de aproximadamente 4 °C entre aguas dentro de la bahía a aguas fuera de ella (P. Pérez-Brunius, Comunicación Personal).

Durante todo el periodo de muestreo, la actividad de ondas internas estuvo presente observándose un patrón estacional, teniendo mayor variabilidad durante los meses de

septiembre, octubre y noviembre, y baja actividad durante los meses de diciembre a marzo, como se esperaría debido a la poca estratificación en la temporada de tormentas, las cuales provocan mezcla en la columna de agua (Ladah et al., 2012). Durante el mes de abril y mayo, cuando se realizó el muestreo diario de megalopas, la actividad de ondas internas presentó una relación negativa con la velocidad de los vientos a un retraso de 2 días y no se detectaron eventos de varios días de enfriamiento o calentamiento significativo en la columna de agua, característicos de un evento de surgencia o relajación. Este patrón era esperado, debido a que durante la época de surgencias (primavera) cuando no existen vientos favorables para surgencias, existe un mayor grado de estratificación, lo cual es un requisito para la actividad de ondas internas. La estacionalidad de estos factores y el deslague entre la velocidad de los vientos y la temperatura de la columna de agua sugiere que existen mecanismos más complejos que merecen un estudio más profundizado en la zona costera de la bahía.

El asentamiento semanal no se correlacionó con ningún forzador físico, sin embargo el asentamiento diario se correlacionó de manera negativa con actividad de ondas internas sin retaso, con el rango de marea a un retraso de 1 día, y con la velocidad del viento norte - sur a un retraso de 2 días. Por lo tanto, a escalas cortas de tiempo (diaria), los resultados del presente trabajo sugieren a la altura de la marea y al viento como posibles responsables en el asentamiento, y no a las ondas internas, rechazando la hipótesis propuesta inicialmente. Morgan et al. (2009) menciona que a intervalos de muestreo de una semana o mayores, es difícil encontrar relación entre el asentamiento de invertebrados marinos y eventos de vientos o ciclos de marea. Wing et al. (1995) realizó muestreos a intervalos semanales y buscó correlación con anomalías de temperatura, periodos de enfriamiento o calentamiento que hayan tenido una duración mayor a 14

días. En este trabajo no se encontraron eventos prolongados de enfriamiento o calentamiento de la columna de agua que pudieran ser analizados con las series de tiempo de asentamiento. En los muestreos diarios, solamente en el análisis con la serie de tiempo completa se detectó una correlación positiva con el rango de marea, lo que se debe probablemente a que también hubo asentamiento a tasas menores durante la marea muerta, debilitando la señal del rango máximo de marea.

Los resultados del presente trabajo sugieren que el asentamiento se relaciona a una suma de factores entre los vientos en su componente norte - sur (hacia costa) y algún tipo de flujo generado por las mareas. Esto coincide con lo reportado para las costas de Portugal, donde el aporte de larvas de cangrejos hacia los estuarios se relacionó a una combinación entre los vientos y la corriente de marea (Queiroga y Blanton, 2004; Paula et al, 2006; Queiroga et al, 2006).

El efecto de los vientos a un retraso de 2 días pudo haber acercado a las larvas en primera instancia a aguas cercanas a la playa de San Miguel. Se sabe que las larvas de *P. crassipes* se encuentran en las capas superiores de la columna de agua donde podrían aprovechar la brisa marina hacia costa durante el día y realizar una migración a aguas más profundas durante la noche para evitar la brisa en dirección contraria (Jacinto y Cruz, 2008; Shanks, 1995, 2006). La brisa marina durante el día puede alcanzar una velocidad de aproximadamente  $10 \text{ cm s}^{-1}$ , alcanzando sus valores máximos en las horas de la tarde. Esto se puede traducir en un transporte de aproximadamente 2 km diarios (Tapia et al, 2002), por lo que se puede inferir que el viento a un retraso de 2 días pudo haber tenido efecto en acercar larvas a costa, que estuvieran a un rango de distancia de 4 km aproximadamente.

Finalmente, el efecto de la marea a un retraso de 1 día pudo haber generado corrientes residuales que habrían empujado a las larvas hacia la zona intermareal. Roegner (2007) sugiere que los cangrejos realizan migraciones verticales para aprovechar estas corrientes durante las mareas vivas para llegar a ambientes estuarinos. Flores et al. (2002) menciona que para costas rocosas, la relación entre rango de marea y asentamiento se debe principalmente a un mayor flujo de agua sobre las rocas del intermareal, lo que traería consigo una mayor densidad de larvas sobre costa. En aguas de la plataforma continental la velocidad de la corriente generada por la marea está en el orden de decenas de  $\text{cm s}^{-1}$ , por lo que si se asume que una larva toma ventaja de estas corrientes puede ser transportada hacia costa a una tasa de aproximadamente  $2 \text{ km día}^{-1}$  (Woodmansee, 1966; Hill, 1995). Por lo tanto, el efecto de la marea a un retraso de 1 día, pudo haber empujado finalmente hacia la zona intermareal a megalopas que se hayan encontrado dentro de un rango de 4 km aproximadamente que se acercaron con vientos anteriormente.

A pesar de que se han reportado a las ondas internas como principal mecanismo de transporte de larvas de *P. crassipes* a costa en el sur de California (Shanks, 1983, 2004), los resultados del presente trabajo difieren en ello. La principal razón puede ser el método de muestreo, ya que nunca se había llevado a cabo un estudio de asentamiento de esta especie en la zona intermareal, mientras que los trabajos previos se habían realizado en la columna de agua, alejados de costa. En los últimos años se ha estudiado el efecto que puede tener el rompe olas como barrera para el transporte de larvas lejos y cerca de costa (Rilov et al, 2009). Esto puede impedir que larvas que viajen a través de ondas internas lleguen hasta la zona intermareal. Por ello, los datos recabados en el presente trabajo sugieren que una suma de factores entre los vientos hacia costa y un amplio rango

de marea, pueden ayudar a las larvas de *P. crassipes* cruzar la barrera física generada por el rompe olas y así alcanzar la zona intermareal.

## 6. Conclusiones

- La tasa de asentamiento fue constante a lo largo de todo el periodo de muestreo, coincidiendo con los meses reportados para la costa del Pacífico Nororiental (septiembre – marzo).
- No se encontraron diferencias espaciales entre Zona 1 y Zona 2 tanto en los muestreos semanales como en los diarios.
- Se rechazó la hipótesis propuesta inicialmente, existiendo una correlación negativa entre el asentamiento y la actividad de ondas internas.
- Existió una correlación positiva entre asentamiento y los vientos norte – sur y rango de marea, a un retraso de 2 y 1 día respectivamente.
- Los resultados sugieren que la brisa marina puede ayudar a acercar a las larvas a costa mientras que un alto rango de marea puede ser importante en el empuje de las larvas a la zona intermareal.

## Referencias bibliográficas

- Acosta, C.A., Matthews, T.R. y Butler, M.J. (1997). Temporal patterns and transport processes in recruitment of spiny lobster (*Panulirus argus*) postlarvae to South Florida. *Marine Biology*. 129: 79-85.
- Barry, J. y Ehret, M. (1993). Diet, food preference, and algal availability for fishes and crabs on intertidal reef communities in Southern California. *Environmental Biology of Fishes*. 37: 75-95.
- Cairns, J.L. (1967). Asymmetry of internal tidal waves in shallow coastal waters. *Journal of Geophysical Research*. 72(14):3563-3565.
- Carr, S.D., Capet, X.J., McWilliams, J.C., Pennington, J.T. y Chavez, F.P. (2008). The influence of diel vertical migration on zooplankton transport and recruitment in an upwelling region: estimates from a coupled behavioral-physical model. *Fisheries Oceanography*. 17(1):1-15.
- Cassone, B. y Boulding, E.G. (2006). Genetic structure and phylogeography of the lined shore crab, *Pachygrapsus crassipes*, along the northeastern and western Pacific coasts. *Marine Biology* 149: 213–226.
- Clancy, M., Cobb, J.S. (1997). Effect of wind and tidal advection on distribution patterns of rock *Cancer irroratus* megalopae in Black island Sound, Rhode Island. *Marine Ecology Progress Series*. 132: 217-225.
- Clemente, S., Hernández, J.C., Montaña-Moctezuma, G., Russell, M.P. y Ebert, T.A. Predators of juvenile sea urchins and the effect of habitat refuges. *Marine Biology*. 160: 579-590.
- Connell, J.H. (1985). The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 93:11-45.
- Crisp, D. (1974). Factors influencing the settlement of marine invertebrate larvae. In: Grant, P., Mackie, A. (eds). *Chemoreception in marine organisms*. Academic Press. New York, pp. 177-265
- Cummings, P., Vagle, S., Armi, L. y Farmer, D.M. (2003). Stratified flow over topography: upstream influence and generation of nonlinear internal waves. *Proceedings of the Royal Society of London A*. 459(2034):1467-1487.
- Dudas, S.E., Rilov, G., Tiburczy, J. y Menge, B.A. (2009). Linking larval abundance, onshore supply and settlement using instantaneous versus integrated methods. *Marine Ecology Progress Series*. 387:81-95.

- Ebert, T.A., Schroeter, S.C., Dixon, J.D. y Kalvass, P. (1994) Settlement patterns of red and purple sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus*) in California, USA. *Marine Ecology Progress Series*. 111: 41-52.
- Eggleston, D.B., Lipcius, R.N., Marshall, L.S. y Ratchford, S.G. (1998). Spatio-temporal variation in postlarval recruitment of the Caribbean spiny lobster in the central Bahamas: lunar and seasonal periodicity, spatial coherence, and wind forcing. *Marine Ecology Progress Series*. 174: 33-49.
- Epifanio, C.E. y Garvine, R.W. (2001). Larval transport on the Atlantic continental shelf of North America: a review. *Estuarine and Coastal Shelf Sciences*. 52: 51–77.
- Farmer, D.M. y Smith, J.D. (1980). Tidal interaction of stratified flow with a sill in Knight Inlet. *Deep-Sea Research*. 27A: 239-254.
- Flores, A.A.V., Cruz, J. y Paula, J. (2002). Temporal and spatial patterns of brachyuran crab megalopae at a rocky coast in Central Portugal. *Marine Ecology Progress Series*. 229: 207-220.
- Franks, P. (1997). Spatial patterns in dense algal blooms. *Limnology Oceanography*. 42: 1297–1305.
- Giménez, L. y Dick, S. (2007). Settlement of shore crab *Carcinus maenas* on a mesotidal open habitat as a function of transport mechanisms. *Marine Ecology Progress Series*. 338: 159-168.
- Haury, L.R. (1979). Tidally generated internal wave packets in Massachusetts Bay. *Nature*. 278:312-317
- Hiatt, R.W. (1948). The biology of the lined shore crab, *Pachygrapsus crassipes* Randall. *Pacific Science*. 2: 135-213.
- Hill, A.E. (1995). Vertical migration in tidal currents. *Marine Ecology Progress Series*. 75: 39–54.
- Jacinto, D. y Cruz, T. (2008). Tidal settlement of the intertidal barnacles *Chthamalus spp.* in SW Portugal: interaction between diel and semi-lunar cycles. *Marine Ecology Progress Series*. 366: 129–135.
- JHT's Planetary Pixel Emporium, 2012. Imagen modificada de <http://http://planetpixelemporium.com/earth.html>.
- Knox, G.A. (2001). *The Ecology of seashores*. CRC Press. Boca Raton, Florida. 557p.
- Ladah, L.B., Filonov, A., Lavín, M.F., Leichter, J.J., Zertuche-González, J.A. y Pérez-Mayorga, D.M. (2012). Cross-shelf transport of sub-thermocline nitrate by the internal tide and rapid (3-6 h) incorporation by an inshore macroalga. *Continental Shelf Research*. 42: 10-19.

- Ladah, L.B., Tapia, F.J., Pineda, J. y López, M. (2005). Spatially heterogenous, synchronous settlement of *Chtamalus* spp. larvae in northern Baja California. *Marine Ecology Progress Series*. 302: 177-185.
- Lamb, K.G. (1997). Particle transport by nonbreaking, solitary internal waves. *Journal of Geophysical Research*. 102(C8):18641-18660.
- Largier, J.L., Magnell, B.A. y Winant, C.D. (1993). Subtidal circulation over the northern California shelf. *Journal of Geophysical Research*. 98: 18147-18179.
- Leichter, J.L. (1996). Pulsed delivery of subthermocline water to Conch Reef (Florida Keys) by internal tidal bores. *Limnology and Oceanography*. 41(7):1490-1501.
- Leichter, J.L., Deane, G.B. y Stokes, M.D. (2005). Spatial and temporal variability of internal wave forcing on a coral reef. *Journal of Physical Oceanography*. 35:1945-1962.
- Mace, A.J. y Morgan, S.G. (2006). Biological and physical coupling in the lee of a small headland: contrasting transport mechanisms for crab larvae in an upwelling region. *Marine Ecology Progress Series*. 324: 185-196.
- Mense, D.J., Posey, M.H., West, T. y Kincheloe, K. (1995). Settlement of brachyuran postlarvae along the North Carolina coast. *Bulletin of Marine Science*. 57:793–806.
- Miller, B.A. y Emllet, R.B. (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.
- Morgan, S.G., Fisher, J.L. y Mace, A.J. (2009). Larval recruitment in a region of strong, persistent upwelling and recruitment limitation. *Marine Ecology Progress Series*. 394: 79-99.
- Morihisa, T., 2011. *Pachygrapsus crassipes*. Recuperada de [http://www.takuyamorihisa.com/gallery/animalia/arthropoda/malacostraca/decapoda/grapsidae/pachygrapsus/crassipes/p\\_crassipes.html](http://www.takuyamorihisa.com/gallery/animalia/arthropoda/malacostraca/decapoda/grapsidae/pachygrapsus/crassipes/p_crassipes.html)).
- Moser, S.M. y Macintosh, D.J. (2001). Diurnal and lunar patterns of larval recruitment of brachyura into a mangrove estuary system in Ranong Province, Thailand. *Marine Biology*. 138: 827–841.
- Olmi, E.J.I. (1991). Immigration of blue crab megalopae in the York River, Virginia: patterns and processes. *Journal of Shellfish Research*. 10: 305.
- Paula, J., Dray, T. y Queiroga, H. (2001). Interaction of offshore and inshore processes controlling settlement of brachyuran megalopae in Saco mangrove creek, Inhaca Island (South Mozambique). *Marine Ecology Progress Series*. 215: 251–260.

- 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. (1999). Circulation and larval distribution in internal tidal bore warm fronts. *Limnology and Oceanography*. 44(6):1400-1414.
- Pineda, J. y Lopez, M. (2002). Temperature, Stratification and barnacle larval settlement in two Californian sites. *Continental Shelf Research*. 22(8):1183-1198.
- Pineda, J., Hare, J. y Sponagule, S. (2007). Larval transport and dispersal in the coastal ocean and consequences for population connectivity. *Oceanography*. 20(3):22-39.
- Quammen, M. (1984). Predation by shorebirds, fish, and crabs on invertebrates in intertidal mudflats: an experimental test. *Ecology*. 65: 529-537.
- Queiroga, H. y Blanton, J. (2004). Interactions between behavior and physical forcing in the control of horizontal transport of decapod crustacean larvae. *Advances in Marine Biology*. 47: 107-214.
- Queiroga, H., Almeida, M.J., Alpuim, T., Flores, A.A.V., Francisco, S., González-Gordillo, I., Miranda, A.I., Silva, I. y Paula, J. (2006) Tide and wind control of megalopal supply to estuarine crab populations on the Portuguese west coast. *Marine Ecology Progress Series*. 307: 21-36.
- Rilov, G., Dudas, S.E., Menge, B.A., Grantham, B.A., Lubchenco, J. y Schiel, D.R. (2008). The surf zone: a semi-permeable barrier to onshore recruitment of invertebrate larvae? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 361: 59-74.
- Roegner, G.C., Armstrong, D.A. y Shanks, A.L. (2007). Wind and tidal influences on larval crab recruitment to an Oregon estuary. *Marine Ecology Progress Series*. 351: 177-188.
- Roughan, M., Mace, A.J., Largier, J.L., Morgan, S.G., Fisher, J.L. y Carter, M.L. (2005). Subsurface recirculation and larval retention in the lee of a small headland: a variation on the upwelling shadow theme. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 110:C10.
- Roughgarden, J., Gaines, S. y Possingham, H. 1988. Recruitment dynamics in complex life-cycles. *Science* 241(4872):1460-1466.
- Scheltema, R. S. (1974). Larval settlement of marine invertebrates. *Thalassia jugosl.* 10: 275-297.

- 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. *Biological Bulletin*. 170(3):429-440.
- Shanks, A.L. (1987). Onshore transport of an oil spill by internal waves. *Science, New Series*. 235(4793):1198-1200.
- Shanks, A.L. (1995). Mechanisms of cross-shelf larval dispersal of larval invertebrates and fish. In: McEdward (ed.). *Ecology of Marine Invertebrate Larvae*. CRC Marine Science Series. Boca Raton, Florida. pp.323-367.
- Shanks, A.L. (2006). Mechanisms of cross-shelf transport of crab megalopae inferred from a time series of daily abundance. *Marine Biology*. 148: 1383-1398.
- 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. y Brink, L. (2005). Upwelling, downwelling, and cross-shelf transport of bivalve larvae: test of a hypothesis. *Marine Ecology Progress Series*. 302:1-12.
- Shanks, A.L. y Eckert, G. (2005). Life–history traits and population persistence of California Current fishes and benthic crustaceans: solution of a marine drift paradox. *Ecological Monographs*. 75: 505–524.
- Shanks, A.L., Grantham, B.A. y Carr, M.H. (2003). Propagule dispersal distance and the size and spacing of marine reserves. *Ecological Applications*. 13(1):S159-S169.
- Smith, D.L. (1971). *A guide to marine coastal plankton and marine invertebrate larvae*. Kendall/Hunt Publishing Company. Dubuque, Iowa. 161 pp.
- Sousa, W.P. (1979). Disturbance in marine intertidal boulder fields: the nonequilibrium maintenance of species diversity. *Ecology*. 60: 1225-1239.
- Strathmann, M. (1987). *Reproduction and development of marine invertebrates of the northern Pacific coast*. University of Washington Press, Seattle.
- Strathmann, R.R. (1978). The evolution and loss of feeding larval stages of marine invertebrates. *Evolution*. 32:894-906.
- Tapia, F.J., Pineda, J., Ocampo-Torres, F.J., Fuchs, H.L., Parnell, P.E., Montero, P. y Ramos, S. (2004). High-frequency observations of wind forced onshores transport at a coastal site in Baja California. *Continental Shelf Research*. 24: 1573-1585.

- Thorson, G. (1950). Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 25(1):1-45.
- Vargas, C.A., Narváez, D.A., Piñones, A., Venegas, R.M. y Navarrete S.A. (2004). Internal tidal bore warm fronts and settlement of invertebrates in central Chile. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 61: 603-612.
- Wing, S.R., Botsford, L.W., Largier, L.J. y Morgan, L.E. (1995). Spatial structure of relaxation events and crab settlement in the northern California upwelling system. *Marine Ecology Progress Series*. 128: 199-211.
- Woodmansee, R.A. (1966). Daily vertical migration of *Lucifer* planktonic numbers in relation to solar and tidal cycles. *Ecology*. 47: 847-850.
- Young, C.M. (1995). Behavior and locomotion during the dispersal phase of larval life. In: McEdward (ed.). *Ecology of Marine Invertebrate Larvae*. CRC Marine Science Series. Boca Raton, Florida. pp. 249–277.