



Latin American Journal of Aquatic Research
E-ISSN: 0718-560X
lajar@pucv.cl
Pontificia Universidad Católica de Valparaíso
Chile

Porobic, Javier; Parada, Carolina; Ernst, Billy; Hormazábal, Samuel E.; Combes, Vincent
Modelación de la conectividad de las subpoblaciones de la langosta de Juan Fernández
(*Jasus frontalis*), a través de un modelo biofísico

Latin American Journal of Aquatic Research, vol. 40, núm. 3, septiembre, 2012, pp. 613-632

Pontificia Universidad Católica de Valparaíso
Valparaíso, Chile

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=175024151012>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

Research Article

Modelación de la conectividad de las subpoblaciones de la langosta de Juan Fernández (*Jasus frontalis*), a través de un modelo biofísico

Javier Porobić¹, Carolina Parada^{2,3}, Billy Ernst¹, Samuel E. Hormazábal⁴ & Vincent Combes⁵

¹Departamento de Oceanografía, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción, Chile

²Instituto de Investigación Pesquera, Avda. Cristóbal Colón 2780, Talcahuano, Chile

³Departamento de Geofísica, Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas
Universidad de Concepción, Chile

⁴Escuela de Ciencias del Mar, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, Chile

⁵College of Oceanic and Atmospheric Sciences, Oregon State University, Corvallis, Oregon, USA

RESUMEN. El archipiélago de Juan Fernández y el de las islas Desventuradas, corresponden a dos pequeños grupos de islas oceánicas, separadas entre sí 460 mn y ubicadas aproximadamente a 360 mn frente a la costa chilena. La economía local de estas islas se basa casi exclusivamente en la extracción y comercialización de recursos marinos, focalizados principalmente en la explotación de la langosta (*Jasus frontalis*). Esta especie endémica se encuentra distribuida en ambos archipiélagos conformando una metapoblación, donde su dinámica y estructura poblacional sería modulada por forzantes oceanográficos, especialmente durante su prolongada fase larval planctónica. Se evaluó la estructura poblacional y el grado de conectividad-retención dentro y entre las diferentes islas mediante el uso de modelos biofísicos acoplados (modelos hidrodinámicos provenientes del modelo OFES y un modelo individuo basado de *J. frontalis*). El análisis de los resultados del modelo hidrodinámico indica la presencia de estructuras de mesoscala asociadas al sistema de islas. Índices provenientes del modelo biofísico muestran niveles importantes de conectividad-retención dentro y entre los sistemas de islas y una fuerte variación interanual de estos. Los resultados de la modelación biofísica indican que la variabilidad en el reclutamiento asociado al archipiélago de Juan Fernández depende mayoritariamente de larvas originadas en este mismo sistema, con un aporte importante de reclutas hacia el archipiélago de las Desventuradas. Se realizaron estudios de sensibilidad del modelo biofísico para identificar forzantes potenciales de las variables dependientes del modelo (e.g. índices de conectividad-retención), resultando en que los patrones temporales y espaciales reproductivos, la duración del estadio larval y la temporada (año) son altamente significativos. Finalmente, se propone que *J. frontalis* presenta una estructura metapoblacional con un alto nivel de conectividad en el archipiélago de Juan Fernández y un fuerte aporte de larvas hacia las islas Desventuradas. Estos flujos se ven determinados principalmente por el acoplamiento entre los factores biológicos y los factores oceanográficos imperantes.

Palabras clave: langosta de Juan Fernández, *Jasus frontalis*, modelación biofísica, conectividad-retención, metapoblación, modelo individuo basado, Chile.

Modeling the connectivity of Juan Fernández rock lobster (*Jasus frontalis*), subpopulations through a biophysical model

ABSTRACT. Located approximately 360 nm off the coast of Chile there is a disjoint realm of two small oceanic islands systems, the Juan Fernández and the Desventuradas archipelago. Currently the local economy of the islands is almost exclusively supported by the harvest and trade of marine resources, focusing mainly on the exploitation of the rock lobster (*Jasus frontalis*). This endemic species is distributed in both archipelagos, forming a metapopulation, whose population structure and dynamic is modulated by oceanographic forcing, especially during its extended planktonic larval phase. The population structure and the connection-retention within and between islands was assessed, based on the use of coupled biophysical model (the hydrodynamics model OFES and an individual-based model of *J. frontalis*). The analysis of the hydrodynamic model predictions showed the presence of mesoscale structures associated with the islands systems. The simulation results indicated significant levels of connectivity-retention within and between island systems showing also a

strong interannual variation of these. Biophysical modeling results indicated that recruitment variability associated with the Juan Fernández archipelago depends mainly on larvae originated within this system, which as well will contribute with recruits to the Desventuradas archipelago. The sensitivity analysis of the biophysical model to identify the potential biophysical forcing of the dependent variables of the model (e.g. connectivity-retention index), resulted in that temporal and spatial patterns reproductive larval stage duration and season (year) are highly significant factors. Finally, a metapopulation structure for *J. frontalis*, with a high level of connectivity in the archipelago of Juan Fernández and a considerable amount of larvae in the Desventuradas islands is proposed. These fluxes are determined mainly by the coupling between prevailing biological and oceanographic factors.

Keywords: Juan Fernández rock lobster, *Jasus frontalis*, biophysical modeling, connectivity-Retention, metapopulation, individual-based model, Chile.

Corresponding author: Javier Porobic (jporobicg@udec.cl)

INTRODUCCIÓN

La pesquería de la langosta de Juan Fernández (*J. frontalis*) corresponde a una de las principales actividades económicas en el archipiélago de Juan Fernández y en las islas Desventuradas, constituyendo un alto porcentaje de la economía local (Arana, 1987; Ernst *et al.*, 2010a). *J. frontalis* pertenece al grupo de especies endémicas que son compartidas por un grupo de islas oceánicas del Pacífico suroriental frente a la zona central de Chile, el archipiélago de Juan Fernández (AJF) y el archipiélago de las islas Desventuradas (AID); (Rozbacylo *et al.*, 1987; Pequeño *et al.*, 2000). La población de *J. frontalis* se distribuye entre esos dos archipiélagos dividiéndose en tres sub-grupos poblacionales importantes. Dos de estos grupos se localizan en las islas del archipiélago de Juan Fernández (Isla Alejandro Selkirk (AS), islas Robinson Crusoe y Santa Clara (RC-SC)) separadas por 90 mn, mientras que el tercer grupo constituido por el archipiélago de las islas Desventuradas (San Félix y San Ambrosio), está ubicado 460 mn más al norte del anterior (Fig. 1). A pesar de la gran distancia geográfica entre los sub-grupos de islas, *J. frontalis* se caracteriza por ser una población panmíctica con un fuerte flujo genético entre sus sub-componentes y sin estructuración genética. *J. frontalis*, al igual que especies del mismo género presentan sólo un proceso reproductivo al año caracterizado por la liberación de un gran número de larvas. Posterior a esta liberación, las larvas permanecerían en el plancton por un período aproximado de 12 meses (Arana, 1987; Dupré & Guisado., 1996). La historia de vida temprana comienza con la liberación larval en zonas cercanas a la costa y el desarrollo hasta alcanzar la última metamorfosis en aguas oceánicas (estadio puerulus) antes del asentamiento (Booth, 1994; Chiswell *et al.*, 1999; George, 2005; MacDiarmid & Sainte-Marie, 2006). Durante toda la fase larval esta especie pasa por 14 estadios (Baez, 1973), antes de asentarse y pasar a

los estadios bentónicos (Dupré & Guisado, 1996; George, 2005; MacDiarmid & Sainte-Marie, 2006).

En poblaciones fragmentadas esta estrategia de vida es fundamental, en especial para especies sedentarias o de muy baja movilidad, donde la conectividad poblacional está restringida principalmente a la dispersión larval de los estadios tempranos de la ontogenia (James *et al.*, 2002; Grantham *et al.*, 2003; Shanks *et al.*, 2003; Cowen *et al.*, 2007; Shanks, 2009). Durante su vida pelágica, las larvas se ven expuestas a diferentes procesos oceanográficos que podrían afectar su distribución (Booth, 1994; Chiswell & Booth, 1999; McGarvey *et al.*, 2001; Yeung *et al.*, 2001; Phillips *et al.*, 2006). En muchas ocasiones debido a la escasa capacidad natatoria de las especies en los estadios primarios, procesos oceanográficos tales como remolinos locales/mesoscala, meandros, giros oceánicos y corrientes costeras podrían tener un marcado efecto sobre la población, condicionando la dinámica local (retención) y/o la interacción entre diferentes sub-poblaciones (conectividad) (Chiswell *et al.*, 1998, 1999, 2003, 2005; James *et al.*, 2002). Debido a esto, se ha planteado que la duración de la etapa larval podría ser un factor clave que contribuiría en la conectividad de sistemas localizados a gran distancia (Sponaugle *et al.*, 2002; Largier, 2003; Shanks *et al.*, 2003; Shanks, 2009).

En términos oceanográficos, la zona comprendida por el archipiélago de Juan Fernández e islas Desventuradas no ha sido estudiada en detalle y la información sobre los procesos físicos que operan tanto en la costa como en el océano es bastante escasa. Estudios en el océano Pacífico suroriental sobre la actividad de remolinos alrededor de los 30°S contribuyen a entender la dinámica física del sistema (Hormazábal *et al.*, 2004a). Estas estructuras generan una zona de alta energía cinética conocida como la zona de transición costera (ZTC), que se extiende desde la costa hasta los 600-800 km costa afuera. En

esta zona, los remolinos de mesoescala presentan una escala espacial típica de 200 km, estructuras que se mantienen por meses, propagándose principalmente hacia el oeste y noroeste, produciendo un transporte neto de $2 \times 10^6 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (Hormazábal *et al.*, 2004a, 2004b). Se ha reportado que estas estructuras oceanográficas son procesos importantes en la circulación oceánica y en el transporte de organismos y nutrientes entre zonas aisladas (Aristegui *et al.*, 1997; Martín *et al.*, 2001; Hormazábal *et al.*, 2004b; Benítez-Nelson *et al.*, 2007; Correa-Ramírez *et al.*, 2007; McGillicuddy Jr *et al.*, 2007).

En base a los antecedentes antes expuestos en relación a la información sobre la dinámica oceanográfica del sistema de archipiélagos (AJF y AID), la dependencia de los procesos de conectividad-retención respecto de factores oceanográficos y los propios de la población tales como las características biológicas de *J. frontalis* (*i.e.* duración de la etapa larval) (McConaughay, 1992; Largier, 2003; Cowen *et al.*, 2006; Parada *et al.*, 2008, 2010), surgen tres preguntas, que se abordarán en este estudio, relacionadas con la dinámica migracional de la población de *J. frontalis*: a) ¿Cuál es el grado de conectividad-retención de los sub-grupos poblacionales de *J. frontalis*?, b) ¿Son los resultados de estas conexiones biofísicas similares entre los diferentes sub-grupos?, y c) ¿Cómo estos procesos físicos determinan la retención/dispersión larval y el impacto sobre los niveles de asentamiento larval dentro del sistema de archipiélagos? Estas interrogantes son las que guían el esquema conceptual del presente trabajo y son abordadas durante el desarrollo de este estudio.

Actualmente, para resolver este tipo de problemáticas, donde se intenta evaluar la dinámica entre la conectividad y la retención en poblaciones fragmentadas espacialmente, se cuenta con herramientas de frontera que utilizan la información físico-oceanográfica de un sistema junto con la información biológica de la especie (Galindo *et al.*, 2006; Grimm *et al.*, 2006; Cowen *et al.*, 2007; Werner *et al.*, 2007). Este tipo de aproximación permite hacer inferencias sobre el nivel de homogeneización, conectividad y/o retención dentro de un sistema, producto de factores físicos y biológicos (Incze *et al.*, 1999, 2010; Hinckley *et al.*, 2001; Parada *et al.*, 2003, 2008, 2010; Grimm *et al.*, 2006; Miller *et al.*, 2006; Xue *et al.*, 2008; Hinckley *et al.*, 2009). Estos modelos hidrodinámicos acoplados a modelos biológicos ya han sido utilizados para estudiar la conectividad de varias poblaciones de crustáceos (Xue *et al.*, 2008; Chassé & Miller, 2010; Incze *et al.*, 2010; Parada *et al.*, 2010) y han permitido establecer la estructura y dinámica espacio-temporal

de las poblaciones. Este acoplamiento de modelos físico-biológicos constituye una herramienta esencial para abordar de forma robusta los complejos procesos que determinan la conectividad de las poblaciones en sistemas marinos. A través de la implementación de un modelo biofísico para el sistema de islas se propone evaluar la dinámica entre la conectividad y la retención de *J. frontalis* en el archipiélago de Juan Fernández e islas Desventuradas.

MATERIALES Y METODOS

El modelo hidrodinámico

El modelo hidrodinámico tridimensional utilizado para describir la dinámica de la circulación entre los archipiélagos de Juan Fernández y las islas Desventuradas, fue el modelo hidrodinámico OFES (Ocean Model for the Earth Simulator (Masumoto *et al.*, 2004). Este modelo posee una cobertura global que abarca desde 75°S hasta 75°N con una resolución horizontal de 0,1°. El modelo presenta 54 niveles en el eje vertical, con una alta resolución en la capa superficial para reproducir de forma realista la circulación sobre la termoclina. El “spin-up” del modelo fue realizado con una integración climatológica media de 50 años (NECP/NCAR), restaurando las condiciones a los campos de temperatura y salinidad observadas por el World Ocean Atlas (WOA98; más detalles ver en Masumoto *et al.*, 2004; Sasai *et al.*, 2006, 2007; Sasaki *et al.*, 2006). El dominio de las salidas hidrodinámicas, provenientes del modelo OFES, utilizadas para este trabajo va desde 4°53'51"N hasta 49°56'2"S y desde 70°6'55"W hasta 99°53'4"W. El modelo fue implementado entre 2004 y 2007, con una resolución temporal de promedios diarios cada tres días. La validación de las salidas del modelo fue abordada a través de la comparación del modelo hidrodinámico de la región del Pacífico sur oriental con datos *in situ*. Paralelamente, la validación de las salidas del modelo hidrodinámico en escala local fue realizada en el marco del proyecto CONICYT N°78090007. El modelo reproduce las principales características físicas del sistema, incorporando señales hidrodinámicas ecuatoriales y el flujo hacia el polo. Este modelo permite entender los patrones de circulación dentro y entre las islas del archipiélago de Juan Fernández y las islas Desventuradas.

Descripción regional de la circulación

Para describir la evolución espacio-temporal de la circulación regional basada en el modelo hidrodinámico, se utilizaron los campos superficiales de

corrientes basados en los componentes ortogonales u y v , los cuales entregan tanto la dirección como la magnitud de las corrientes horizontales. Estos diagramas fueron realizados para el área comprendida entre 35°05'S - 25°00'S y entre 85°W - 71°W, que incluye los archipiélagos de Juan Fernández y las islas Desventuradas, de octubre a marzo, entre 2004 y 2007. Las velocidades de las corrientes se obtuvieron directamente del modelo hidrodinámico.

Configuración del modelo biofísico, definición de parámetros e índices relacionados

Se implementó un Modelo Individuo Basado (IBM) para los estadios tempranos de *J. frontalis*, utilizando la herramienta de simulación Ichthyop desarrollada por el Institute de Recherche pour le Développement (IRD). La versión utilizada en este trabajo fue modificada de la original de Lett *et al.* (2008) y adaptada para la zona de estudio. El IBM desarrollado para *J. frontalis* fue acoplado al modelo OFES implementado para la zona de estudio. Durante la trayectoria de los primeros estadios de vida desde el momento de la liberación larval hasta el momento del asentamiento (Fig. 2), se evaluaron dos estadísticos provenientes del modelo (IBM), que en conjunto dan cuenta del nivel de asentamiento: i) el índice de conectividad dentro y entre los sistemas de islas (Robinson Crusoe-Santa Clara (RC-SC), Selkirk (AS) y el AID), y ii) el índice de retención. Estas variables dependientes se definen como el porcentaje del total por zona (ver más adelante): a) índice de conectividad: corresponde a la proporción de partículas liberadas en la columna de agua, que son transportadas a otro grupo de islas durante el tiempo de la simulación y que permanecen allí hasta que empieza su período de asentamiento; b) índice de retención: es la proporción de partículas que son liberadas en la columna de agua y que retornan o se mantienen en el mismo sistema que fueron liberadas hasta el período de asentamiento. El período de asentamiento se definió como un mes antes del límite del asentamiento larval (ver más adelante). El índice de asentamiento corresponde al total de partículas asentadas en el sistema ya sea por efecto de la retención o de la conectividad del sistema.

Submodelo de movimiento

La posición de las partículas es función de la velocidad de las corrientes para cada paso de tiempo del modelo y se resuelve utilizando las siguientes ecuaciones diferenciales:

$$\chi_{t+1} = \chi_t + u \hat{w}t; \gamma_{t+1} = \gamma_t + v \hat{w}t; z_{t+1} = z_t + w \hat{w}t$$

donde u y v son las componentes ortogonales este-oeste y norte-sur de las corrientes respectivamente, y

w es la componente vertical proveniente de las salidas del modelo OFES. La posición de las partículas en cada paso de tiempo (dt), fue aproximada con un esquema Euler hacia adelante donde x_t , y_t y z_t es la posición en tres dimensiones de las partículas en el tiempo t , y x_{t+1} , y_{t+1} y z_{t+1} es la posición de las partículas en el tiempo $t+1$:

$$\frac{\partial \chi}{\partial t} = u; \frac{\partial y}{\partial t} = v; \frac{\partial z}{\partial t} = w$$

La liberación de las partículas se realizó aleatoriamente dentro de cada zona a una profundidad entre 10 y 200 m. Este rango corresponde al rango de distribución de *J. frontalis*. Detalles de la configuración del modelo se describen a continuación.

Área, fecha de liberación y asentamiento de partículas

Se configuraron áreas de liberación diferentes para cada sistema: cuatro zonas para RC-SC (Noroeste (R_NO), Noreste (R_NE), Suroeste (R_SO), Sureste (R_SE)), 4 para el sistema de AS (Noroeste (S_NO), Noreste (S_NE), Suroeste (S_SO), Sureste (S_SE)) y una zona para el AID (Fig. 1). Para la estimación de los porcentajes de liberación de partículas en cada una de las zonas por sistema se utilizó como aproximación el cálculo de la probabilidad de avistar una hembra ovígera dentro de cada área de liberación (Roa & Niklitschek, 2007). Los datos de la cantidad de hembras con huevos fueron obtenidos de información georreferenciada proveniente de la actividad de la flota pesquera que opera dentro de las respectivas islas entre septiembre y mayo del año siguiente. Para el caso RC-SC se utilizó información proveniente del proyecto "Marcas" (Ernst *et al.*, 2010) que operó durante las temporadas 2004-2005, 2005-2006 y 2006-2007 (Figs. 3a, 3b y 3c). Para AS se utilizó información de la temporada 2008-2009 (Ernst *et al.*, 2010a) (Fig. 3d). Debido a la falta de información para otros años, se asumió que la distribución de las hembras en la isla AS era similar en los años en que se realizó la simulación (2004-2007). Para el sistema del AID se definió una sola área alrededor del archipiélago, debido a la falta de mayores antecedentes. Las partículas fueron sembradas aleatoriamente dentro de esta área. En este estudio se entenderá por asentamiento el momento en el ciclo de vida de *J. frontalis* donde pasa del plancton al bentos. El área de asentamiento de las partículas se definió como una zona de 50 km alrededor de cada sistema de islas medidos desde la línea de costa. Este criterio de asentamiento se basa en información reportada para larvas del mismo género, donde las larvas puerulus a esa distancia de la costa serían capaces de

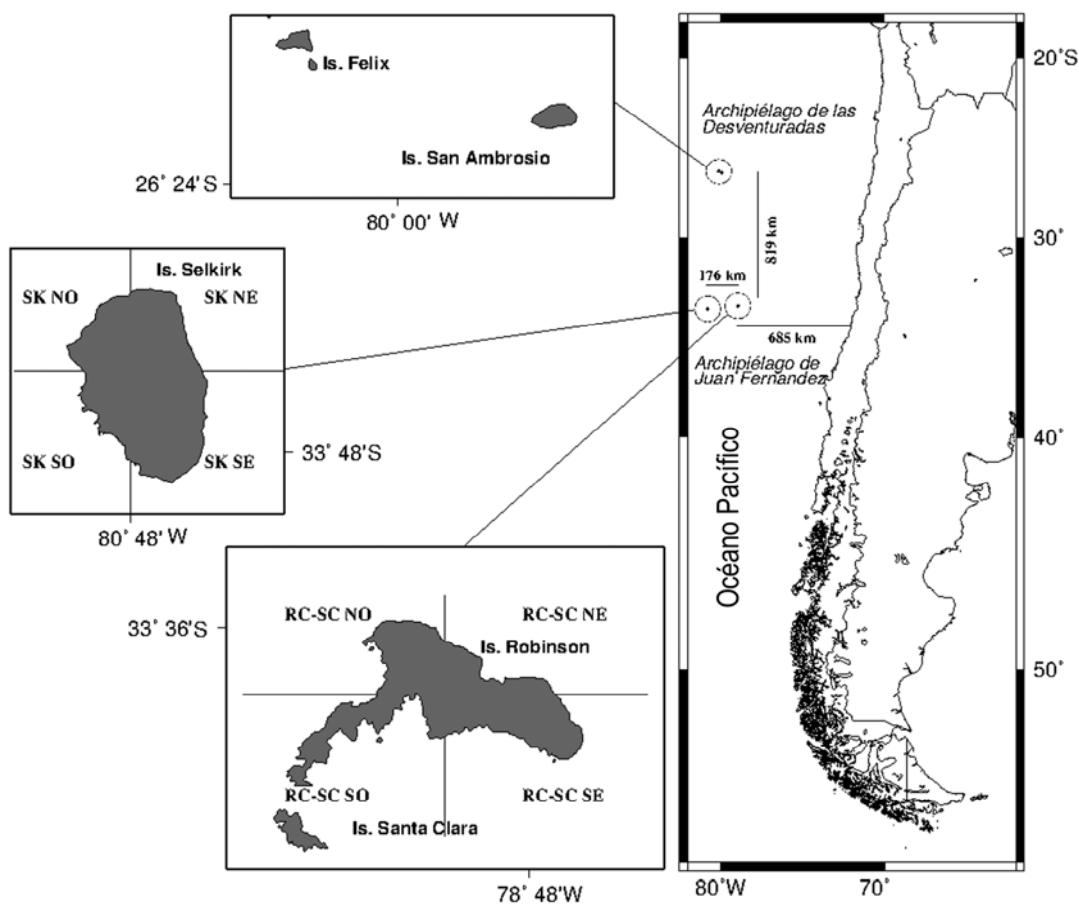


Figura 1. Ubicación geográfica de las poblaciones de langosta *Jasus frontalis*. Las regiones de las islas Robinson Crusoe-Santa Clara y Selkirk fueron divididas en cuatro cuadrantes nombrados R_NO, R_NE, R_SE, R_SO y S_NO, S_NE, S_SE, S_SO, respectivamente.

Figure 1. Geographical location of rock lobster *Jasus frontalis* population. The regions of the Robinson Crusoe-Santa Clara and A. Selkirk islands are divided into four quadrants labelled R_NO, R_NE, R_SE, R_SO and S_NO, S_NE, S_SE, S_SO, respectively.

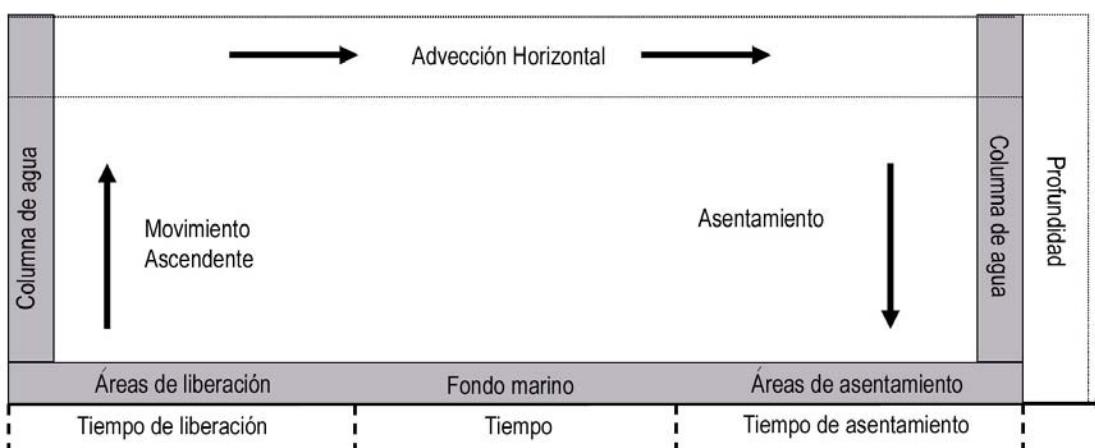


Figura 2. Modelo simplificado de los primeros estadios del ciclo de vida de *J. frontalis*.

Figure 2. Simplified life cycle model of early stages of the *J. frontalis*.

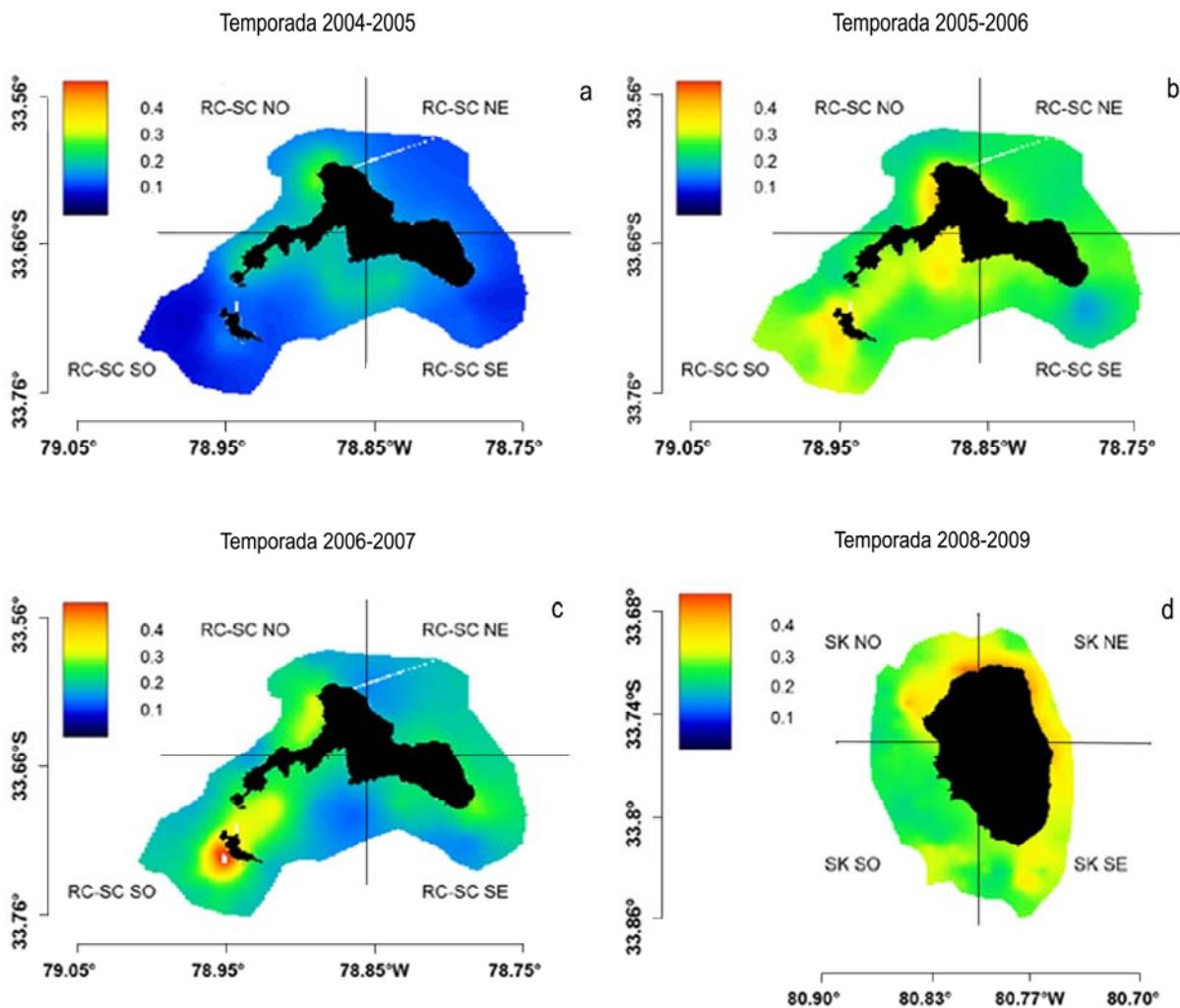


Figura 3. Probabilidad de encuentro de hembras con huevos. a) RC-SC temporada 2004-2005, b) RC-SC temporada 2005-2006, c) RC-SC temporada 2006-2007, d) AS temporada 2008-2009.

Figure 3. Encounter probability maps of egg-bearing females. a) RC-SC 2004-2005, b) RC-SC 2005-2006, c) RC-SC 2006-2007, d) AS 2008-2009 seasons.

remontar activamente las corrientes marinas para asentarse (Chiswell *et al.*, 2003; Phillips *et al.*, 2006).

Para definir la fecha de liberación larval se utilizó la información de la proporción de hembras portadoras por mes sobre el total de hembras por temporada (Fig. 4a). Esta información es consistente con lo reportado por otros autores (Arana *et al.*, 1985; Dupré, 2000), quienes sugieren que la fecha principal de desove se ubicaría entre octubre y febrero. Finalmente, en el IBM se incorporó la curva resultante del promedio mensual de las proporciones de portación de huevos durante la temporada (Fig. 4b).

La duración del estadio larval considerada para la evaluación general de la conectividad en este sistema de islas fue de 12 meses. Esta se debe a que la duración larval (DL) para *J. frontalis* no ha sido

documentada, por esto, la selección de la DL para la evaluación de la conectividad se hizo sobre la base de la información existente para otras especies de langostas, donde la DL media corresponde a 12 meses (Phillips *et al.*, 2006). Esta DL es coincidente con la máxima duración larval estimada para *J. frontalis* en experimentos de laboratorio por Dupré (2000).

Experimentos de simulación y análisis de sensibilidad

Para evaluar el efecto de los diferentes factores que componen el modelo IBM, sobre el éxito en la conectividad, se realizaron varios experimentos de simulación. Estos diferentes escenarios simulados incluyeron los siguientes factores: a) fecha de liberación larval: variación en la proporción

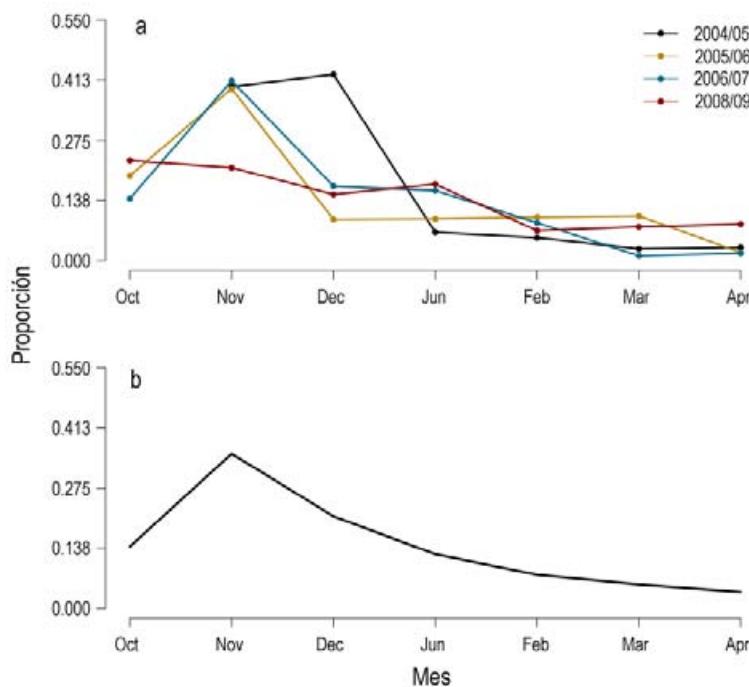


Figura 4. Proporción de portación de huevos sobre la abundancia total de hembras. a) temporadas 2004-2005, 2005-2006, 2006-2007 isla RC-SC y temporada 2008-2009 isla AS, b) portación promedio de huevos para todas las temporadas.

Figure 4. Proportion of egg-bearing females over the total of female abundance by season. a) 2004-2005, 2005-2006, 2006-2007 seasons for RC-SC islands and 2008-2009 season for AS island, b) averaged proportion of egg-bearing females for all seasons.

individuos liberados durante el período de desove; b) área de liberación larval: proporción de liberación por sistemas (RC-SC, AS, AID) y por sub-áreas dentro de cada sistema (Fig. 1); c) temporada de liberación: temporadas 2004-2005, 2005-2006, 2006-2007; d) duración del estadio larval: se consideran tres posibles tiempos de duración del desarrollo hasta el momento de asentarse 6, 9 y 12 meses (Fig. 5, Tabla 1), estas fechas utilizadas están basadas en información biológica de *J. frontalis* (Dupré & Guisado, 1996) y de especies congénéricas (Phillips *et al.*, 2006). Para evaluar que los factores aportaron significativamente al nivel de conectividad dentro del sistema, se realizó un análisis de sensibilidad utilizando un análisis de varianza donde se incorporaron los diferentes factores (Tabla 1), mediante el procedimiento descrito por Parada *et al.* (2008). Se realizaron simulaciones utilizando todas las combinaciones de factores posibles, con tres réplicas en todos los experimentos, lo que dio un tamaño total de 81 experimentos realizados (Fig. 5). Este análisis permitió identificar, en forma simultánea, los factores más relevantes en la variabilidad del nivel de conectividad, asignándole un peso relativo a las diferentes piezas de información que lo componen.

RESULTADOS

Patrones de circulación

En las figuras que representan la circulación se observó una alta presencia de actividad de mesoescala en los tres períodos considerados (Figs. 6 a 8). En la temporada 2004-2005 (Fig. 6) se determinó en los primeros meses la presencia de estructuras anticiclónicas en la parte norte de RC-SC las cuales se mantuvieron por casi dos meses. En esta misma temporada se apreció la presencia de estructuras meándricas en la zona comprendida entre el archipiélago de Juan Fernández y el AID. En la temporada 2005-2006 (Fig. 7) se notó una alta actividad oceánica de mesoescala, en especial giros tanto ciclónicos como anticiclónicos entre AS y RC-SC y flujos meándricos entre estas dos islas. Durante los primeros meses se registró un giro ciclónico que permaneció aproximadamente por dos meses en AS. A pesar que en la temporada 2006-2007 (Fig. 8) también se observó actividad de mesoescala, menos intensa y solo focalizada en unos pocos meses, por esto mismo tampoco se observaron estructuras meándricas importantes entre el AJF y AID. En cuanto a la temperatura del agua, se visualizaron claramente las

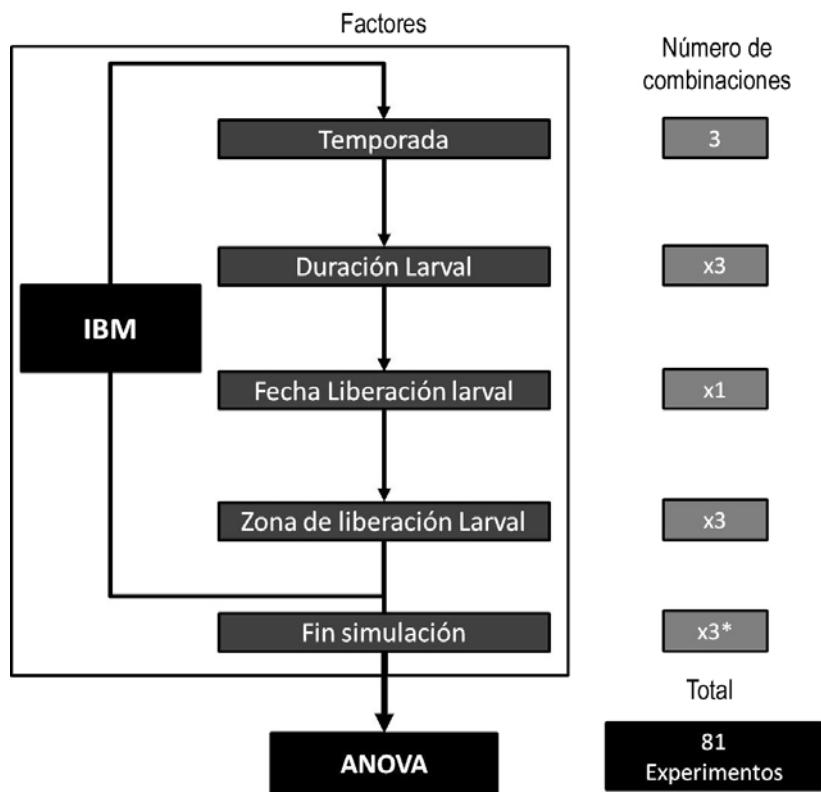


Figura 5. Modelo conceptual de los experimentos para el análisis de sensibilidad, en la última columna de la derecha se especifica el número total de experimentos por cada factor. *corresponde al número total de replicas utilizadas.

Figure 5. Conceptual model for sensitivity analysis experiments. The column on the right indicates the number of experiments for each factor. *corresponds to the total number of model ensembles.

Tabla 1. Factores por categoría utilizados para el análisis de sensibilidad del modelo

Table 1. Factors by category used for the sensitivity analysis of model.

Categoría	Factores	Descripción
Temporales	Temporada	2004-2005, 2005-2006 y 2006-2007
	Meses de liberación	Variación en la proporción de liberación desde octubre hasta mayo del año siguiente
	Duración larval	6, 9 y 12 meses.
Espaciales	Zona de liberación	Se consideran las cuatro zonas para Alejandro Selkirk, las cuatro zonas para Robinson Crusoe y una zona para las islas Desventuradas

variaciones estacionales de temperatura superficial, al igual que en los procesos de surgencia costera.

Índices de conectividad y retención

Los índices de conectividad para todas las zonas (Tabla 2), mostraron valores que fluctuaron entre 0 y 0,92% durante las tres temporadas. En la temporada 2004-2005 los mayores grados de conectividad (>0,5%) se generaron desde las zonas R_SE y R_NE hacia la zona S_E. Durante la temporada 2005-2006 se

determinó mayor cantidad de conexiones entre los sistemas de islas (>0,5%) en comparación a otras temporadas. En la temporada 2005-2006 se observó un importante flujo de partículas (>0,5%) hacia las islas Desventuradas y un significativo grado de retención en la isla Alejandro Selkirk. Para los índices de retención, los valores promedio fueron de 0,22% ± 0,007% para todo el sistema durante las tres temporadas analizadas. S_SO es la zona que presentó el promedio más alto de retención (0,31 ± 0,048%)

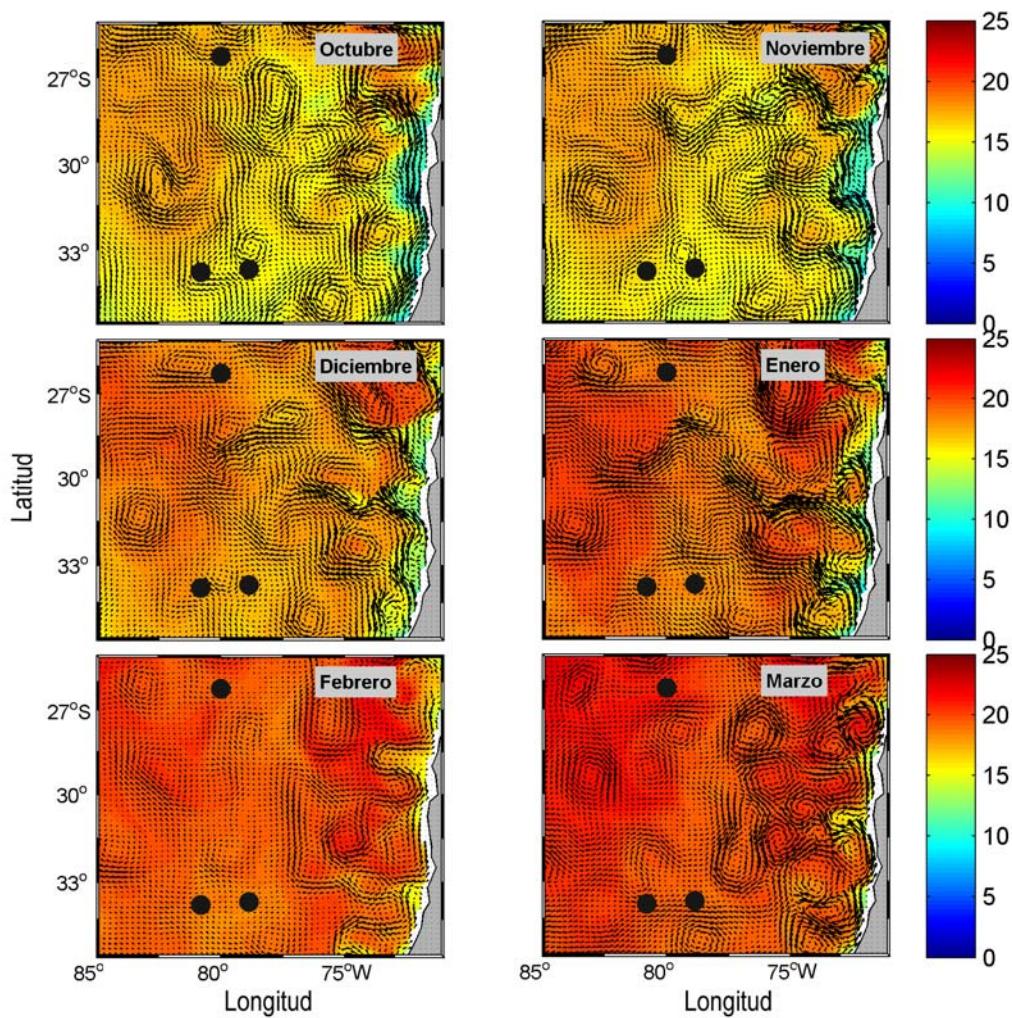


Figura 6. Variabilidad de mesoscala frente a la costa chilena entre 35°5'S y 25°00'S, de octubre 2004 a marzo 2005. Los vectores corresponden la velocidad horizontal en la superficie. El fondo de colores corresponde a la temperatura superficial (°C). Las esferas negras señalan la ubicación de las islas (AS, RC-SC, AID).

Figure 6. Mesoscale variability off the Chilean coast between 35°5'S and 25°00'S, from October 2004 to March 2005. The vectors correspond to the horizontal velocity at surface. Color shade is the superficial temperature (°C). The black spots indicates the location of the islands (AS, RC-SC, AID).

durante las tres temporadas. Los índices más altos de retención se generaron en la temporada 2005-2006 en las zonas R_NO, S_SE y S_SO ($>0,5\%$; Tabla 2). En general, todas las zonas presentaron un alto grado de advección con valores que fluctuaron entre 96,3 y 99,9%. La temporada 2006-2007 es la que presenta el mayor nivel de advección, con un promedio de $99,51\% \pm 0,082\%$, en cambio la temporada 2005-2006 presenta un nivel de advección más bajo, con un promedio de $97,70\% \pm 1,3\%$.

En relación a la variabilidad del asentamiento, las mayores variaciones se observaron a través de las temporadas, en cambio las relaciones de proporciones del número de individuos asentados en cada isla

tendieron a mantenerse relativamente constante dentro de la temporada (Fig. 9). Del total de individuos asentados, en la temporada 2004-2005, en los tres sistemas de islas el mayor porcentaje lo aportaron las islas Robinson Crusoe-Santa Clara con aproximadamente 60% (Fig. 10). Para el resto de las temporadas el aporte principal lo realiza la isla AS con aproximadamente un 60% del total de los asentamientos (2005-2006). El aporte realizado por el AID al total de individuos asentados es marginal, llegando solamente 10% en la temporada 2006-2007. Del total de individuos asentados que fueron liberados en RC-SC en la temporada 2004-2005, en su mayoría provinieron de R_SE, R_SO con aproximadamente un

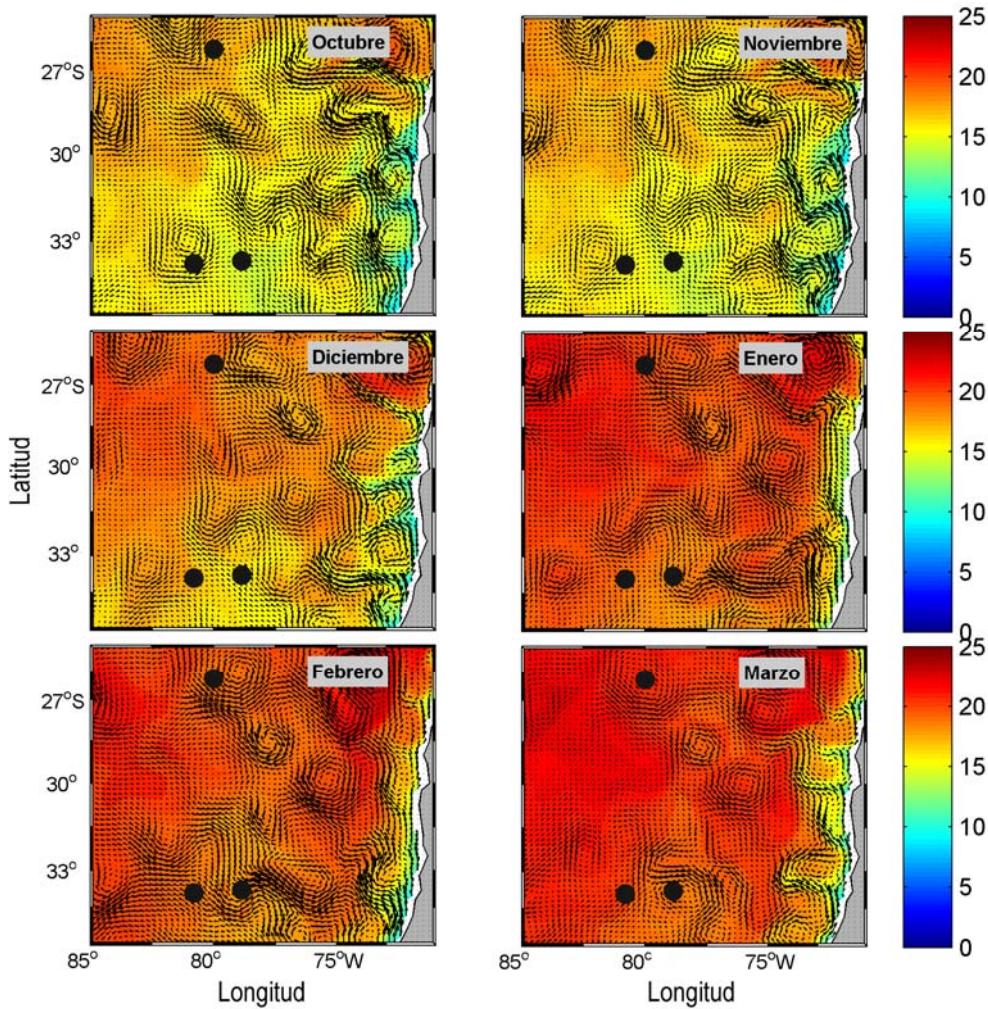


Figura 7. Variabilidad de mesoscala frente a la costa chilena entre 35°5'S y 25°00'S, de octubre 2005 a marzo 2006. Los vectores corresponden la velocidad horizontal en superficie. El fondo de colores corresponde a la temperatura superficial (°C). Las esferas negras señalan la ubicación de las islas (AS, RC-SC, AID).

Figure 7. Mesoscale variability off the Chilean coast between 35°5'S and 25°00'S, from October 2005 to March 2006. The vectors correspond to the horizontal velocity at surface. Color shade is the superficial temperature (°C). The black spots indicate the location of the islands (AS, RC-SC, AID).

30% cada una. Para las temporadas 2005-2006 y 2006-2007 el principal aporte lo realizó la zona R_SO con un 33% y 47% respectivamente (Fig. 11). En el caso de AS el aporte realizado por cada una de las zonas fue similar, con excepción de la temporada 2006-2007 donde la zona S_SO aportó casi 40% del total de los asentados liberados en AS (Fig. 12).

Análisis de sensibilidad

El análisis de sensibilidad basado en el análisis de varianzas mostró que los factores más significativos fueron temporada de liberación (año), mes de liberación (mes), zona de liberación (zona) y duración del estadio larval (duración larval). Los mayores porcentajes de varianza explicadas estuvieron

asociados a los factores temporales como mes de liberación (61,7%) y año (4,9%) (Tabla 3).

DISCUSIÓN

Relevancia de los patrones de circulación en los procesos de conectividad y asentamiento

Las estructuras oceanográficas representadas en campos superficiales de las corrientes y que se propagaron temporalmente desde la costa hacia el océano, coinciden en duración, velocidad y conformación con remolinos de mesoscala y estructuras derivadas como las corrientes meandráticas (Hormazábal *et al.*, 2006b; Correa-Ramírez *et al.*, 2007). Los remolinos de mesoscala estos han sido

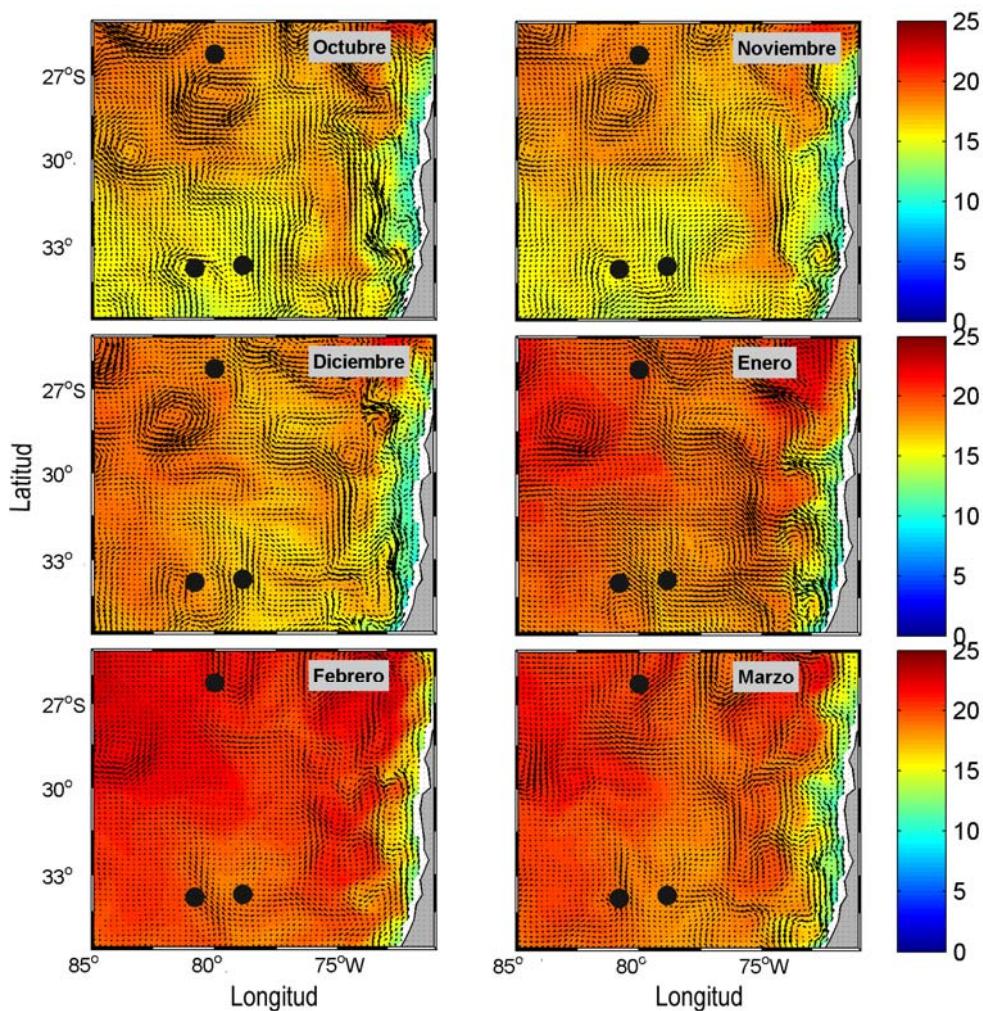


Figura 8. Variabilidad de mesoscala frente a la costa chilena entre 35°5'S y 25°00'S, de octubre 2006 a marzo 2007. Los vectores corresponden la velocidad horizontal en la superficie. El fondo de colores corresponde a la temperatura superficial (°C). Las esferas negras señalan la ubicación de las islas (AS, RC-SC, AID).

Figure 8. Mesoscale variability off the Chilean coast between 35°5'S and 25°00'S, from October 2006 to March 2007. The vectors correspond to the horizontal velocity at surface. Color shade is the superficial temperature (°C). The black spots indicate the location of the islands (AS, RC-SC, AID).

reportados como actores importantes en el transporte de organismos y nutrientes entre zonas alejadas (Correa-Ramírez *et al.*, 2007; McGillicuddy Jr *et al.*, 2007). Estos remolinos de mesoscala, ya reportados previamente en la zona frente a la costa de Chile (Hormazábal *et al.*, 2004a, 2004b; Correa-Ramírez *et al.*, 2007), se extienden desde la costa y se propagan hacia la zona oceánica, principalmente hacia el oeste y noroeste llegando hasta los 600-800 km costa afuera, con una escala espacial de 200 km (Hormazábal *et al.*, 2004a; 2004b). Al observar los resultados obtenidos a través de campos superficiales, se aprecian claras variaciones en los patrones de circulación. En la temporada 2006-2007 existe una marcada disminución en la actividad de mesoscala (*i.e.* eddies; meandros), esto tiene un marcado reflejo en los bajos

niveles de conectividad dentro de la temporada (Fig. 13). El efecto de los cambios en los patrones de circulación y su efecto en la conectividad han sido reportados en varias ocasiones como factores importantes, ya que podrían alterar los flujos de individuos entre diferentes zonas (Chiswell *et al.*, 2003; Cowen *et al.*, 2006; Incze *et al.*, 2010), esto se ve reflejado cuando se observan los patrones de circulación (Figs. 6 a 8) en contraste con las trayectorias de las partículas asentadas (Fig. 13). Esta variación en el patrón de circulación, muestra dos efectos marcados: a) una disminución en los niveles de retención y b) una disminución en los niveles de conectividad dentro de la temporada. La alternancia en los patrones de circulación durante las temporadas 2004-2005 y 2005-2006, está acompañada de un

Tabla 2. Índices de conectividad/retención. Las filas representan las zonas fuentes y las columnas las zonas sumidero. Los valores destacados corresponden a los porcentajes de retención de cada zona y cada uno de las tres temporadas simuladas. Los valores en negrita representan los índices iguales o mayores a 0,5. Los valores se expresan en porcentajes.

Table 2. Indices of connectivity/retention. Rows represent source zones and columns sink areas, highlighted values correspond to retention rates of each zone for the three simulated seasons. Bold values represent the average equal or greater than 0.5.

		R_NO	R_NE	R_SO	R_SE	S_NE	S_SE	S_SO	S_NO	ID	Advección	
2004-2005	R_NO	0,10	0,19	0,16	0,26	0,29	0,03	0,10	0,13	0,29	98,45	
	R_NE	0,11	0,43	0,22	0,33	0,70	0,11	0,27	0,16	0,16	97,51	
	R_SO	0,13	0,20	0,37	0,20	0,47	0,03	0,20	0,20	0,30	97,89	
	R_SE	0,48	0,34	0,14	0,24	0,92	0,19	0,39	0,10	0,48	96,72	
	S_NE	0,43	0,04	0,12	0,04	0,16	0,39	0,23	0,08	0,27	98,25	
	S_SE	0,28	0,14	0,05	0,14	0,24	0,28	0,33	0,14	0,47	97,92	
	S_SO	0,11	0,07	0,22	0,07	0,14	0,33	0,36	0,22	0,29	98,19	
	S_NO	0,16	0,04	0,08	0,00	0,12	0,16	0,20	0,04	0,24	98,98	
	ID	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	99,98	
		R_NO	0,52	0,26	0,06	0,19	0,03	0,06	0,13	0,06	0,36	98,32
2005-2006	R_NE	0,33	0,27	0,27	0,16	0,05	0,05	0,05	0,11	0,22	98,48	
	R_SO	0,50	0,30	0,30	0,07	0,07	0,03	0,10	0,17	0,50	97,96	
	R_SE	0,05	0,38	0,19	0,34	0,34	0,05	0,05	0,00	0,48	98,12	
	S_NE	0,43	0,35	0,23	0,27	0,43	0,39	0,51	0,23	0,78	96,36	
	S_SE	0,19	0,00	0,09	0,33	0,52	0,52	0,52	0,38	0,61	96,84	
	S_SO	0,32	0,11	0,22	0,32	0,50	0,54	0,50	0,32	0,61	96,55	
	S_NO	0,35	0,08	0,16	0,28	0,71	0,47	0,47	0,31	0,31	96,86	
	ID	0,00	0,00	0,01	0,00	0,01	0,01	0,02	0,00	0,09	99,86	
	R_NO	0,00	0,06	0,10	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	99,77	
		R_NE	0,00	0,05	0,11	0,00	0,00	0,00	0,05	0,05	99,73	
2006-2007	R_SO	0,07	0,07	0,17	0,07	0,03	0,00	0,00	0,00	0,13	99,46	
	R_SE	0,19	0,14	0,05	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	99,57	
	S_NE	0,00	0,00	0,04	0,04	0,08	0,00	0,16	0,23	0,19	99,26	
	S_SE	0,00	0,00	0,00	0,00	0,14	0,09	0,00	0,05	0,05	99,67	
	S_SO	0,22	0,11	0,11	0,11	0,07	0,00	0,07	0,14	0,18	98,99	
	S_NO	0,00	0,12	0,04	0,12	0,12	0,12	0,04	0,12	0,04	99,29	
	ID	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,06	0,02	0,03	0,01	99,87	

aumento significativo de los niveles de conectividad-retención para todo el sistema (AJF e AID; Fig. 13). Esto sugiere que estas variaciones en los patrones de circulación estarían jugando un rol importante en la configuración de los esquemas de conectividad-retención en este sistema de islas.

Implicancias de los resultados de la modelación en la dinámica de la población

Los niveles de conectividad-retención entre los sistemas (AJF e AID) muestran una marcada variación interanual, con temporadas con índices bajos (2006-

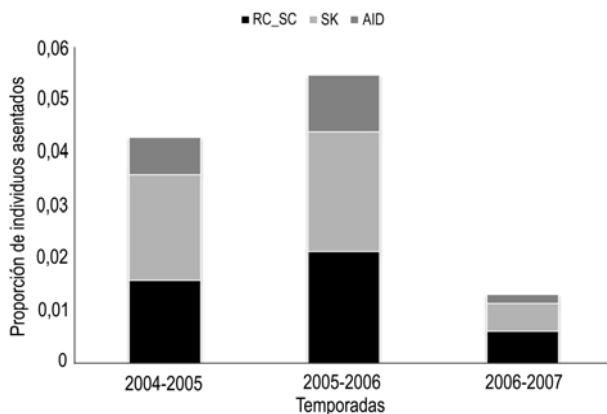


Figura 9. Proporción de partículas asentadas en cada isla por temporada.

Figure 9. Proportion of particles settled on each island by season.

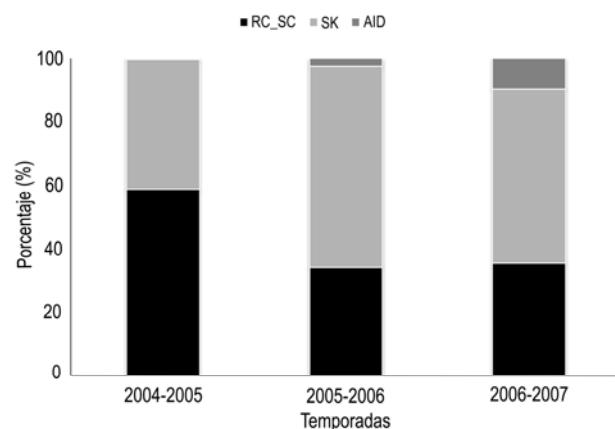


Figura 10. Porcentaje del total de individuos asentados aportado por cada una de las islas.

Figure 10. Percentage of total settled individuals contributed by each island.

2007) y más elevados (2005-2006). En general, estos cambios en los niveles de asentamiento se generan por factores ambientales, los cuales controlarían los flujos advectivos y las mortalidades producidas en estas etapas tempranas del desarrollo (Caputi *et al.*, 2001; Yeung *et al.*, 2001; Wing *et al.*, 2003; González-Quiroz *et al.*, 2004). Al igual que lo expuesto por Caputi (2008) para *P. cygnus*, en el caso de *J. frontalis* esos factores ambientales no sólo estarían actuando sobre los niveles de asentamiento, sino que también tendrían un marcado efecto en la variación espacial del recurso. En los panilúridos, estas variaciones en los niveles de conectividad entre zonas alejadas están fuertemente influenciadas por los factores físicos que operan sobre estas poblaciones (Caputi *et al.*, 2001; Yeung *et al.*, 2001, Caputi, 2008). Como reflejo de

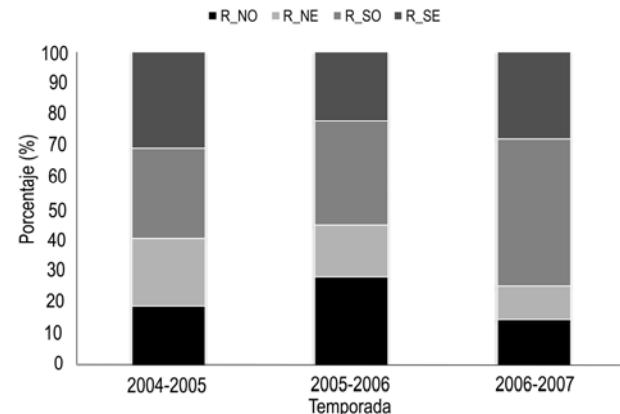


Figura 11. Porcentaje de individuos aportados por cada zona de la isla Robinson Crusoe-Santa Clara al total de individuos asentados en los tres sistemas de islas (RC-SC, AS. AID) y que fueron liberados en RC-SC.

Figure 11. Percentage of individuals contributed by each zone of the Robinson Crusoe-Santa Clara island to the total number of individuals settled in the three sets of islands (RC-SC, AS. AID) that were released in RC-SC.

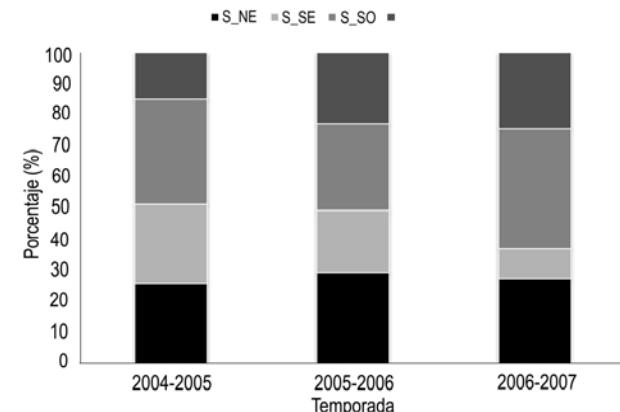


Figura 12. Porcentaje de individuos aportados por cada zona de la isla Alejandro Selkirk al total de individuos asentados en los tres sistemas de islas (RC-SC, AS. AID) y que fueron liberados en AS.

Figure 12. Percentage of individuals contributed by each zone of the Alejandro Selkirk island to the total number of individuals settled in the three sets of islands (RC-SC, AS. AID) that were released in AS.

esto se puede observar las variaciones en los patrones de conectividad-retención dentro y entre los sistemas de islas (AJF e AID), al igual que el cambio en los patrones de las corrientes dentro de esas zonas. Estos cambios en las corrientes estarían generando una marcada variación interanual en los índices de asentamiento provocando que, en algunas temporadas, estos índices de sobrevivencia a los procesos de advección sean mayores (2005-2006) y en otros mucho más bajos. Por otro lado, este tipo de variación

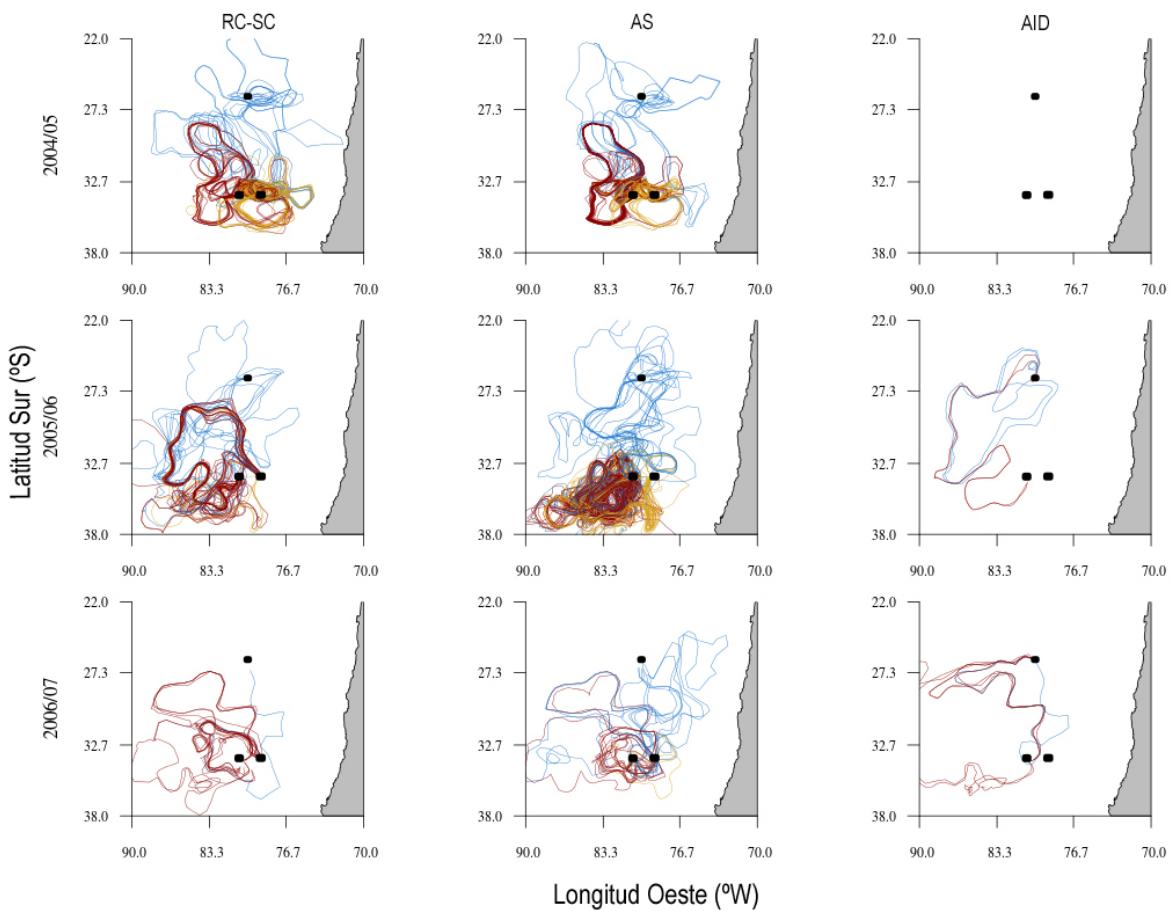


Figura 13. Trayectoria de las partículas asentadas liberadas en noviembre durante cada temporada simulada (filas) y para cada zona de liberación (columnas). Los colores representan las zonas de asentamiento (Rojo: AS; Amarillo: RC-SC; Azul: AID) la zona de liberación está identificada con un punto negro.

Figure 13. Tracking of the settled particles released in November of each simulated season (rows) and for each area of release (columns). The colors represent the areas of settlement (Red: AS, Yellow: RC-SC, Blue: AID) the release area is identified with a black spot.

interanual en los niveles de asentamiento tendría marcado efecto en los niveles productivos de la pesquería, debido a que el reclutamiento pesquero de estas especies estaría fuertemente influenciado por la sobrevivencia de los estadios de desarrollo. Esta relación entre las variaciones en los niveles de asentamiento y en la producción pesquera (extracción de langostas), para especies congénéricas de *J. frontalis*, presenta un alto nivel de correlación (Phillips *et al.*, 2000; Gardner *et al.*, 2001; Melville-Smith *et al.*, 2001; Booth & McKenzie, 2009). La importancia de estas variaciones interanuales en el asentamiento también es reportada por el análisis de sensibilidad del modelo IBM (Tabla 3), donde se sugiere que este sería uno de los factores que influiría significativamente en los niveles de conectividad dentro de los sistemas. Otro de los factores que tienen un impacto significativo en el asentamiento son los

patrones reproductivos (*i.e.* patrón de liberación larval; zona de liberación), algo similar a lo encontrado en otras especies de langostas (Chasse & Miller, 2010; Incze *et al.*, 2010). El acoplamiento de estos factores reproductivos con las condiciones oceanográficas y meteorológicas imperantes en el período de liberación larval, es relevante en términos de la posible capacidad advectiva o de retención que podrían caracterizar al sistema de archipiélagos en este período. Palma *et al.* (2011) indican que la baja abundancia de larvas tempranas de *J. frontalis* encontrada en varias zonas cercanas a la costa, durante el período de liberación larval, podría depender de los niveles de advección que caractericen a las corrientes. El aporte de estos factores reproductivos al éxito del asentamiento está determinado principalmente por la sobreposición espacio-temporal que existe entre ellos y los factores oceanográficos imperantes en las

Tabla 3. Resultados de los análisis de sensibilidad de los parámetros del modelo biofísico.**Table 3.** Results of sensitivity analysis of the biophysical model.

	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Valor F	Pr(>F)	Significancia	Varianza explicada
Año	2	1483	76.526	< 2.00 E-16	***	4.9
Mes	18	18517	106.149	< 2.00 E-16	***	61.2
Zona	8	975	12.575	6.31e-14	***	3.2
Duración larval	2	432	22.263	2.95e-09	***	1.4
Año x zona	16	1422	9.173	8.96e-16	***	4.7
Año x duración larval	4	476	12.272	9.99e-09	***	1.5
Mes x zona	99	4374	4.559	< 2.00E-16	***	14.4
Mes x duración	31	752	2.505	0.000111	***	2.4
Zona x duración	16	246	1.583	0.078671	.	0.8
Residuales	160	1551				5.1

*** $P < 0.001$

diferentes zonas (Parada *et al.*, 2003, 2010; Cowen *et al.*, 2006; Incze *et al.*, 2010).

Modelo conceptual de conectividad y asentamiento

A pesar de los bajos niveles porcentuales de asentamiento reportados por el modelo, se debe considerar que ellos corresponden al porcentaje del total de individuos aportados en una etapa reproductiva dentro del sistema. De esta forma, estos bajos porcentajes corresponden a un número elevado de individuos (ver más adelante).

Los tres sub-sistemas de islas (AS, RC-SC, AID) presentan un flujo de partículas entre sus componentes conformando de esta forma una estructura metapoblacional para *J. frontalis* (Whittaker, 1998; Dodds, 2009). Para el caso de AS y RC-SC también existe cierto nivel de retención (~1%) algo que no ocurre con el AID el cual presenta niveles de retención despreciables y un alto índice de advección (~99,99%) durante todas las temporadas simuladas. Al observar las proporciones finales de individuos asentados por zonas durante las tres temporadas se encuentra que sus niveles de asentamiento en el AID son levemente menores a los de RC-SC y AS (Fig. 9). Esto sugiere que el AID sería sumidero de los propágulos provenientes tanto de AS como de RC-SC y que su aporte de propágulos al sistema sería marginal. El sistema AJF presenta un flujo migracional bidireccional entre sus islas (AS, RC-SC), que generaría una homogeneización del sistema. Al representar de forma esquemática los índices más significativos de conectividad-retención entregados por la modelación, se aprecia marcada variación interanual de estos índices y un significativo nivel de

conectividad en el AJF, especialmente de propágulos provenientes de RC-SC hacia AS (Fig. 14). En general, se establecería que *J. frontalis* presenta un estructura metapoblacional con importantes niveles de conectividad-retención dentro del sistema AJF y un importante flujo de propágulos hacia el AID.

Limitaciones de la aproximación modelística y estudios futuros

J. frontalis al igual que muchas especies con etapas de vida temprana pelágica, genera en su etapa reproductiva una gran cantidad de huevos y/o larvas los cuales son liberados en la columna de agua (Arana *et al.*, 1985; Dupré, 2000). Durante estos estadios tempranos muchas especies pueden experimentar mortalidades totales cercanas al 99,99% del total de individuos (Houde, 1997; Rutherford *et al.*, 1997, Caroffino *et al.*, 2010; Chasse & Miller, 2010). A pesar del alto número de individuos liberados en la etapa reproductiva la mayoría no logra asentarse, ya que producto de diversos factores no se encuentran en las zonas aptas para el asentamiento, algo ya reportado para otras especies de langostas (Incze & Wahle, 1991; Incze *et al.*, 2000; Xue *et al.*, 2008). En especies de vida pelágica los factores advectivos (ie. factores físicos-oceanográficos) han sido considerados como una de las principales fuentes de mortalidad larval (McConaughay, 1992; Cowen *et al.*, 2006; Parada *et al.*, 2008; Chasse & Miller, 2010). Tomando esto en consideración, los bajos niveles de conectividad-retención entregados por el modelo IBM resultan ser representativos de lo que podría estar ocurriendo para un sistema con las características del AJF y de AID. Por otra parte, se debe considerar que cada hembra

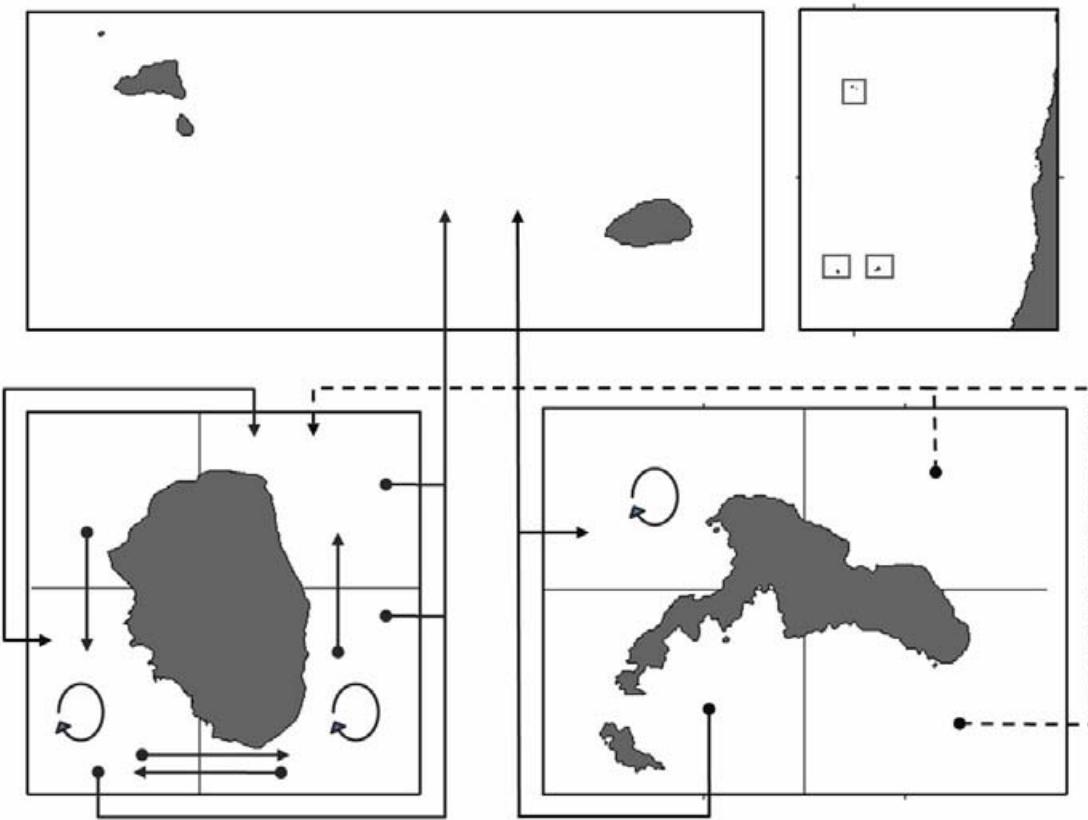


Figura 14. Esquema general de conectividad para las islas del archipiélago de Juan Fernández y las islas Desventuradas basado en los índices de conectividad-retención significativos ($>0,5\%$). Las líneas segmentadas representan la temporada 2004-2005 y las líneas continuas representan la temporada 2005-2006. Las esferas señalan la fuente de las partículas y las flechas el sumidero. La retención zonal fue identificada con una línea curva.

Figure 14. Overview of connectivity for the Archipelago of Juan Fernandez and Desventuradas Islands, based on significant connectivity-retention index ($> 0.5\%$). The segmented lines represent the 2004-2005 season, the solid lines represent the 2005-2006 season. The spheres indicate the source of the particles and the arrows the Sink. The retention zone was identified with a curved line.

podría liberar en promedio unas 200.000 larvas en cada temporada reproductiva (Arana *et al.*, 1985). De esta forma, los índices entregados por el modelo corresponderían a un elevado número de individuos asentados durante cada temporada. Si se considera como supuesto que el 50% de las hembras presentes en la población aportan reproductivamente en una temporada, se podría tener entre 5000 y 6300 millones de larvas por temporada (valor referencial de hembras, Yañez *et al.*, 2000). Esto daría como resultado que índices de conectividad-retención cercanos a 0,1% corresponderían realmente entre 5 a 6 millones de individuos asentados.

En los modelos de acoplamiento físico-biológicos uno de los aspectos importantes es la información biológica utilizada (Cowen *et al.*, 2006; Werner *et al.*, 2007; Xue *et al.*, 2008; Incze *et al.*, 2010; Parada *et al.*, 2010). Con esta información biológica se

configuran las bases del modelo (*i.e.* zonas, cantidad y patrones de liberación, mortalidad, efecto de la temperatura) y los patrones de comportamiento de los individuos (reproductivo, migración vertical, comportamiento migratorio por estadio). Para *J. frontalis* y, en general para organismos en las islas oceánicas esta información es escasa y dispersa. De esta forma, el modelo implementado presenta limitaciones debido a la acotada información biológica para la configuración de patrones más complejos. A pesar de esto, el modelo es una aproximación inicial robusta que da cuenta de los patrones de conectividad-retención que tienen las subpoblaciones de *J. frontalis* en el sistema de islas (AJF y AID).

Debido a la necesidad de representar de forma realista los procesos que están condicionando los patrones de conectividad-retención entre estos sistemas se decidió realizar las simulaciones sólo para los

años en los cuales se contaba con esta información biológica para la especie, evitando de esta forma que el único efecto que opere sobre la conectividad-retención de las poblaciones provenga del ambiente físico. Este trabajo muestra algunos resultados del esfuerzo por acoplar un modelo biofísico de la dinámica de *J. frontalis* en las islas oceánicas chilenas. Intentando a través del acoplamiento de un sofisticado modelo de circulación oceánica con un modelo biológico de las larvas de la langosta investigar los patrones de conectividad y reclutamiento larval basados en los parámetros biológicos de la especie objetivo. Aplicaciones futuras de este modelo biofísico a las subpoblaciones de *J. frontalis* en el sistema de islas (AJF y AID) deberían incluir información más detallada de: a) patrones reproductivos de las hembras, b) mortalidad natural, c) modelo de crecimiento larval, y d) modelos de movimiento larval.

CONCLUSIONES

Se puede establecer que: a) el sistema de islas del AJF presenta un nivel de conectividad significativo y que desde el AJF hacia el AID existe un flujo unidireccional importante. Los mayores niveles de retención están presentes en la isla AS y seguido por RC-SC, en cambio AID presenta mayores niveles de advección (Fig. 14); b) a pesar de las variaciones interanuales observadas, los dos archipiélagos con sus respectivas islas (AS, RC-SC, AID), presentaron variaciones proporcionales en el número de individuos asentados en cada sistema por temporada. Tanto RC-SC como AS aportan con la mayoría de los individuos asentados en el sistema considerando todas las temporadas, siendo el aporte de AID marginal. A nivel de subzona tanto en AS como en RC-SC existe una variación interanual en el aporte de cada una al total de asentados en el archipiélago de Juan Fernández; c) Se puede observar en el sistema que existe una relación entre los patrones de circulación y los niveles de asentamiento. De esta forma los años en que se ve escasa variación en los patrones direccionales de las corrientes, los niveles de asentamiento disminuyen notoriamente. De allí que *J. frontalis* presentaría una estructura metapoblacional con flujo migratorios significativos entre sus componentes. Estos flujos se ven determinados principalmente por el acoplamiento entre los factores biológicos reproductivos tales como el área, mes de liberación, duración del estadio larval y también por factores oceanográficos tales como las variaciones en la intensidad y presencia de estructuras de mesoescala.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a los Sindicatos de Pescadores del Archipiélago de Juan Fernández (STIPA y SPIIAS) por su ayuda en los proyectos realizados que proporcionaron la información biológica utilizada en este trabajo. También se agradece al Instituto de Investigación Pesquera (INPESCA), Talcahuano, Chile, por facilitar el acceso computacional a su servidor, para el desarrollo e implementación de los modelos biofísicos. Carolina Parada agradece a la Comisión Nacional de Ciencia y Tecnología (CONICYT) por el financiamiento a través del proyecto 78090007 y, a Philippe Verley (IRD) por el desarrollo de la herramienta de modelación ICHTHYOP utilizada en este estudio (<http://www.brest.ird.fr/ressources/ichthyop>). Los autores agradecen al Dr. Emanuele Di Lorenzo por facilitar los productos de la modelación hidrodinámica y su apoyo en los proyectos de modelación biofísica y a la Fundación CREO por el financiamiento del proyecto 'Meso-scale and coastal oceanographic analysis around Juan Fernández and Desventuradas archipielagos'.

REFERENCIAS

- Arana, P.M. 1987. Perspectivas históricas y proyecciones de la actividad pesquera realizada en el Archipiélago de Juan Fernández, Chile. In: J.C. Castilla (ed.). Islas oceánicas chilenas: conocimiento científico y necesidades de investigaciones. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, pp. 321-353.
- Arana, P.M., E. Dupré & V. Gaete. 1985. Ciclo reproductivo, talla de primera madurez sexual y fecundidad de la langosta de Juan Fernández (*Jasus frontalis*). In: P. Arana (ed.). Investigaciones marinas en el archipiélago de Juan Fernández. Escuela de Ciencias del Mar PUCV, Valparaíso, pp. 188-211.
- Aristegui, J., P. Tett, A. Hernandez-Guerra, G. Basterretxea, M. Montero, K. Wild, P. Sangra, S. Hernandez-Leon, M. Canton & J. Garcia-Braun. 1997. The influence of island-generated eddies on chlorophyll distribution: a study of mesoscale variation around Gran Canaria. Deep-Sea Res. Part I, 44(1): 71-96.
- Báez, P. 1973. Larvas phyllosoma del Pacífico Sur Oriental (Crustacea, Macrura, Scyllaridea). Rev. Biol. Mar., 15(1): 115-130.
- Benitez-Nelson, C., R. Bidigare, T. Dickey, M. Landry, C. Leonard, S. Brown, F. Nencioli, Y. Rii, K. Maiti, J. Becker, T. Bibby, W. Black, W. Cai, C. Carlson, F. Chen, V. Kuwahara, C. Mahaffey, P. McAndrew, P. Quay, M. Rappé, K. Selph, M. Simmons & E. Yang.

2007. Mesoscale eddies drive increased silica export in the subtropical Pacific Ocean. *Science*, 316(5827): 1017-1021.
- Booth, J. & A. McKenzie. 2009. Strong relationships between levels of puerulus settlement and recruited stock abundance in the red rock lobster (*Jasus edwardsii*) in New Zealand. *Fish. Res.*, 95:161-168.
- Booth, J. 1994. *Jasus edwardsii* larval recruitment off the east coast of New Zealand. *Crustaceana*, 66(3): 295-317.
- Caputi, N., C. Chubb & A. Pearce. 2001. Environmental effects on recruitment of the western rock lobster, *Panulirus cygnus*. *Mar. Freshw. Res.*, 52: 1167-1174.
- Caputi, N. 2008. Impact of the Leeuwin Current on the spatial distribution of the puerulus settlement of the western rock lobster (*Panulirus cygnus*) and implications for the fishery of Western Australia. *Fish. Oceanogr.*, 17(2): 147-152.
- Caroffino, D., T. Sutton, R. Elliott & M. Donofrio. 2010. Early life stage mortality rates of lake sturgeon in the Peshtigo River, Wisconsin. *North. Am. J. Fish. Manage.*, 30: 295-304.
- Chassé, J. & R. Miller. 2010. Lobster larval transport in the southern Gulf of St. Lawrence. *Fish. Oceanogr.*, 19(5): 319-338.
- Chiswell, S. & J. Booth. 1999. Rock lobster *Jasus edwardsii* larval retention by the Wairarapa Eddy off New Zealand. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 183: 227-240.
- Chiswell, S. & J. Booth. 2005. Distribution of mid- and late-stage *Jasus edwardsii* phyllosomas: Implications for larval recruitment processes. *N.Z. J. Mar. Freshw. Res.*, 39(5): 1157-1170.
- Chiswell, S. & D. Roemmich. 1998. The East Cape Current and two eddies: A mechanism for larval retention? *N.Z. J. Mar. Freshw. Res.*, 32(3): 385-397.
- Chiswell, S., J. Wilkin, J. Booth & B. Stanton. 2003. Trans-Tasman Sea larval transport: Is Australia a source for New Zealand rock lobsters? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 247: 173-182.
- Correa-Ramírez, M., S. Hormazábal & G. Yuras. 2007. Mesoscale eddies and high chlorophyll concentrations off central Chile (29°-39°S). *Geophys. Res. Lett.*, 34(12): 1-5.
- Cowen, R., C. Paris & A. Srinivasan. 2006. Scaling of connectivity in marine populations. *Science*, 311(5760): 522-527.
- Cowen, R., G. Gawarkiewicz, J. Pineda, S. Thorrold, F. Werner & C. Durango. 2007. Population connectivity in marine systems. *Oceanography*, 20(3): 14-21.
- Dodds, W. 2009. Laws, theories, and patterns in ecology. University of California Press, Los Angeles, 232 pp.
- Dupré, M. 2000. Reproducción, muda y desarrollo de la langosta de Juan Fernández, *Jasus frontalis*, en estanques de cultivo. *Invest. Mar.*, Valparaíso, 28: 165-174.
- Dupré, M. & A. Guisado. 1996. Identificación de los primeros estados de phyllosoma de la langosta de Juan Fernández (*Jasus frontalis*) mantenidos en laboratorio. *Invest. Mar.*, Valparaíso, 24: 39-50.
- Ernst, B., C. Parada, P. Manríquez, J. Chamorro & P. Retamal. 2010a. Dinámica poblacional y pesquera de la langosta en la isla Alejandro Selkirk. Informe Final, Proyecto FIP N°2008-24: 166 pp.
- Ernst, B., P. Manríquez, JM(lobo) Orensanz, R. Roa, J. Chamorro & C. Parada. 2010b. Strengthening of a traditional territorial tenure system through protagonism in monitoring activities by lobster fishermen from the Juan Fernandez Islands, Chile. *Bull. Mar. Sci.*, 86(2): 1-44.
- Galindo, H., D. Olson & S. Palumbi. 2006. Seascape genetics: a coupled oceanographic-genetic model predicts population structure of Caribbean corals. *Current Biol.*, 16(16): 1622-1626.
- Gardner, C., S. Frusher, R. Kennedy & A. Cawthorn. 2001. Relationship between settlement of southern rock lobster pueruli, *Jasus edwardsii*, and recruitment to the fishery in Tasmania, Australia. *Mar. Freshw. Res.*, 52: 1271-1275.
- George, R., 2005. Evolution of life cycles, including migration, in spiny lobsters (Palinuridae). *N.Z. J. Mar. Freshw. Res.*, 39(3): 503-514.
- González-Quiroz, R., A. Pascual, D. Gomis & R. Anadon. 2004. Influence of mesoscale physical forcing on trophic pathways and fish larvae retention in the central Cantabrian Sea. *Fish. Oceanogr.*, 13(6): 351-364.
- Grantham, B., G. Eckert & A. Shanks. 2003. Dispersal potential of marine invertebrates in diverse habitats. *Ecol. Appl.*, 13: 108-116.
- Grimm, V., U. Berger, F. Bastiansen, S. Eliassen, V. Ginot, J. Giske, J. Goss-Custard, T. Grand, S.K. Heinz, G. Huse, A. Huth, J.U. Jepsen, C. Jorgensen, W.M. Mooij, B. Müller, G. Pe'er, C. Piou, S.F. Railsback, A.M. Robbins, M.M. Robbins, E. Rossmanith, N. Rüger, S. Strand, S. Souissi, R.A. Stillman, R. Vabo, U. Visser & D.L. DeAngelis. 2006. A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecol. Model.*, 198(1-2): 115-126.
- Hinckley, S., A. Hermann, K. Mier & B. Megrey. 2001. Importance of spawning location and timing to successful transport to nursery areas: a simulation study of Gulf of Alaska walleye pollock. *ICES J. Mar. Sci.*, 58: 1042-1052.

- Hinckley, S., J. Napp, A. Hermann & C. Parada. 2009. Simulation of physically mediated variability in prey resources of a larval fish: a three-dimensional NPZ model. *Fish. Oceanogr.*, 18(4): 201-223.
- Hormazábal, S., G. Shaffer & O. Leth. 2004a. Coastal transition zone off Chile. *J. Geophys. Res.* 109: 1-13.
- Hormazábal, S., S. Núñez, D. Arcos, F. Espíndola & G. Yuras. 2004b. Mesoscale eddies and pelagic fishery off Central Chile (33-40°S). *Gayana*, 68(2): 291-296.
- Hormazábal, S., G. Shaffer, N. Silva & E. Navarro. 2006. La corriente sub-superficial del Perú-Chile y la variabilidad de la zona de mínimo oxígeno frente a Chile central. *Gayana*, 70(1): 37-45.
- Houde, E. 1997. Patterns and trends in larval-stage growth and mortality of teleost fish. *J. Fish. Biol.*, 51: 52-83.
- Incze, L., H. Xue, N. Wolff, D. Xu, C. Wilson, R. Steneck, R. Wahle, P. Lawton, N. Pettigrew & Y. Chen. 2010. Connectivity of lobster (*Homarus americanus*) populations in the coastal Gulf of Maine: Part II. Coupled biophysical dynamics. *Fish. Oceanogr.*, 19(1): 1-20.
- Incze, L. & R. Wahle. 1991. Recruitment from pelagic to early benthic phase in lobsters *Homarus americanus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 79: 77-87.
- Incze, L., R. Wahle & A. Palma. 1999. Advection and settlement rates in a benthic invertebrate: recruitment to first benthic stage in *Homarus americanus*. *ICES J. Mar. Sci.*, 57: 430-437.
- James, M., P. Armsworth L. Mason, B. Luciano & L. Bode. 2002. The structure of reef fish metapopulations: modelling larval dispersal and retention patterns. *Proc. Roy. Soc., B.* 269(1505): 2079-2086.
- Largier, J. 2003. Considerations in estimating larval dispersal distances from oceanographic data. *Ecol. Appl.*, 13: 71-89.
- Lett, C., P. Verley, C. Mullon, C. Parada, T. Brochier, P. Penven & B. Blanke. 2008. A Lagrangian tool for modelling ichthyoplankton dynamics. *Environ. Modell. Softw.*, 23: 1210-1214.
- MacDiarmid, A. & B. Sainte-Marie. 2006. Reproduction. In: B. Phillips (ed). *Lobsters: biology, management, aquaculture and fisheries*. Blackwell Publishing, Oxford, 45-77.
- Martin, A., K. Richards, C. Law & M. Liddicoat. 2001. Horizontal dispersion within an anticyclonic mesoscale eddy. *Deep-Sea Res. Part II*, 48(4-5): 739-755.
- Masumoto, Y., H. Sasaki, T. Kagimoto, N. Komori, A. Ishida, Y. Sasai, T. Miyama, T. Motoi, H. Mitsudera, K. Takahashi, H. Sakuma & T. Yamagata. 2004. A fifty-year eddy-resolving simulation of the world ocean-Preliminary outcomes of OFES (OGCM for the Earth Simulator). *J. Earth Simul.*, 1: 35-56.
- McConaughay, J. 1992. Decapod larvae: dispersal, mortality, and ecology. A working hypothesis. *Am. Zool.*, 32(3): 512-523.
- McGarvey, R. & J. Matthews. 2001. Incorporating numbers harvested in dynamic estimation of yearly recruitment: onshore wind in interannual variation of South Australian rock lobster (*Jasus edwardsii*). *ICES J. Mar. Sci.*, 58(5): 1092-1099.
- McGillicuddy, Jr. D., L. Anderson, N. Bates, T. Bibby, K. Buesseler, C. Carlson, C. Davis, C. Ewart, P. Falkowski, S. Goldthwait, D. Hansell, W. Jenkins, R. Johnson, V. Kosnyrev, J. Ledwell, Q. Li, D. Siegel & D. Steinberg. 2007 Eddy/wind interactions stimulate extraordinary mid-ocean plankton blooms. *Science*, 316: 1021-1026.
- Melville-Smith, R., S. Anderton & N. Caputi. 2001. Predicting the recreational western rock lobster (*Panulirus cygnus*) catch in Western Australia. *Mar. Freshw. Res.*, 52: 1527-1534.
- Miller, D., C. Moloney, C. van Der Lingen, C. Lett, C. Mullon & J. Field. 2006. Modelling the effects of physical-biological interactions and spatial variability in spawning and nursery areas on transport and retention of sardine *Sardinops sagax* eggs and larvae in the southern Benguela ecosystem. *J. Mar. Syst.*, 61: 212-229.
- Palma, A., I. Cáceres-Montenegro, R. Bennett, S. Magnolfi, L. Henríquez, J. Guerra, K. Manríquez & E. Palma. 2011. Near-shore distribution of phyllosomas of the two only lobster species (Decapoda, Achelata) present in Robinson Crusoe Island and endemic to the Juan Fernández Archipelago. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 84: 379-390.
- Parada, C., C. van der Lingen, C. Mullon & P. Penven. 2003. Modelling the effect of buoyancy on the transport of anchovy (*Engraulis capensis*) eggs from spawning to nursery grounds in the southern Benguela: an IBM approach. *Fish. Oceanogr.*, 12(3): 170-184.
- Parada, C., D. Armstrong, B. Ernst, S. Hinckley & J.M.(Iobo) Orensanz. 2010. Spatial dynamics of snow crab (*Chionoecetes opilio*) in the eastern Bering SeaPutting together the pieces of the puzzle. *Bull. Mar. Sci.*, 86(2): 413-437.
- Parada, C., C. Mullon, C. Roy, P. Fréon, L. Hutchings & C. van der Lingen. 2008. Does vertical migratory behaviour retain fish larvae onshore in upwelling ecosystems? A modelling study of anchovy in the southern Benguela. *African J. Mar. Sci.*, 30(3): 437-452.
- Pequeño, G. & S. Sáez. 2000. Los peces litorales del archipiélago de Juan Fernández (Chile): endemismo y relaciones ictiogeográficas. *Invest. Mar., Valparaíso*, 28: 27-37.

- Phillips, B., J. Booth, J. Cobb, A. Jeffs & P. McWilliam. 2006. Chapter 7: Larval and postlarval Ecology. In: B. Phillips (ed.). *Lobsters: biology, management, aquaculture and fisheries*. Blackwell Publishing, Oxford, 231-362.
- Pizarro, O., G. Shaffer, B. Dewitte & M. Ramos. 2002. Dynamics of seasonal and interannual variability of the Peru-Chile Undercurrent. *Geophys. Res. Lett.* 29(12): 10.1029/2002GL014790.
- Roa, R. & E. Niklitschek. 2007. Biomass estimation from surveys with likelihood-based geostatistics. *ICES J. Mar. Sci.*, 64: 1723-1734.
- Rozbaczylo, N. & J.C. Castilla. 1987. Invertebrados marinos del archipiélago de Juan Fernández. In: J.C. Castilla (ed.). *Islas oceánicas chilenas: conocimiento científico y necesidades de investigaciones*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, pp. 319-353.
- Rutherford, E., E. Houde & R. Nyman. 1997. Relationship of larval-stage growth and mortality to recruitment of striped bass, *Morone saxatilis*, in Chesapeake Bay. *Estuaries*, 20(1): 174-198.
- Sasai, Y., A. Ishida, H. Sasaki, S. Kawahara, H. Uehara & Y. Yamanaka. 2006. A global eddy-resolving coupled physical-biological model: physical influences on a marine ecosystem in the North Pacific. *Simulation*, 87: 467-474.
- Sasai, Y., H. Sasaki, K. Sasaoka, A. Ishida & Y. Yamanaka. 2007. Marine ecosystem simulation in the eastern tropical Pacific with a global eddy resolving coupled physical-biological model. *Geophys. Res. Lett.*, 34(23): 6-11.
- Sasaki, H., Y. Sasai, M. Nonaka, Y. Masumoto & S. Kawahara. 2006. An eddy-resolving simulation of the quasi-global ocean driven by satellite-observed wind field: Preliminary outcomes from physical and biological fields. *J. Earth Simul.*, 6: 35-49.
- Shanks, A. 2009. Pelagic larval duration and dispersal distance revisited. *Biol. Bull.*, 216(3): 373-85.
- Shanks, A., B. Grantham & M. Carr. 2003. Propagule dispersal distance and the size and spacing of marine reserves. *Ecol. Appl.*, 13: 159-169.
- Sponaugle, S., R. Cowen, A. Shanks, S. Morgan, J. Leis, J. Pineda, G. Boehlert, M. Kingsford, K. Lindeman, C. Grimes & J. Munro. 2002. Predicting self-recruitment in marine populations: biophysical correlates and mechanisms. *Bull. Mar. Sci.*, 70: 341-375.
- Werner, F., R. Cowen & C. Paris. 2007. Coupled biological and physical models present capabilities and necessary developments for futures studies of population connectivity. *Oceanography*, 20(3): 54-69.
- Whittaker, R. 1998. *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation*. Oxford University Press, Oxford, 285 pp.
- Wing, S., L. Botsford, L. Morgan, J. Diehl & C. Lundquist. 2003. Inter-annual variability in larval supply to populations of three invertebrate taxa in the northern California Current. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.*, 57: 859-872.
- Xue, H., L. Incze, D. Xu, N. Wolff & N. Pettigrew. 2008. Connectivity of lobster populations in the coastal Gulf of Maine. Part I: Circulation and larval transport potential. *Ecol. Model.*, 210(1-2): 193-211.
- Yáñez, E., C. Canales & C. Silva. 2000. Evaluación de la langosta (*Jasus frontalis*) explotada en las islas Robinson Crusoe y Santa Clara del archipiélago de Juan Fernández (33°40' S-80°00'W). *Invest. Mar., Valparaíso*, 28: 135-147.
- Yeung, C., D. Jones, M. Ciales, T. Jackson & W. Richard. 2001. Influence of coastal eddies and counter-currents on the influx of spiny lobster, *Panulirus argus*, postlarvae into Florida Bay. *Mar. Freshw. Res.*, 52(8): 1217-1232.

Received: 14 April 2011; Accepted: 10 May 2012