

**UNIVERSIDAD DE VALPARAÍSO
FACULTAD DE CIENCIAS DEL MAR Y DE RECURSOS
NATURALES**

CARRERA DE BIOLOGÍA MARINA

**DESARROLLO LARVAL DEL LENGUADO
THYSANOPSETTA NARESI GÜNTHER, 1880 DE LA
ZONA AUSTRAL DE CHILE**

TESIS

Cristian Ariel Cortez Alfaro

2012

CRISTIAN ARIEL CORTEZ ALFARO

Trabajo de Titulación presentado en conformidad a los requisitos para obtener
el título profesional de Biólogo Marino

COMISIÓN DE TÍTULO:

Prof. Fernando Balbontín Cavada
Director
Universidad de Valparaíso

Dr. Mauricio Landaeta Díaz
Miembro de la Comisión
Universidad de Valparaíso

Dr. Ricardo Bravo Méndez
Miembro de la Comisión
Universidad de Valparaíso

RESUMEN

Se caracterizó el desarrollo y crecimiento larval del lenguado austral *Thysanopsetta naresi*, presentando una descripción detallada de sus estadios de vida temprana, para poder discriminarlas de otras larvas de lenguados de la zona de los canales y fiordos de Chile austral.

Las larvas provienen de muestras obtenidas con una red Bongo, en los cruceros CIMAR Fiordos 2, 4, 8, 11 y 14 realizados en los años 1996, 1998, 2002, 2005 y 2008, respectivamente, en estaciones ubicadas desde el seno de Reloncaví (41°31'S) al canal Smyth (52°45'S). Las larvas de *T. naresi*, se separaron e identificaron usando el métodos serial y apoyo bibliográfico. bajo una lupa esteromicroscópica, se registraron las variables morfométricas, los datos merísticos y el patrón pigmentario de 74 individuos. Se ilustró los estados del desarrollo larval. Para observar los caracteres merísticos, se tiñeron 25 larvas con alizarina roja. Se determinó si las diferentes partes del cuerpo presentan crecimiento alométrico o isométrico en relación a la longitud corporal (LC).

Las larvas comprendieron un rango de tamaño de 2,8 mm a 22,4 mm LC. Las larvas en preflexión son alargadas, la altura del cuerpo se incrementa de 28% LC en los estados tempranos a 35% LC en la fase de transformación. La longitud preanal disminuye de 55% LC en los estados tempranos a 46% LC en la transformación. El intestino comienza a enrollarse a alrededor de 3,5 mm LC. La longitud de la cabeza se incrementa de 28% LC en los estados tempranos a 35% LC en la transformación. La migración del ojo derecho ocurre a los 11 mm LC; la fase de transformación se completa sobre los 23 mm LC. La altura del

cuerpo, la longitud de la cabeza y de la cola crecen de manera alométricamente positiva en relación a la LC, en cambio, para la longitud preanal es alométrico negativo. El diámetro del ojo crece isométricamente.

Las larvas en preflexión se caracterizan por tener dos grupos de pigmentos concentrados, en la región postanal y ubicada dorsal y ventralmente sobre la base de la aleta embrionaria. El resto del cuerpo está fuertemente pigmentado, con la excepción de la aleta pectoral y la mitad ventral de la cabeza. A nivel de la línea media del cuerpo, aparece una línea que se extiende por detrás del ano hasta los últimos 4 miómeros. En las larvas en posflexión y en transformación, todo el cuerpo, exceptuando el pedúnculo caudal, está cubierto con pigmentos.

La flexión de la notocorda comienza a los 6,7 mm. El conteo completo de 15 radios caudales se observó en la posflexión a los 11,2 mm LC. Las bases de las aletas dorsal y anal se forman en la aleta embrionaria en larvas de cerca de 6,5 mm LC, y el contingente completo de radios (79 dorsales y 54 anales) se desarrolla a los 9,7 mm. Los 5 radios pélvicos se completaron a los 10,0 mm LC. No se observaron radios pectorales. Las vértebras comienzan a osificarse a los 5 mm LC y se completó a 7,4 mm donde se contaron 12 vértebras precaudales y 25 vértebras caudales. El esqueleto caudal posee 5 hipurales autógenos.

La larva de *T. naresi* se diferencian de *Hippoglossina macrops*. por las 3 líneas horizontales de pigmento interno en el tronco, desarrollo de un mayor número de radios dorsales. Las larvas del *T. naresi* se diferencian de las larvas de los lenguados *Paralichthys*

microps y *P. adpersus* por la ausencia de espinas esfenóticas, y radios dorsales anterior alargados, además *T. naresi* muestra mayores rangos de tamaños en todas las fases del desarrollo.

En el lenguado austral *T. naresi*, la transformación larval culmina a un tamaño superior en comparación a las demás especies, lo que le permite adaptarse paulatinamente a los cambios morfológicos y fisiológicos asociados a la migración del ojo y la adaptación de los órganos sensoriales así como al consecuente cambio de hábitat.

TABLA DE CONTENIDO

	<u>Página</u>
RESUMEN	iii
AGRADECIMIENTOS	viii
LISTA DE TABLAS	x
LISTA DE FIGURAS	xi
INTRODUCCIÓN	1
OBJETIVOS	11
MATERIALES Y MÉTODOS	12
Obtención de las muestras	12
Identificación y análisis de las muestras	16
Terminología para los estadios del desarrollo larval	21
Análisis del crecimiento larval	23
Ilustración de los estadios de desarrollo	25
Análisis del patrón de pigmentación	26
Obtención y análisis de los caracteres merísticos	28
Variables merísticas utilizadas	30
RESULTADOS	32
Morfología	35
Pigmentación	44
Caracteres merísticos	47
Formación del esqueleto axial	52

DISCUSIÓN	57
CONCLUSIONES	82
LITERATURA CITADA	84

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Dios por darme una vida llena de aprendizaje, experiencias y felicidad.

Agradezco a mis queridos padres, Miriam y Ariel por estar detrás de cada paso que he dado en la vida, por todo el amor y por brindarme las herramientas necesarias para siempre salir adelante. Gracias por su apoyo y comprensión, el cual me permitió llegar a la conclusión de la carrera y de la presente tesis. Así mismo agradezco a mis hermanos menores Marcela y Felipe por estar siempre conmigo, por ser parte de la base en la cual me apoyo para caminar en la vida, gracias por confiar y creer en mí. Agradezco a mis abuelos David y Laura, por el amor entregado durante parte importante de mi crianza y por ser ejemplo de fidelidad y entrega en la vida. Gracias a toda mi familia, esto es por ustedes y para ustedes.

Agradezco sincera y cariñosamente a Vinka quien ha sido mi amada y fiel compañera. Su aliento y apoyo emocional así como sus sugerencias y críticas fueron fundamentales para consumir esta tesis. Gracias por estar siempre junto a mí, por toda la fuerza que has sabido darme tanto en momentos de dificultad como de felicidad. Gracias a ti por ser quien eres y por apreciarme por quién soy. Gracias a los padres de Vinka, Claudio e Ivonne, por su inmensa generosidad y confianza hacia mí persona.

Agradezco a Nicolás, porque el habernos juntado a terminar nuestras respectivas tesis, me permitió poner en perspectiva el final de esta ardua labor, facilitando un poco la tarea. Gracias a Ximena su compañera y gracias a Óscar, Jorge, Cindy, Felipe y todos los

demás, por estar presentes en los ires y venires de la carrera y por los buenos momentos juntos.

Agradezco al profesor Sr. Fernando Balbontín, por haberme brindado la oportunidad de desarrollar esta tesis. Le agradezco también el haberme facilitado siempre los medios suficientes para llevar a cabo todas las actividades propuestas durante el desarrollo de esta, así como sus sugerencias y consejos. Agradezco al Dr. Mauricio Landaeta por su importante aporte y participación en el desarrollo de esta tesis.

LISTA DE TABLAS

Tabla	Página
1. Cruceros CIMAR Fiordos realizados entre los años 1996 y 2008 en los fiordos y canales de Chile austral.	15
2. Método de tinción con Alizarina roja para las estructuras óseas, modificado de Hollister (1934). Tiempo transcurrido para cada larva en la respectiva solución.	28
3. Rango de la longitud del cuerpo (LC); rango de porcentajes de las medidas corporales en relación a la longitud de la cabeza (LCa) y LC de las larvas de <i>Thysanopsetta naresi</i> .	35
4. Datos merísticos de larvas seleccionadas de <i>Thysanopsetta naresi</i> .	48
5. Caracteres merísticos de las especies pertenecientes al Orden Pleuronectiformes cuyos adultos o larvas se han recolectado en el área de estudio.	60
6. Resumen de de los caracteres larvales, útiles para distinguir entre especies de la familia Paralichthyidae que habitan en la región austral de Chile.	61
7. Longitudes relativas (%) de las partes del cuerpo de las larvas de especies de Paralichthyidae cuya distribución abarca la zona de los fiordos y canales australes de Chile.	69

LISTA DE FIGURAS

Figura	Página
1. Ejemplar adulto del lenguado <i>Thysanopsetta naresi</i> de 15,1 cm LC capturado en las costas argentinas. Extraído de Nakamura <i>et al.</i> (1986).	7
2. Área de muestreo de los cruceros CIMAR-fiordos utilizados en este estudio.	13
3. Larvas hipotéticas indicando los datos morfométricos obtenidos en larvas del lenguado <i>Thysanopsetta naresi</i> .	17
4. Representación de una larva tipo indicando los principales caracteres pigmentarios usados en la descripción de las larvas de lenguado.	27
5. Secuencia de desarrollo larval del lenguado austral <i>Thysanopsetta naresi</i> .	33
6. Crecimiento alométrico de la altura del cuerpo respecto a la longitud del cuerpo (LC) en larvas del lenguado austral <i>Thysanopsetta naresi</i> .	38
7. Crecimiento alométrico de la cabeza (LCa) en larvas del lenguado austral <i>Thysanopsetta naresi</i> .	39
8. Crecimiento alométrico del hocico (LH) en larvas del lenguado austral <i>Thysanopsetta naresi</i> .	40
9. Crecimiento alométrico del diámetro del ojo (DO) en larvas del lenguado austral <i>Thysanopsetta naresi</i> .	41
10. Crecimiento alométrico de la longitud preanal (LPA) en larvas del lenguado austral <i>Thysanopsetta naresi</i> .	42
11. Crecimiento alométrico de la cola (LCL) en larvas del lenguado austral <i>Thysanopsetta naresi</i> .	43

12.	Estructuras del esqueleto caudal de larvas del lenguado austral <i>Thysanopsetta naresi</i> .	50
13.	Patrón de la osificación del esqueleto axial de <i>Thysanopsetta naresi</i> .	54
14.	Larva de <i>Thysanopsetta naresi</i> en estadio de transformación, sometida a procesos de tinción con Alizarina.	56
15.	Fotografías tomadas de muestras provenientes de los cruceros CIMAR Fiordos, correspondientes a especímenes de <i>Hippoglossina macrops</i> .	64

INTRODUCCIÓN

La región de los canales y fiordos australes de Chile se extiende aproximadamente entre los 41,5° y 55,0° S (Sievers & Silva 2006). Desde el año 1995 la investigación científica asociada al programa CIMAR-Fiordos ha estado generando una gran cantidad de información, la cual ha permitido dar importantes avances en el conocimiento de la alta biodiversidad marina presente en la zona. Esta región se caracteriza por exhibir una fuerte dinámica de factores físicos y químicos, además de una compleja circulación de tipo estuarina. La alta pluviosidad junto al aporte de agua dulce proveniente de ríos que drenan desde los Andes, genera una marcada haloclina somera (~20 m de profundidad), con bajos valores de salinidad en la proximidad de la cabeza de los fiordos. Esta va aumentando progresivamente cerca de la conexión de los canales (Silva *et al.* 1997, Silva *et al.* 1998, Guzmán & Silva 2002, Valdenegro & Silva 2003). El área además está dominada por vientos sur y suroeste durante primavera y verano (octubre-marzo) y vientos norte y noroeste durante otoño e invierno (abril-septiembre) (Cáceres *et al.* 2003) que junto al forzamiento de las mareas afectan en gran medida la circulación del sistema (Silva & Calvete 2002). Los procesos de transporte y retención larval producidos aquí, determinan la ubicación de las áreas favorables para la crianza de los peces y evitan que el flujo neto de agua transporte tanto a los huevos como a las larvas hacia la zona oceánica (Bernal & Balbontín 2003).

Los resultados obtenidos en variados estudios han permitido dar grandes avances en el conocimiento de la composición y abundancia del ictioplancton de la zona austral, la cual presenta importantes cambios asociados a la latitud (Balbontín & Bernal 1997, Bernal &

Balbontín 1999). Varias especies presentan una amplia distribución geográfica, que abarca toda el área austral, como el esperlán negro *Bathylagichthys parini*, la merluza de cola *Macruronus novaezealandiae magellanicus*, la cabrilla *Sebastes oculatus*, especies de nototenidos de la Familia Nototheniidae, etc., más otros tipos de larvas que no han sido identificadas (Balbontín 2008).

Dado que los peces de la región tienen como hábitat tanto la zona litoral de los canales como la ubicada en el área oceánica adyacente (Nakamura *et al.* 1986, Pequeño *et al.* 1995), dentro de ellos es posible evidenciar un ensamble compuesto por larvas de especies de origen diverso, algunas de las cuales también se distribuyen en el sector del océano Atlántico (Bernal & Balbontín 2003), como es el caso del lenguado austral *Thysanopsetta naresi* Günther, 1880. Los adultos de esta especie se han registrado tanto en la costa austral del océano Atlántico (Meni *et al.* 1984, Nakamura *et al.* 1986) como en el Pacífico (Norman 1937, De Buen 1961), sin embargo, sus estados larvales no han sido descritos hasta la fecha, así como tampoco hay estudios que hayan identificado su presencia en alguna de las dos costas. En general, los estudios referidos a la distribución y abundancia del ictioplancton de los fiordos y canales de la zona austral de Chile, reconocen la presencia de larvas de lenguado (Córdoba & Balbontín 2006), pero no aportan información que permita confirmar la identidad específica de las larvas. Otros trabajos, identifican larvas de lenguado como *Hippoglossina mystacium* (Bustos *et al.* 2008, 2011), aunque esta identificación requiere ser confirmada.

Cualquiera sea el propósito de los estudios relacionados con los estados tempranos de los peces, como determinar su variabilidad en la distribución espacio temporal,

establecer los patrones reproductivos, adaptaciones conductuales, diferencias en la sobrevivencia de los distintos estados de desarrollo, o bien para perfeccionar técnicas de cultivo, realizar estudios poblacionales, etc., el primer paso es identificar la larva de la especie objeto con un alto grado de certeza. Aunque esto parezca obvio, no siempre resulta fácil y a veces requiere de una detallada investigación básica. Los huevos y larvas de algunas especies son difíciles de identificar, especialmente cuando co-ocurren con especies que están relacionadas cercanamente (Leis & Carson-Ewart 2000). Junto a esto se debe considerar que la esencia del desarrollo larval es el cambio, así que para situar a un organismo, el que por definición está en constante desarrollo, en el grupo taxonómico más bajo posible, es necesario un enfoque integral, por ejemplo combinando todas las características internas y externas de la larva (Neira *et al.* 1998).

La morfogénesis y la diferenciación larval son procesos rápidos y complejos que ocurren al principio de la ontogenia, cuando las larvas recién eclosionadas son sometidas a cambios drásticos en su morfología, fisiología, metabolismo, habilidades de natación y comportamiento. Esto es especialmente dramático en los Pleuronectiformes, ya que su desarrollo incluye una metamorfosis física única con profundos cambios, asociados a la migración del ojo, una rotación de 90° en la postura del cuerpo y una pigmentación asimétrica. Las larvas de lenguado además experimentan cambios ecológicos y en el comportamiento que guardan relación con el asentamiento o transición de una existencia pelágica a una bentónica (Ahlstrom *et al.* 1984, Geffen *et al.* 2007). La transformación desde una larva con simetría bilateral a un juvenil o adulto con simetría alterada o asimetría direccional, por lo general ocurre en un periodo de tiempo relativamente corto (van Snik *et*

al. 1997), durante el cual las larvas pasan ciclos alternados de tiempo entre la columna de agua y el fondo. Aquellas que son pelágicas, son ecológicamente parte de la comunidad planctónica, como es evidenciado por el hecho de que consumen principalmente presas pelágicas. Las larvas en metamorfosis que son demersales (o bentónicas) están asociadas con la comunidad bentónica y su dieta está compuesta por ítems de presas bentónicas o epibentónicas (Geffen *et al.* 2007).

De esta manera, para que la larva de lenguado mantenga un diseño funcionalmente equilibrado, la forma del cuerpo, y sus proporciones cambian a medida que aumenta su tamaño. Esta serie de cambios conducen a la formación de sus características morfológicas y patrones de crecimiento alométrico. Dichos patrones ontogénicos contienen claves importantes acerca de las adaptaciones de los peces planos a la vida bentónica (Fuiman 1997, Gibson 1997).

De modo general se puede afirmar que las larvas de los Pleuronectiformes comparten ciertos rasgos y características en común, como la existencia de un cuerpo comprimido y alto, con prominentes elementos basales en las aletas dorsal y anal. La duración de la fase larval puede ser larga y en algunos casos alcanza tamaños grandes antes de la transformación. El mesencéfalo se protruye típicamente de forma dorsal en varios grados. El intestino es torcido o enroscado, abultado más allá de la línea del cuerpo. La longitud preanal usualmente es menor al 50% de la LC. Las aletas dorsal y anal poseen radios alargados en gran número dentro de las aletas. La aleta dorsal se extiende desde la cabeza hasta la base de la aleta caudal. Algunos taxa presentan además características

especiales que incluyen radios elongados en número variable, así como espinas en la cabeza, opérculo y/o preopérculo (Hensley 1997).

Pese a su gran similitud exterior, los lenguados adultos pueden llegar a ser identificables gracias al reconocimiento de su anatomía y de sus caracteres morfológicos y merísticos distintivos (Ginsburg 1952, De Buen 1961, Pequeño & D'Ottone 1987, Geffen *et al.* 2007). Desafortunadamente, así como en un gran número de otras especies de peces teleósteos, muchas de las características de las larvas de los peces planos desaparecerán o se reducirán altamente luego de que el desarrollo larval esté completo. Así la apariencia externa de la larva no se parece en ninguna forma a los juveniles o adultos. Incluso pueden llegar a ser tan diferentes que algunas han sido descritas como géneros nuevos o incluso puestos en familias diferentes (Leis & Carson-Ewart 2000). A su vez, los estadios larvales tempranos de los peces planos poseen rangos de tamaño y forma muy similares a las larvas del resto de los teleósteos. De hecho, hay pocas diferencias fundamentales entre las etapas de vida tempranas de los lenguados y las de otros peces con larvas pelágicas (Hensley & Ahlstrom 1984). Esto plantea serias dificultades para la identificación a nivel de especie, lo que la convierte en una de las principales razones por las que no se sabe más acerca de la biología de las larvas de peces de este orden (Leis & Carson-Ewart 2000).

Los lenguados corresponden al orden Pleuronectiformes, caracterizados por poseer en su fase adulta, un cuerpo asimétrico y comprimido lateralmente, siendo los únicos vertebrados con la simetría bilateral alterada (Hensley 1997). El lenguado austral o lenguado falso *Thysanopsetta naresi*, es miembro de la familia Paralichthyidae la que se distingue por poseer las aletas ventrales en posición casi simétrica o la aleta del lado ocular

sobre la línea media ventral. La base de estas aletas tiene la misma longitud en ambos lados del cuerpo; las aletas dorsal y anal no están fusionadas con la caudal; ambas aletas pectorales con 5 a 6 radios; no tienen espinas en las aletas pectorales ni en las pélvicas y una línea lateral presente en ambos lados. En su fase adulta, los individuos de esta especie poseen los ojos en el lado izquierdo de la cabeza. *T. naresi*, como la mayoría de las especies de la familia Paralicthyidae son pequeñas con menos de 30 cm de longitud. Son carnívoros y se alimentan de invertebrados y peces bentónicos (Hensley 1997).

El género *Thysanopsetta* es monoespecífico. *T. naresi*, su única especie, crece hasta alrededor de 15,1 cm de longitud (Fig. 1). La información sobre su biología en general es escasa, contando solo con trabajos poco actualizados que datan de la década de 1980. A esta especie se la ha reportado más comúnmente en el sector argentino en la parte meridional de la plataforma continental. Es una especie numéricamente abundante en la zona nerítica entre 45 ° y 50° S del océano Atlántico y se encuentra a profundidades entre 90-170 m. Los registros más frecuentes se indican para el sur del golfo San Jorge (47° S). También la han encontrado en el contenido estomacal de *Merluccius hubbsi* (Menni *et al.* 1984). El extremo sur de su distribución corresponde a aguas costeras de Tierra del Fuego (55°S), mientras que el límite Este coincide con la isóbata de 200 m. En este sentido, Nakamura *et al.* (1986) extienden el límite oriental de la distribución de *T. naresi* hasta el norte de las islas Falkland o Malvinas, que corresponde a los 57° W.



Figura 1.

Ejemplar adulto del lenguado *Thysanopsetta naresi* de 15,1 cm LC capturado en las costas argentinas. Extraído de Nakamura *et al.* (1986).

En las costas de Chile, los adultos de esta especie se distribuirían desde los 42° a 53°S (De Buen 1961, Sielfeld & Vargas 1999). Un individuo recolectado por Norman (1937) en las cercanías de isla Mocha, amplía el rango conocido considerablemente más al norte en la costa chilena, desde los 38° a 53° sur. Según este autor, la coloración de estos peces es negruzca con numerosas manchas pequeñas, dispersas y pálidas. Además señala que en las crías, la cabeza y el cuerpo están cubiertos con un gran número de pequeñas manchas de color marrón oscuro. Según Nakamura *et al.* (1986), el registro de *T. naresi* en isla Mocha sería dudoso.

Hensley & Ahlstrom (1984) mencionan este género y señalan que tanto *Thysanopsetta* como *Tephrinectes* (ambos pertenecientes a Paralicthyidae) presentan de manera excepcional dentro de la familia, el patrón de osificación caudal más primitivo

dentro de los Pleuronectiformes, donde los huesos hipurales 1 – 4 no están fusionados al centrum terminal ni entre sí.

En Chile no hay datos específicos disponibles sobre capturas de *T. naresi* (SERNAPESCA 2010), no obstante en Argentina esta especie presenta capturas esporádicas (Fabr  & D az de Astarloa 1996). Es probable que en ambos pa ses, esta especie de pez plano sea capturada incidentalmente e incluida en las estad sticas bajo la categor a de “lenguados” junto con otras especies, debido a su gran similitud morfol gica que hace dif cil su correcta identificaci n. Por lo general, a los lenguados se les ha podido ver a la venta en fresco en mercados de la zona sur, aunque en cantidades limitadas y a un precio por sobre el valor de otros peces (Peque o & D’Ottone 1987, Peque o & Olivera 2005, SERNAPESCA 2002). En las regiones australes de canales y fiordos de Chile, esta especie tambi n tendr a cierta importancia como fauna acompa ante de la pesquer a de merluza del sur y otros peces demersales de importancia comercial (Arancibia 1991).

En Chile existe un enorme d ficit de estudios sobre las larvas de las especies de lenguados. De las 28 especies de Pleuronectiformes que se distribuyen en aguas chilenas, 9 se encuentran en alg n sector de los canales y fiordos australes, entre los 41,5  y 55,0  S, divididas entre las familias Paralichthyidae y Achiropsettidae (Sielfeld *et al.* 2003). De estas, solo se ha descrito el desarrollo larval de aquellas especies que poseen importancia comercial. Las larvas del lenguado de ojos grandes *H. macrops* que habita desde M xico hasta Punta Arenas, fueron descritas por Landaeta *et al.* (2006). Las larvas de los lenguados del g nero *Paralichthys*, *P. adpersus* y *P. microps* que se distribuyen desde el Per  hasta los 46  y 50  S, respectivamente, fueron descritos por Z niga & Acu a (1992).

En cuanto a las larvas de Achiropsettidae, sus estadios de desarrollo temprano han sido pobremente estudiados. En la literatura solo hay descripciones de estados avanzados de *Mancopsetta maculatta*, efectuada a partir de una larva de 12 mm LC y algunos juveniles de longitud superior a los 22 mm LC. De *Neoachiropsetta milfordi* solo se ha descrito un juvenil de 24 mm LC (Evseenko 1998). Los lenguados de esta familia poseen una distribución antártica y periantártica, encontrándoseles desde los 50° hacia el sur (Sielfeld *et al.* 2003) en el océano Atlántico y estrecho de Magallanes (Evseenko 1996).

Por otro lado, respecto a las especies de lenguados cuya distribución dentro de las aguas chilenas está limitada casi exclusivamente a los canales, como *Hippoglossina mystacium* con una distribución reportada que va desde 46° a los 50° S y *Thysanopsetta naresi* que se ubica desde aproximadamente los 42 a los 53 ° S (Ginsburg 1952, De Buen 1961), los trabajos referentes a sus características como adultos han sido escasos, esporádicos y limitados en sus observaciones. Respecto de *H. mystacium*, se cuenta solo con la descripción morfológica, efectuada por Ginsburg (1952) en base a un solo individuo de 183 mm LE, destacando que en las aletas anal y dorsal tiene 55 y 66 radios, respectivamente. Tanto para *H. mystacium* como para la especie objeto de este estudio *Thysanopsetta naresi*, no existen descripciones de sus estadios larvales lo que hace que la tarea de discernir las especies correspondiente al material planctónico disponible, sea especialmente difícil.

Asignar correctamente el nombre científico de la especie, es la llave con la cual se accede al conocimiento acumulado sobre esa clase de organismos. De esta manera, es esencial aclarar la identidad de las larvas de lenguados de la zona austral de Chile. Así

mismo, la comprensión acerca de la biología de *Thysanopsetta naresi* no puede ser considerada adecuada sin tener un adecuado conocimiento sobre la historia de vida y ecología de sus larvas. En este sentido, el estudio del desarrollo larval es de capital importancia para comprender los factores que operan durante sus primeros estadios de desarrollo.

El presente trabajo pretende ser un real aporte al conocimiento de la taxonomía del ictioplancton de la zona austral de Chile, del cual existe información fragmentada sobre descripciones que permitan el reconocimiento de sus estadios larvales y su dinámica temporal y espacial. Además, la información sobre el crecimiento alométrico de las larvas del lenguado austral *T. naresi* ayudará a comprender los factores morfo adaptativos que operan durante los primeros estadios de vida, dentro de ambientes naturales.

OBJETIVOS

Objetivo General

Caracterizar el desarrollo y crecimiento larval del lenguado austral *Thysanopsetta naresi*, describiendo una ontogenia detallada de sus estadios de vida temprana, utilizando material del ictioplancton recolectado en los canales del sur de Chile (41°30'S-55°S) entre los años 1996 y 2008.

Objetivos específicos

- Caracterizar el desarrollo morfológico y los patrones de crecimiento alométrico en larvas del lenguado austral *T. naresi*.
- Describir e ilustrar los estadios de preflexión, flexión y posflexión notocordal de las larvas de *Thysanopsetta naresi*.
- Determinar los caracteres merísticos y morfométricos, que permitan discriminar las larvas de la especie en estudio, de otras larvas de lenguado.

MATERIALES Y MÉTODOS

Obtención de las muestras

Las larvas examinadas provinieron de muestras de plancton obtenidas a bordo del buque oceanográfico de la Armada de Chile “AGOR Vidal Gormaz” durante el desarrollo de los siguientes cruceros: CIMAR 2 Fiordos, realizado entre el 14 de octubre y el 08 de noviembre de 1996 en la zona comprendida entre el golfo de Penas (47° S) y el extremo norte del estrecho de Magallanes (52° S) (Fig. 2A); CIMAR 4 Fiordos, organizado en 2 etapas, la primera entre el 26 de septiembre y el 06 de octubre de 1998. La segunda etapa se realizó entre el 25 de febrero y el 08 de marzo de 1999, abarcando ambas etapas la zona comprendida entre la boca del Guafo (43° 35' S) y el golfo Elefantes (46° 32' S) (Fig. 2B); las 2 etapas del CIMAR 8 Fiordos, la primera entre el 01 y el 26 de julio de 2002; la segunda entre el 15 y el 28 de noviembre de 2002, abarcando ambas etapas la zona comprendida entre la boca del Guafo (43° 35' S) y el canal Pulluche (45° 52' S) (Fig. 2C); CIMAR 11 Fiordos realizado entre el 7 y 27 de noviembre de 2005, en la zona comprendida entre el fiordo Reloncaví (41°31'S) y la boca del Guafo (43°39'S) (Fig 2D) y el crucero CIMAR 14 Fiordos realizado en las áreas del golfo de Penas (46°48' S) a canal Trinidad (50°09' S) entre el 27 de octubre y 26 de noviembre del 2008 (Fig. 2E). El detalle de cada crucero se indica en la Tabla 1.

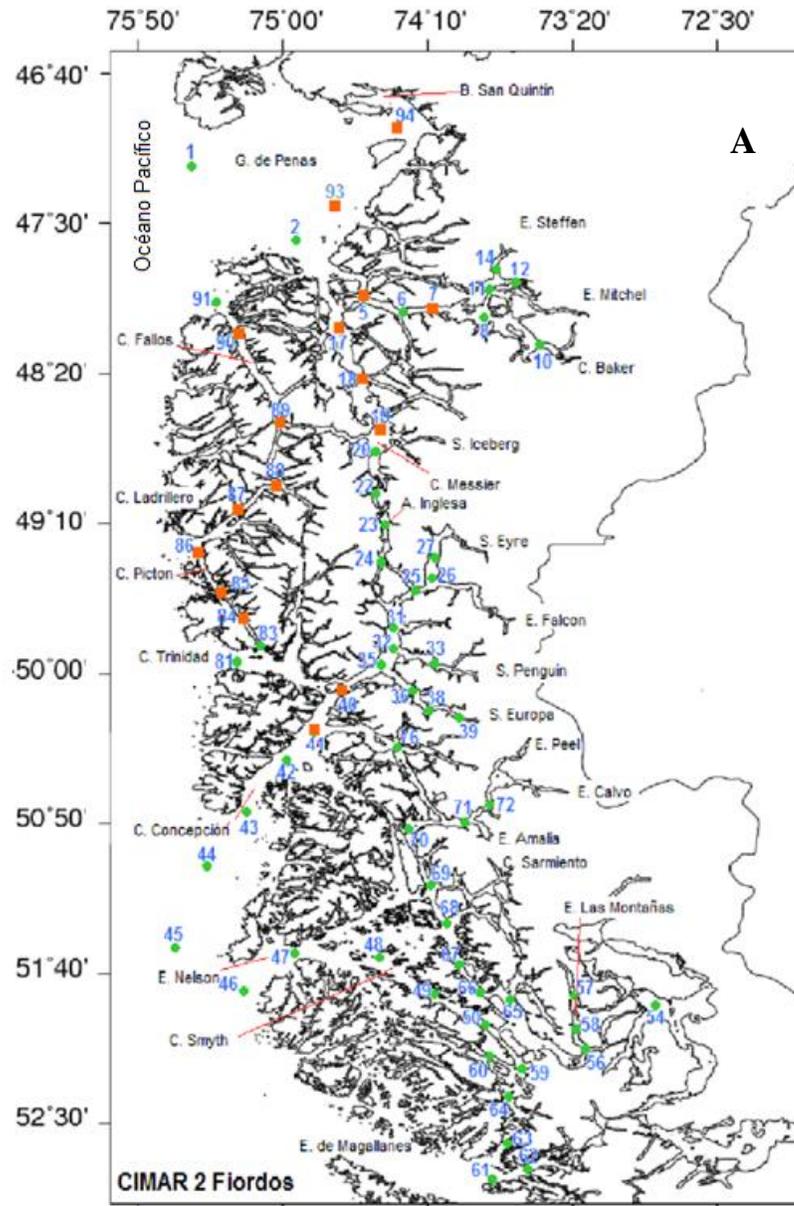


Figura 2.

Área de muestreo de los cruceros CIMAR Fiordos utilizados en este estudio. Los cuadrados rojos (■) representan las estaciones donde se realizaron las pescas de ictioplancton, los cuadrados verdes (■) las estaciones con capturas de *Thysanopsetta naresi*. (A) crucero Cimar 2 Fiordos

CONTINÚA EN LA PÁGINA SIGUIENTE

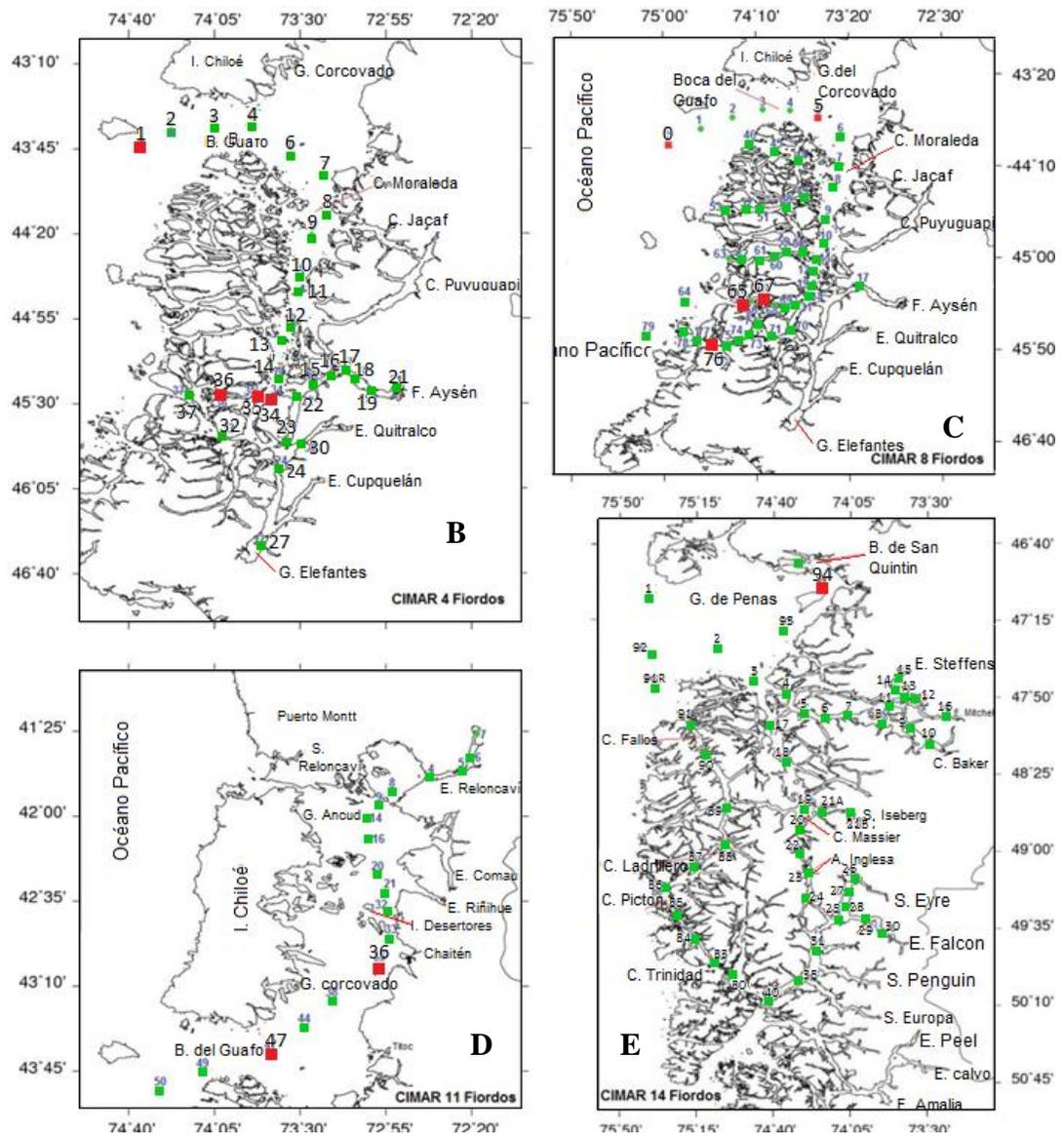


Figura 2.

CONTINUACIÓN

Área de muestreo de los cruceros CIMAR Fiordos utilizados en este estudio. Los cuadrados rojos (■) representan las estaciones donde se realizaron las pescas de ictioplancton, los cuadrados verdes (■) las estaciones con capturas de *Thysanopsetta naresi*. (B) crucero CIMAR 4 Fiordos; (C) crucero CIMAR 8 Fiordos ; (D) crucero CIMAR 11 Fiordos; (E) crucero CIMAR 14 Fiordos.

Tabla 1.

Cruceros CIMAR Fiordos realizados entre los años 1996 y 2008 en los fiordos y canales de Chile austral

Año	Crucero	Fecha inicio	Fecha término	N° estaciones	Rango latitud	Rango longitud
1996	CF 2	14-oct	08-nov	95	45°06,30'-52°45,10'	72°31,30'-75°50,90'
1998	CF 4	26-sep	06-oct	38	43°39,20'-46°31,40'	72°49,69'-74°38,00'
1999	CF 4 (II)	25-feb	08-mar	37	43°15,00'-46°90,70'	72°49,60'-74°38,00'
2002	CF 8	01-jul	26-jul	79	43°39,77'-45°50,09'	73°21,43'-75°09,70'
2002	CF 8(II)	15-nov	28-nov	79	43°39,36'-45°50,09'	73°10,13'-75°09,70'
2005	CF 11	07-nov	27-nov	58	41°30,87'-43°48,80'	72°19,34'-74°22,97'
2008	CF 14	27-oct	26-nov	49	46°50,42'-50°09,03'	73°18,90'-75°35,43'

El material biológico fue recolectado por una red Bongo estándar (66 cm de boca, 300 µm apertura de malla) provista de flujómetros TSK (Tsurumi-Seiki-Kosakusho Co. Ltd., Yokohama, Japón). Se realizaron lances oblicuos desde 200 m de profundidad (o desde cerca del fondo en las estaciones más someras), hasta la superficie, con una velocidad de arrastre de 1 a 2 nudos. Una vez sobre la embarcación las redes fueron lavadas y la muestra fue preservada a bordo en formalina al 5% y neutralizada con borato de sodio para su posterior análisis.

Identificación y análisis de las muestras

En el laboratorio de Ictiología de la Facultad de Ciencias del Mar y de Recursos Naturales de la Universidad de Valparaíso, se separaron las larvas de lenguado austral *T. naresi*, las que se identificaron usando el métodos serial (Neira *et al.* 1998). Se identificó positivamente la más grande de las larvas o el más pequeño de los juveniles, utilizando caracteres morfológicos, merísticos y pigmentarios de los adultos y subsecuentemente se unieron estos especímenes con aquellos progresivamente más pequeños, hasta que la serie de desarrollo estuvo completa. Además, se contó con apoyo bibliográfico, el cual permitió descartar de la serie a aquellas especies que ya cuentan con una previa descripción larval, además de la comparación con especies similares, pertenecientes al mismo género o familia (Ahlstrom *et al.* 1984, Hensley & Ahlstrom 1984, Moser *et al.* 1984, Moser 1996, Moser & Sumida 1996, Olivar & Fortuño 1991).

De los ejemplares disponibles para el análisis, se seleccionó un total de 74, por ser las que presentaron las mejores condiciones de preservación, y que permitieron conformar la más amplia secuencia del desarrollo larval, considerando un rango de longitudes desde la larva más pequeña hasta la más grande. En los análisis se utilizó un microscopio estereoscópico (Leica-Wild M3Z) con micrómetro ocular (precisión de 0,01 mm), registrándose las mediciones que permitieron obtener datos morfométricos. En la Fig. 3 se indican las mediciones consideradas y la nomenclatura utilizada en la descripción de las larvas.

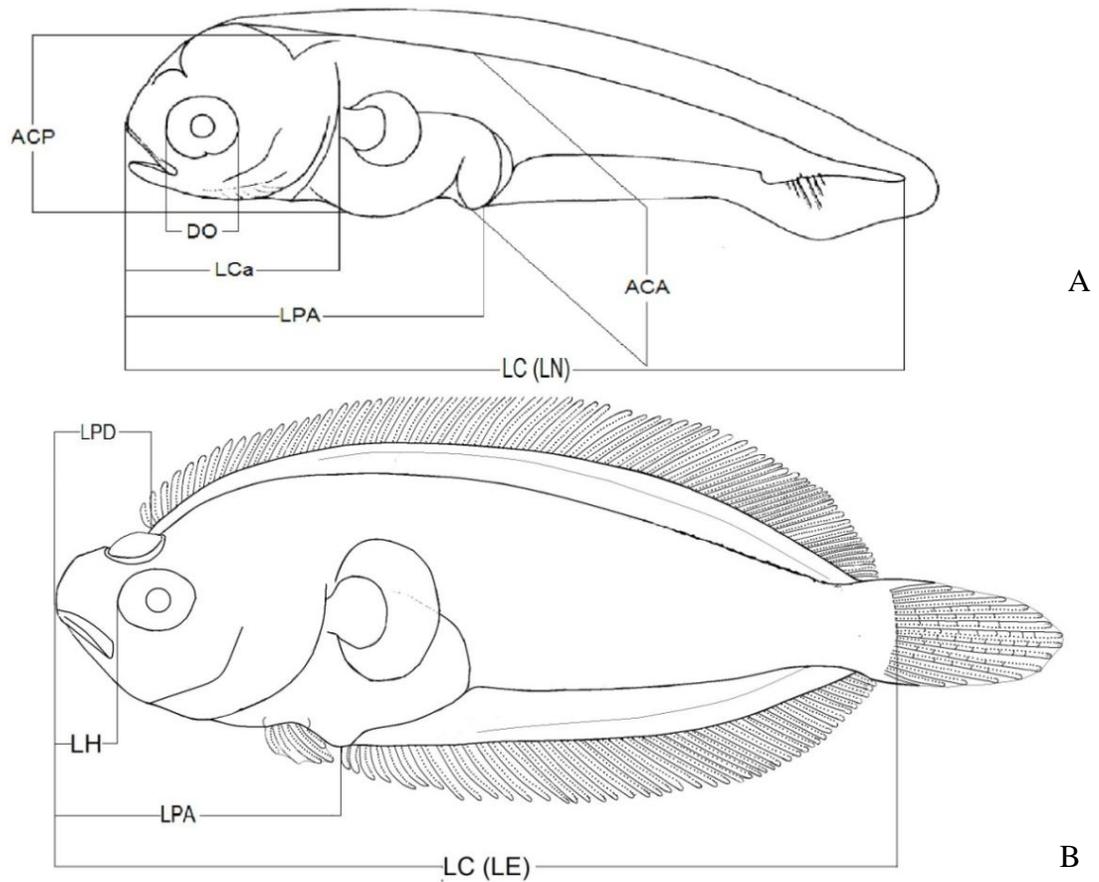


Figura 3.

Larvas hipotéticas indicando los datos morfométricos obtenidos en larvas del lenguado *Thysanopsetta naresi*. (LC) longitud del cuerpo, que en las larvas en preflexión, flexión (**A**) corresponde a la longitud notocordal (LN) y en larvas en posflexión y transformación (**B**) corresponde a la longitud estándar (LE). (ACP) altura del cuerpo a nivel de la aleta pectoral; (ACA) altura del cuerpo al ano; (DO) diámetro horizontal del ojo; (LCa) longitud de la cabeza; (LPA) longitud preanal; LPD longitud predorsal; (LH) longitud del hocico.

La terminología utilizada en la descripción morfológica de las larvas corresponde a la de Moser & Sumida (1996) y Neira *et al.* (1998), de donde se adaptaron las siguientes medidas:

Longitud del cuerpo (LC): en las larvas en preflexión y flexión corresponde a la longitud medida desde la punta del hocico hasta la punta de la notocorda, y la longitud estándar en larvas en posflexión, medida desde la punta del hocico hasta la base de los radios hipurales.

Longitud preanal (LPA): desde el extremo del hocico al margen posterior del ano.

Longitud de la cabeza (LCa): desde el extremo del hocico al borde posterior del opérculo.

Altura del cuerpo (ACP): distancia vertical desde el margen dorsal del cuerpo al margen ventral del cuerpo medido a la altura de la base de la aleta pectoral.

Altura del cuerpo al ano (ACA): distancia vertical desde el margen dorsal del cuerpo al margen ventral del cuerpo medido a la altura del ano

Diámetro del ojo (DO): corresponde al diámetro de la parte pigmentada del ojo, medida a través de la línea media horizontal de éste.

Longitud del hocico (LH): distancia horizontal desde el extremo anterior del hocico al margen anterior de la región pigmentada del ojo.

Las mediciones están expresadas como proporciones de la LC o de LCa. Se entregan los eventos del desarrollo ocurridos en el tamaño dado y el rango de tamaño desde

el espécimen examinado más pequeño al más grande. En la descripción general del cuerpo se utilizaron las siguientes categorías relacionadas a la altura del cuerpo (AC) respecto a la longitud del cuerpo (LC).

Muy alargada: $AC < 10\% LC$

Alargada: $AC 10-20\% LC$

Moderada: $AC 20-40\% LC$

Alta: $AC 40-70\% LC$

Muy alta: $AC > 70\% LC$

Categorías usadas para definir el tamaño de la cabeza relacionando la longitud de la cabeza (LCa) respecto a la LC:

Cabeza pequeña: $LCa < 20\% LC$

Moderada: $LCa 20-33\% LC$

Cabeza grande: $LCa > 33\% LC$

Categorías usadas para definir el tamaño del ojo relacionando el diámetro de ojo (DO) respecto a la LCa:

Ojo pequeño: $DO < 25\% LCa$

Moderado: $DO 25-33\% LCa$

Ojo Grande: $DO > 33\% LCa$

Categorías usadas para definir el tamaño y forma del intestino, relacionando la longitud preanal (LPA) respecto a la LCa

Corto $LPA < 30\% LC$

Moderado $LPA 30 > 50\% LC$

Largo $LPA 50 - 70\% LC$

Muy largo $LPA > 70\% LC$

Terminología para los estadios de desarrollo larval.

El desarrollo larval fue dividido en 3 etapas: preflexión, flexión, y posflexión, basado en el grado de doblamiento de la sección terminal de la notocorda, la cual ocurre durante la formación de la aleta caudal (Kendall *et al.* 1989). Esta forma de dividir el desarrollo reduce el sesgo morfométrico causado por el lento incremento en la longitud relativa del cuerpo respecto a otras estructuras durante la flexión de la notocorda (Moser 1996).

Larva con saco vitelino: estado de desarrollo que comienza con la eclosión y termina con el agotamiento de las reservas de vitelo y la presencia característica de saco vitelino.

Larva en preflexión. Estado del desarrollo que comienza en la eclosión y termina con el comienzo de la flexión de la notocorda.

Larva en flexión: estadio de desarrollo que parte con la flexión de la notocorda y termina cuando los huesos hipurales asumen una posición vertical, y la punta de la notocorda está en su posición final a aproximadamente 45° del eje de la notocorda.

Larva en posflexión: estadio del desarrollo desde la formación de la aleta caudal (elementos hipurales verticales) hasta la obtención de todos los elementos merísticos (radios caudales).

Larva en transformación (sinónimo de metamorfosis). Estado caracterizado por cambios en la forma general y detalles estructurales que involucran la adquisición de los caracteres adultos y la pérdida de los caracteres larvales. La formación de escamas usualmente comienza durante este periodo, siendo esto el carácter más usado para definir el estadio de transformación. En los peces planos, la transformación comienza con la migración del ojo.

El objetivo de implementar esta terminología, es minimizar el número y la complejidad de términos, descartando aquellos que contradicen etimológicamente su definición (por ejemplo prolarva y poslarva), que no han sido claramente definidos o confundidos y usados de varias formas (por ejemplo poslarva, prejuvenil), o que son excesivamente complejas (por ejemplo protopterygiolarva). Este sistema es consistente con el concepto biológico de larva.

Análisis del crecimiento larval

El crecimiento relativo de *T. naresi* fue calculado como una función potencial (Fuiman 1983) de la longitud del cuerpo usando los datos no transformados. Según Gould (1966) todos los cambios de forma pueden generalizarse con la siguiente expresión matemática:

$$y = a \cdot x^b$$

Donde **a** y **b** son constantes, **y** es la variable dependiente (o sea, la parte del cuerpo cuyos cambios de proporción se quiere estudiar), y **x** la variable independiente, o sea, la parte del cuerpo que se toma como estructura de referencia, que para el caso de este estudio, corresponde a la longitud del cuerpo **LC**.

Las relaciones morfométricas se estudiaron a través de un análisis de regresión lineal, mediante la linealización de los modelos potenciales entre altura del cuerpo y longitud del cuerpo (LC), longitud de la cabeza y longitud del cuerpo, longitud preanal y longitud cuerpo, longitud del predorsal y longitud del cuerpo, longitud del hocico y longitud de la cabeza, y diámetro del ojo y longitud de la cabeza.

Con el fin de comprobar si la estimación de este modelo es significativa, de forma que la variable (**x**) es relevante para explicar (**y**), se contrastó si la pendiente de la recta de regresión es significativamente distinta de cero, de ahí se obtiene que, en efecto, existe una correlación lineal entre ambas variables. Se divide el cuadrado medio del modelo (MC mod) sobre el cuadrado medio del residuo (MC res), es decir:

$$F = \frac{MC \text{ mod}}{MC_{reg}}$$

El valor obtenido corresponde al valor del estadístico F y su probabilidad asociada. Se definió un nivel de significación de 0,05. En cada uno de los casos se utilizó un test de alometría para observar cómo variaban las distintas variables dependientes.

Lo que determina si hay isometría o alometría y en su caso, si la alometría es positiva o negativa, es el exponente (\mathbf{b}). Cuando $b = 1$, la forma se mantiene (isometría), cuando $b > 1$ la variable dependiente crece más deprisa que la estructura de referencia (alometría positiva), y cuando $b < 1$ la variable dependiente crece más despacio que la estructura de referencia (alometría negativa). Al linealizar la ecuación mediante logaritmos, ésta se convierte en la de una recta, lo que facilita la estimación de \mathbf{b} y la interpretación de los resultados:

$$\mathbf{y} = \mathbf{a} \mathbf{x}^{\mathbf{b}}$$

$$\ln \mathbf{y} = \ln \mathbf{a} + \mathbf{b} \ln \mathbf{x}$$

Donde \mathbf{b} corresponde a la pendiente de la recta de regresión de mínimos cuadrados que relaciona $\ln \mathbf{y}$ con $\ln \mathbf{x}$. Por tanto, dadas las 2 series de medidas para las estructuras a comparar, se obtuvo el valor de \mathbf{b} y su error estándar (\mathbf{SEb}), el que permitió estimar la probabilidad (\mathbf{p}) de que, siendo la hipótesis de isometría ($\mathbf{b} = \mathbf{1}$), se obtenga por azar una pendiente tan alta ($b > 1$: alometría positiva) o tan baja ($b < 1$: alometría negativa) como la

que reflejó dichas medidas. El valor de esa p se aproximó mediante una distribución t de Student con $n-2$ grados de libertad, siendo n el número de ejemplares medidos:

$$t_{n-2} = \frac{(b-1)}{SEb}$$

Si $p < 0,05$ se concluye que existe alometría con una probabilidad de error menor del 5%.

R^2 corresponde a los datos originales.

Ilustración de los estadios de desarrollo

Para confeccionar las ilustraciones de los diferentes estados larvarios de esta especie, se empleó un microscopio estereoscópico equipado con una cámara clara. Los especímenes seleccionados para las ilustraciones, fueron aquellos que presentaron las mejores condiciones y resultaron ser más representativos de cada estado de desarrollo larval, tanto en morfología como pigmentos (Sumida *et al.* 1984). Se comenzó con una precisa línea exterior, plasmando las proporciones propias del cuerpo, la posición de las aletas y los pigmentos de importancia crítica. Luego el dibujo detallado se realizó siguiendo a Neira *et al.* (1998): las espinas en formación y radios suaves se dibujaron como líneas quebradas. Las espinas formadas fueron dibujadas como estructuras sólidas puntiagudas. Los radios ya formados de todas las aletas fueron dibujados combinando líneas anteriores sólidas y posteriores punteadas. Los radios superiores e inferiores de la aleta caudal, fueron ilustrados como líneas sólido/punteada y punteadas/sólida respectivamente. Sobre estos

radios se dibujaron los segmentos. Los melanóforos externos y pigmentos densos se dibujaron como manchas estrelladas o puntos separados respectivamente.

Análisis del patrón de pigmentación

El patrón de pigmentación que desarrolla la larva sobre las distintas partes de su cuerpo, así como la ausencia de éste en cierto momento de su ontogenia, proveen características que permiten la identificación de una especie en particular, ya que la ubicación de los melanóforos está determinada genéticamente. En cambio, el grado de contracción de los mismos se debería al estado fisiológico de las larvas (Kendall *et al.* 1984), por lo tanto se registró el pigmento en cada uno de los ejemplares estudiados, siguiendo a Russell (1976) y Neira *et al.* (1998) (Fig. 4).

Aunque la larva viva puede tener un cierto número de pigmentos, los métodos de fijación rápidamente decoloran los rojos, amarillos, azules y plateados dejando solamente los de melanina café y negra. Los términos melanóforos y pigmentos se usan de manera intercambiable y ambos se refieren al pigmento preservado de los especímenes.

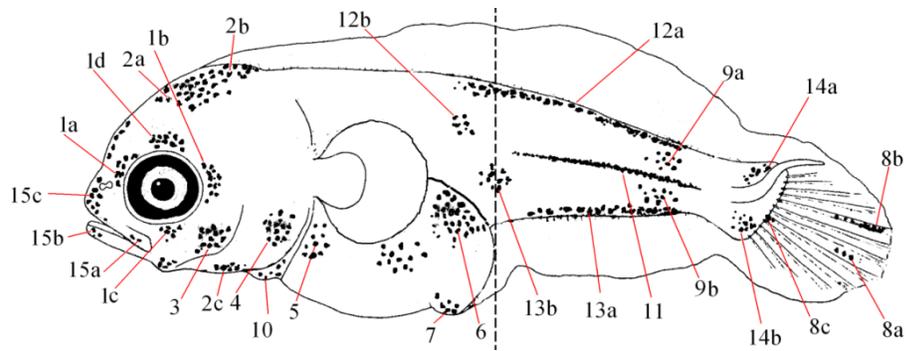


Figura 4.

Representación de una larva tipo indicando los principales caracteres pigmentarios usados en la descripción de las larvas de lenguado. Los números indican el nombre de los melanóforos según su posición en el cuerpo.

- | | |
|---|--|
| <p>1. Pigmento occipital:</p> <ul style="list-style-type: none"> a. Preorbital b. Posorbital c. Suborbital d. Supraorbital <p>2. Pigmento cefálico</p> <ul style="list-style-type: none"> a. En posición occipital b. En posición dorsal c. En posición ventral <p>3. Pigmento preopercular</p> <p>4. Pigmento opercular</p> <p>5. Pigmento detrás del cleitrum</p> <p>6. Pigmento en el intestino</p> <p>7. Pigmento en el ano</p> <p>8. Pigmento en las aletas:</p> <ul style="list-style-type: none"> a. En el tejido b. En los radios c. En la base | <p>9. Pigmento precaudal:</p> <ul style="list-style-type: none"> a. En posición dorsal b. En posición ventral <p>10. Pigmento en el istmo</p> <p>11. Pigmento medio lateral</p> <p>12. Pigmento dorsal:</p> <ul style="list-style-type: none"> a. En el contorno b. Lateral <p>13. Pigmento ventral:</p> <ul style="list-style-type: none"> a. En el contorno b. Lateral <p>14. Pigmento caudal:</p> <ul style="list-style-type: none"> a. Epural b. Hipural <p>15. Pigmento en las mandíbulas:</p> <ul style="list-style-type: none"> a. Maxilar b. Mandibular c. Hocico |
|---|--|

Obtención y análisis de los caracteres merísticos

Para establecer los caracteres merísticos y observar el desarrollo de la osificación, se analizaron 25 larvas fijadas en formalina, abarcando todo el rango de tamaños (de 3,92 mm LC a 22,4 mm LC), las que fueron sometidas a un proceso de transparentación con KOH y tinción con Alizarina, modificado de Hollister (1934). El tiempo en que las larvas se mantuvieron sumergidas en cada solución dependió de su tamaño, grado de desarrollo y estado de preservación de la larva (Tabla 2).

Tabla 2.

Método de tinción con Alizarina roja para las estructuras óseas. Modificado de Hollister (1934). Tiempo transcurrido para cada larva en la respectiva solución.

LC (mm)	KOH 4%	Alizarina roja	glicerina 20%	glicerina 45%	glicerina 70%	glicerina 90%
3,92	2 hrs	1/2 hr	1 día	1 día	1 día	1 día
4,09	6 hrs	1/2 hr	1 día	1 día	1 día	1 día
4,45	8 hrs	1/2 hr	1 día	1 día	1 día	1 día
4,77	8 hrs	1/2 hr	1 día	1 día	1 día	1 día
4,94	1 día	1/2 hr	1 día	1 día	1 día	1 día
5,13	1 día	1/2 hr	1 día	1 día	1 día	1 día
5,44	1 día	1 hr	1 día	1 día	1 día	1 día
5,78	1 día	1 hr	1 día	1 día	1 día	1 día
6,43	2 días	2 hrs	2 días	2 días	2 días	2 días
6,91	2 días	2 hrs	2 días	2 días	2 días	2 días
7,14	2 días	4 hrs	2 días	2 días	2 días	2 días
7,44	2 días	2 hrs	2 días	2 días	2 días	2 días
8,37	2 días	2 hrs	2 días	2 días	2 días	2 días
8,49	3 días	3 hrs	2 días	2 días	2 días	2 días
9,29	3 días	2 hrs	2 días	2 días	2 días	2 días
9,73	5 días	3 hrs	3 días	3 días	3 días	3 días
9,87	5 días	3 hrs	3 días	3 días	3 días	3 días
9,98	5 días	4 hrs	3 días	3 días	3 días	3 días
10,17	5 días	4 hrs	3 días	3 días	3 días	3 días
10,68	7 días	4 hrs	3 días	3 días	3 días	3 días
11,03	7 días	5 hrs	4 días	4 días	4 días	4 días
12,13	7 días	5 hrs	4 días	4 días	4 días	4 días
13,68	9 días	6 hrs	5 días	5 días	5 días	5 días
14,27	9 días	6 hrs	6 días	6 días	6 días	6 días
22,35	14 días	8 hrs	7 días	7 días	7 días	7 días

- **Solución de KOH al 4%:** Los ejemplares fueron dejados en esta solución de acuerdo al tamaño de cada uno (Tabla 2), siendo los más grandes quienes permanecieron más tiempo, ya que la larva necesita estar lo suficiente en KOH 4%, para que la sustancia actúe y hacer al tejido traslúcido. Esto se verificó haciendo pasar una aguja de disección debajo de cada larva, de forma de observar su sombra mediante el microscopio estereoscópico; esto indicaría que la larva está lista para ser trasladada de esta solución.
- **Alizarina roja:** La solución de Alizarina utilizada en la tinción de las larvas se prepara disolviendo aproximadamente 2 g de Alizarina Red S en una solución de KOH 1% (alrededor de 40 cc). De la solución de Alizarina, se utilizan unas gotas para disolverse en una solución de KOH 1% a la cual fueron trasladadas las larvas. La permanencia de las larvas en la solución varió dependiendo de su tamaño (Tabla 2). Los individuos de menor tamaño y desarrollo se mantuvieron menos tiempo que los de mayor desarrollo. Después del teñido de cada larva, se realizó un lavado en agua destilada antes de trasladarse a la siguiente solución de glicerina.
- **Solución de glicerina:** Cada solución de glicerina se preparó disolviendo el respectivo porcentaje de glicerina en una solución de KOH 1%. Las larvas se dejaron entre 1 día y una semana en cada solución de glicerina, de acuerdo a su tamaño y de acuerdo a lo teñidas que hayan quedado. La idea es que en cada solución de glicerina, se elimine el exceso de Alizarina roja del tejido y solo queden teñidas las estructuras esqueléticas.
- **Glicerina al 100%:** Finalmente, las larvas teñidas se preservan en glicerina indefinidamente. Se recomienda la adición de un cristal de mentol, para evitar la aparición de hongos en las muestras.

Este proceso permitió observar y contabilizar los miómeros, vértebras, radios espinas y otras estructuras de importancia taxonómica como la organización del complejo caudal, la forma de línea lateral y escamas en formación. Estos fueron registrados en el lado izquierdo del cuerpo de la larva.

Variables merísticas utilizadas.

De los individuos analizados mediante el proceso de tinción, se anotaron los valores de las siguientes variables merísticas:

- Número de radios de la aleta dorsal (D).
- Número de radios de la aleta anal (A).
- Número de radios de la aleta pélvica (P).
- Número de radios de la aleta caudal (C).
- Número de vértebras, dividiéndolas en vértebras preanales y poscaudales.
- Número de radios branquióstegos.

Los conteos de miómeros se hicieron por la parte anterior al mioseptum, y están divididos en elementos pre y postanales (pre + post), existiendo una cercana correspondencia, uno a uno, entre el número total de miómeros y el número de vértebras.

Se confeccionaron esquemas del desarrollo de los huesos del complejo caudal utilizando una lupa estereoscópica provista de cámara clara, y se fotografió parte del desarrollo del esqueleto axial y el de las escamas.

Adicionalmente al trabajo descriptivo de la especie de larva en cuestión, se fotografiaron larvas del lenguado de ojos grandes (*H. macrops*), obtenidas en las muestras del CIMAR-Fiordos, para enfatizar las diferencias morfológicas más evidentes en el desarrollo larval de las especies de este género.

RESULTADOS

En la Fig. 2 se indica aquellas estaciones donde se identificó la presencia de larvas de *T. naresi*, para cada uno de los cruceros estudiados. La estación situada más al norte con presencia positiva de las larvas de esta especie, se ubicó en el golfo Corcovado a 43°01,73' S esto corresponde a la estación 36 del crucero CIMAR 11 Fiordos (Fig. 2D). En tanto la larva de *T. naresi* con la ubicación más austral, correspondió a la encontrada dentro del canal Concepción (50°20.90' S), en la estación 42 del crucero CIMAR 2 Fiordos.

En general, las larvas de esta especie presentan una amplia distribución dentro de la zona austral, ubicándose a lo largo de los canales abiertos, como el canal Messier, Ladrillero, Picton (Fig 2A), así como en estaciones con influencia oceánica, como canal Darwin y la boca del Guafo (Fig. 2B y 2C).

En la Fig. 5 se esquematiza de manera secuencial el desarrollo de las larvas de *T. naresi*. En éstas se detallan las diferencias más características observadas en esta especie a lo largo del desarrollo, así como su progresiva pigmentación y formación de los radios en las aletas.

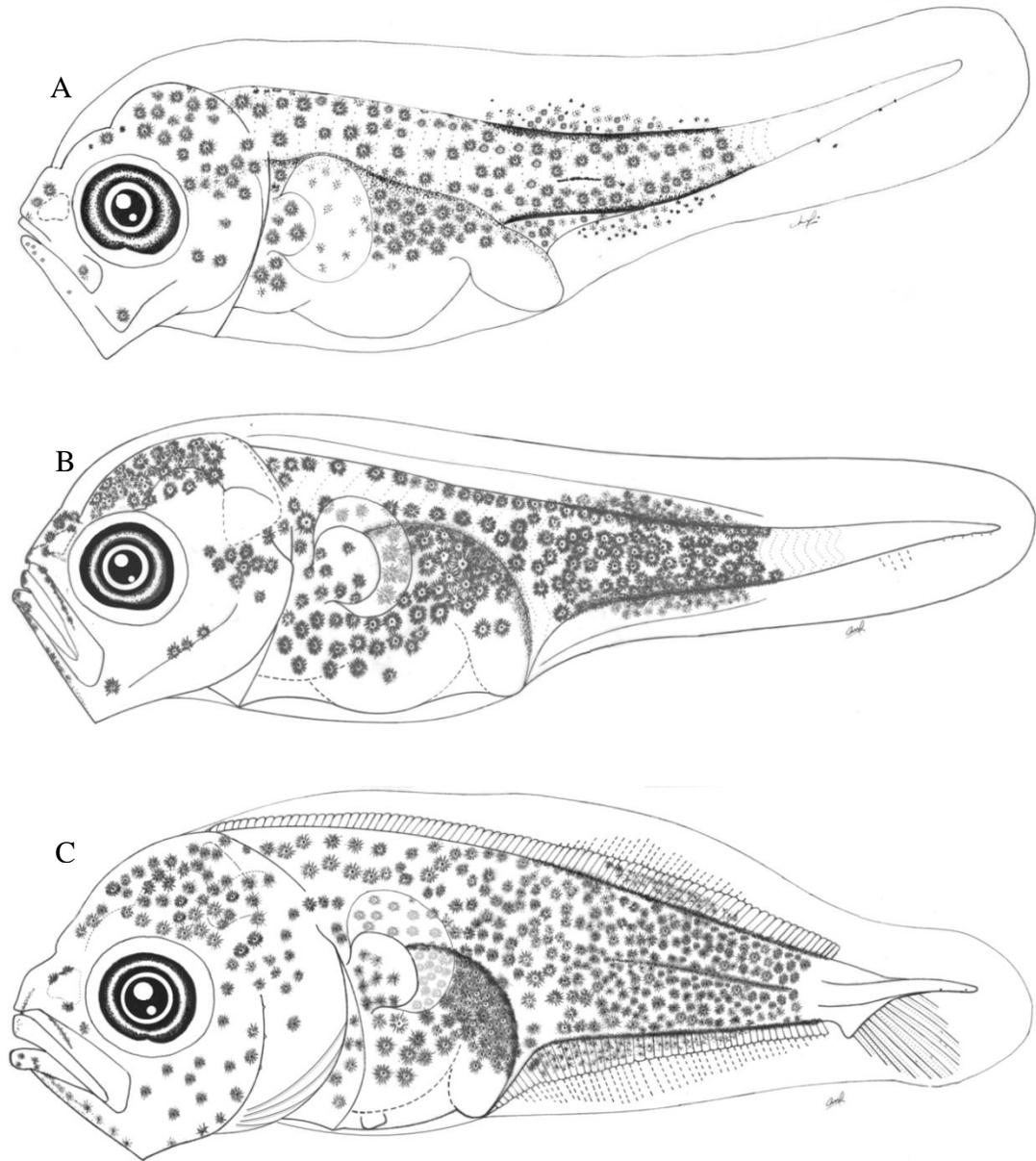


Figura 5.

Secuencia de desarrollo larval del lenguado austral *Thysanopsetta naresi*. (A) larva de 4,3 mm LC en estadio de preflexión; (B) larva de 5,8 mm LC en estadio de preflexión; (C) larva de 8,1 mm LC en estadio de flexión.

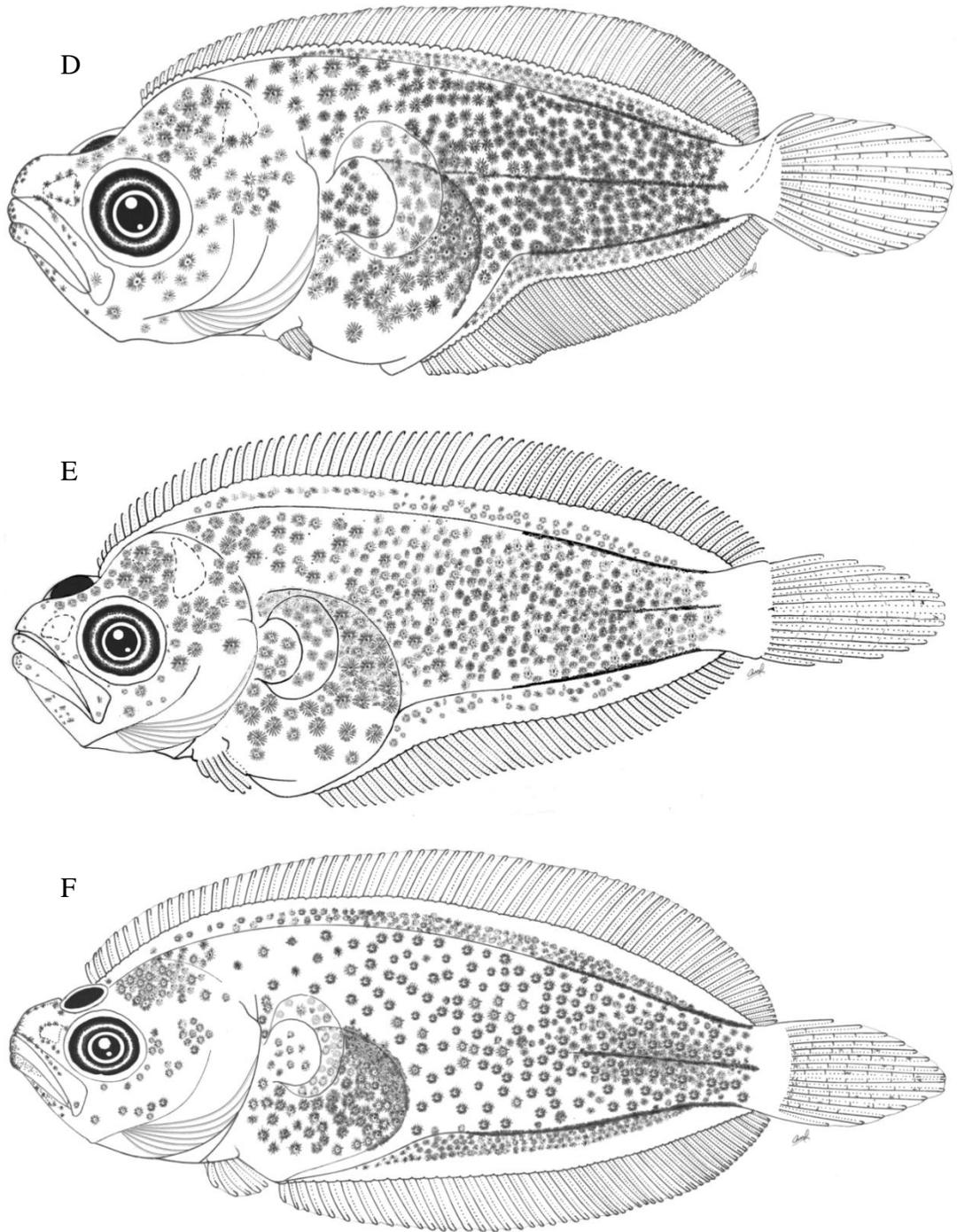


Figura 5.

CONTINUACIÓN: **(D)** larva de 11 mm LC en estadio de posflexión; **(E)** larva de 13,6 mm LC en estadio de posflexión; **(F)** larva de 22,4 mm LC en estadio de transformación.

Morfología

Las larvas recolectadas de *T. naresi* poseen un rango de tamaño donde el individuo más pequeño fue de 2,8 mm LC y el más grande de 22,4 mm LC (Tabla 3). La larva en preflexión más pequeña (2,8 mm LC) no presentó restos identificables de saco vitelino, los ojos están pigmentados y el hocico funcional. El cuerpo está rodeado por una aleta embrionaria que se inicia en la parte dorsal detrás del cleitrum y que termina ventralmente por detrás del ano (Fig. 5A). Durante el desarrollo larval las proporciones del cuerpo cambian considerablemente. Al igual que lo descrito para otras especies de Pleuronectiformes, la altura del cuerpo se incrementa a través de las etapas del desarrollo (Tabla 3). Las larvas en estadio de preflexión, etapa que se extiende aproximadamente desde los 2,8 a 6,6 mm LC (Figs. 5A y 5B, Tabla 3), se caracterizan por ser moderadamente alargadas, ya que la altura del cuerpo, medido a nivel de la aleta pectoral, respecto de la longitud estándar varió entre 19,7% y 33,8% ($28,1 \pm 3,59\%$) (promedio \pm DE), en tanto la proporción de la altura del cuerpo a nivel del ano en promedio es menor ($21,2 \pm 4,12\%$; rango 12,2% - 28,9%). El cuerpo es marcadamente más robusto hacia la parte anterior.

La flexión de la notocorda ocurre aproximadamente a los 6,7 mm LC (Fig. 5C) y se extiende hasta los 9,7 mm LC. El cuerpo se vuelve más alto anteriormente hacia las regiones cefálicas y la zona media del cuerpo (nivel de ano) (ACP = $31,4\% \pm 2,46$, rango 26,9% – 35,9%, N = 18). La diferencia entre ACP y ACA disminuye (Tabla 3), ya que la proporción de la altura del ano con la longitud, aunque sigue siendo menor que la cabeza, aumenta hasta un promedio de $29,4\% \pm 3,54$ (rango 21- 35,3%). La larva comienza a verse más alta y compacta (Figs. 5C y 5D).

Tabla 3.

Rango de la longitud del cuerpo (LC); rango de porcentajes de las medidas corporales en relación a la longitud de la cabeza (LCa) (longitud del hocico LH, diámetro del ojo DO) y LC (LCa, longitud preanal LPA altura cuerpo a la pectoral ACP y altura del cuerpo al ano ACA); (Promedio \pm DE) de las larvas de *Thysanopsetta naresi*.

	Preflexión N = 24	Flexión N = 18	Posflexión N = 21	Transformación N = 8
LC (mm)	LN: 2,8- 6,6	LN: 6,7 – 9,7	LE: 9,4 - 11,2	LE: 11,2 - 22,4
LCa (% de LC)	20,3 - 32,8 (27,9 \pm 3,109)	27,0 - 36,6 (31,2 \pm 2,022)	32,2 - 42,8 (37,0 \pm 2,742)	30,5 - 41,4 (35,6 \pm 4,315)
LH (%de LCa)	12,7 - 27,0 (21,0 \pm 3,709)	20,2 - 29,1 (22,9 \pm 2,202)	18,5 - 27,7 (24,3 \pm 2,187)	21,8 - 29,5 (24,7 \pm 2,683)
DO (%de LCa)	27,2 - 43,6 (36,6 \pm 4,215)	28,2 - 37,6 (31,7 \pm 2,482)	25,1- 31,7 (28,2 \pm 1,824)	24,5 - 33,3 (27,0 \pm 2,682)
LPA (% de LC)	48,3 - 64,7 (54,7 \pm 3,927)	47,0 - 56,2 (51,4 \pm 2,750)	45,3 - 58,8 (50,9 \pm 3,644)	31,8 - 55,0 (45,5 \pm 8,436)
LCL (% de LC)	35,3 – 51,7 (45,3 \pm 3,927)	43,8 – 51,7 (48,6 \pm 2,715)	41,2 – 54,7 (49,3 \pm 3,656)	45,0 – 68,2 (55 \pm 8,999)
ACP (% de LC)	19,7 - 33,8 (28,1 \pm 3,599)	26,9 - 35,6 (31,4 \pm 2,463)	31,9 - 44,2 (36,2 \pm 2,986)	31,0 - 40,5 (35,0 \pm 3,558)
ACA (% de LC)	12,2 - 28,9 (21,2 \pm 4,120)	21,0 - 35,3 (29,4 \pm 3,542)	31,6 - 42,8 (37,5 \pm 3,247)	32,5 - 44,2 (37,4 \pm 3,743)

Durante la fase de posflexión notocordal (Figs. 5D y 5E), que comprende a individuos de 9,4 a 11,2 mm LC, el cuerpo se hace aún más alto, ya que a medida que la larva crece, la altura de la región anterior del tronco y la porción anterior de la cola siguen aumentando de forma potencial respecto de LC (Figs. 6A y 6B) (ACP = 36,2% \pm 2,98 LC, rango 31,9-44,2%, N = 21) (ACA = 37,5% \pm 3,24; rango 31,6 - 42,8; N=21).

En la fase de transformación (> 11,2 mm LC) (Fig. 5F), etapa en la que los individuos se preparan para el asentamiento, las proporciones corporales tienden a cambiar.

Se observa que el promedio de ACP (35%) disminuye en relación a estados ontogénicos anteriores y la parte media del cuerpo, medido a la altura del ano de la larva en transformación, es mayor que la parte más anterior (ACA = 37,4%). Esto coincide con un progresivo acortamiento de la larva y un ensanchamiento dorso-ventral del cuerpo.

El crecimiento de la altura del cuerpo resultó ser alométrico positivo, tanto para la altura a nivel de la aleta pectoral ($b = 1,27 \pm 0,03$; $P < 0,01$) como a nivel del ano ($b = 1,64 \pm 0,04$; $P < 0,01$), es decir, que las larvas crecen dorsoventralmente de forma más rápida que lo que se alargan (Figs. 6A y 6B). El cuerpo experimenta un incremento notorio en la altura del cuerpo por el gran desarrollo de los elementos basales de las aletas dorsal y anal, además el crecimiento de la longitud del tronco se ve atenuado debido a la flexión notocordal lo que contribuye a destacar aun más este efecto.

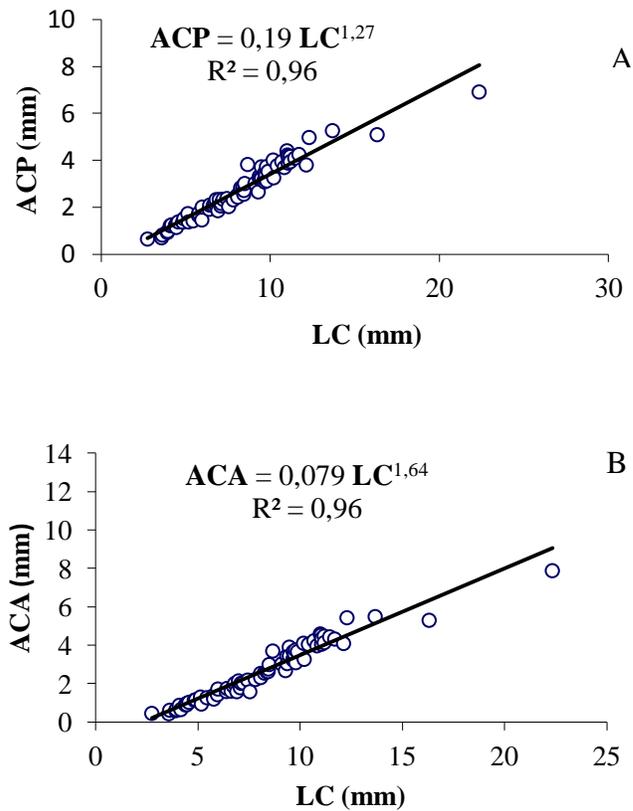


Figura 6.

Crecimiento alométrico de la altura del cuerpo respecto a la longitud del cuerpo (LC) en larvas del lenguado austral *Thysanopsetta naresi*. **(A)** altura del cuerpo a nivel de la aleta pectoral (ACP), **(B)** altura del cuerpo a nivel del ano (ACA).

La longitud relativa de la cabeza crece a través de gran parte del periodo larval y luego decrece en la fase de transformación. Durante las primeras fases del desarrollo (preflexión y flexión), la cabeza es de tamaño grande moderado, con un rango de 30 a 34% de la longitud del cuerpo. En la posflexión la longitud relativa de la cabeza (LCa) alcanza un máximo de hasta 40% de LC en larvas de 9,5 mm lo que corresponde con el aumento de altura y el cambio de forma producido en el cuerpo. Durante esta etapa del desarrollo, el

promedio del porcentaje de la LCa respecto al resto del cuerpo es de un $37,0\% \pm 2,74$. En la etapa de la transformación la proporción de LCa disminuye ligeramente ($LCa = 35,6\% \pm 4,31$) y a finales de este periodo, en larvas con mayor desarrollo, la cabeza es de alrededor de un 31% de LC. El crecimiento en longitud de la cabeza a través del desarrollo fue alométrico positivo ($b = 1,28 \pm 0,03$; $P < 0,01$), es decir, que crece más rápido que el resto del cuerpo (Fig. 7).

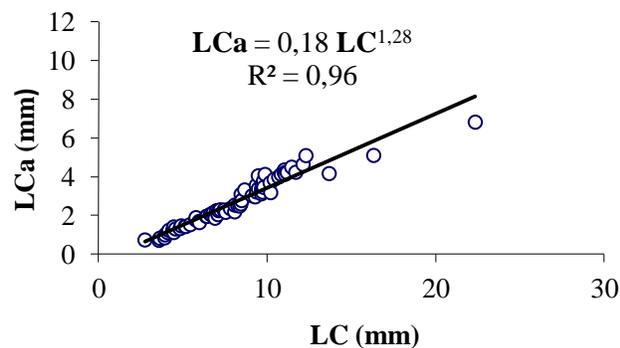


Figura 7.

Crecimiento alométrico de la cabeza (LCa) respecto a la longitud del cuerpo (LC) en larvas del lenguado austral *Thysanopsetta naresi*.

El hocico presenta un crecimiento alométrico positivo ($b = 1,453 \pm 0,06$; $P < 0,01$) (Fig. 8). En las larvas en preflexión, el porcentaje respecto a LCa representó alrededor de un 21% (Tabla 3), el que aumenta paulatinamente a medida que la longitud de la larva crece. Durante la flexión de la notocorda el hocico crece a un promedio de $22,9\% \pm 2,20$ de LCa. Las larvas presentan un perfil del rostro redondeado de forma cóncava. En el estadio de posflexión la longitud relativa del hocico continúa aumentando ($LH = 24,3\% \pm 2,18$;

18,5 - 27,7) y el perfil del rostro pasa a ser convexo y protuberante (Figs. 5D y 5C). En la transformación, la LH en promedio es de alrededor de 25% de la longitud de la cabeza.

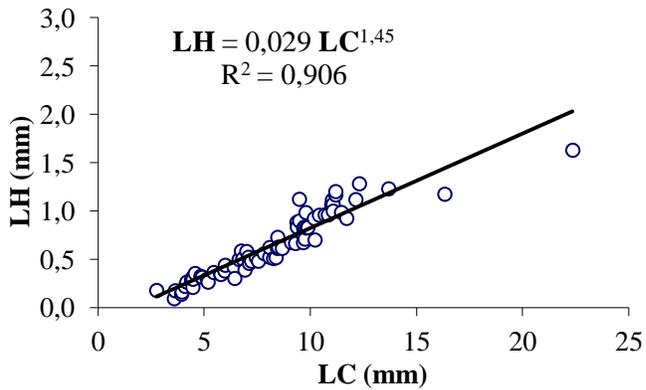


Figura 8.

Crecimiento alométrico de hocico (LH) respecto de la longitud del cuerpo (LC) en larvas del lenguado austral *Thysanopsetta naresi*.

Los ojos de la larva de *T. naresi* son grandes (Fig. 5). El DO mostró un crecimiento casi isométrico en relación a la longitud del cuerpo ($b = 0,98 \pm 0,03$; $P < 0,01$) (Fig. 9). Sin embargo, en relación a la longitud de la cabeza, la cual crece de forma más rápida que el cuerpo, la DO es alométrica negativa ($b = 0,77 \pm 0,03$; $P < 0,01$), es decir que la cabeza crece más rápido que los ojos. La proporción del diámetro del ojo en las larvas más pequeñas de la colección, fue de alrededor del $36,6\% \pm 4,21$ de la longitud de la cabeza. Durante la flexión notocordal disminuye de manera abrupta a un $31,7\% \pm 2,48$, manteniéndose en alrededor de 28% en la posflexión, hasta la transformación ($27\% \pm 2,62$; rango 24,5 – 33,3%). La migración del ojo comienza aproximadamente a los 11 mm LC.

Sin embargo, no se contó con ningún individuo cuya ojo derecho estuviese completamente situado en el lado izquierdo del cuerpo.

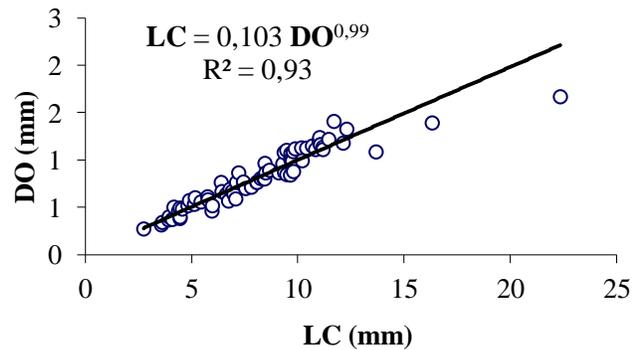


Figura 9.

Crecimiento alométrico del diámetro del ojo (DO) de la longitud del cuerpo (LC) en larvas del lenguado austral *Thysanopsetta naresi*.

El desarrollo del intestino sigue el curso observado en otros Pleuronectiformes. Durante el desarrollo larval, la proporción corporal de esta medida representa alrededor de la mitad de la longitud total del cuerpo, disminuyendo progresivamente a medida que avanza el desarrollo de la larva. La LPA se caracterizó por presentar un crecimiento alométrico negativo ($b = 0,84 \pm 0,03$; $P < 0,01$) (Fig. 10). es decir, que la LPA aumenta con mayor lentitud que LC. En el estadio de preflexión, donde la larva es más alargada, la LPA posee los mayores valores, con un promedio de $54,7\% \pm 3,92$ de LC (rango 48,3 - 64,7%) lo que es considerado largo. El intestino comienza a enrollarse tempranamente a alrededor de 3,5 mm LC pero la sección terminal libre no se pone vertical hasta al menos 5,0 mm LC.

Durante la flexión notocordal, el ano se ubica en una posición más anterior (Fig. 5C), la LPA es menor variando entre un 47 y 56% (promedio $51\% \pm 2,75$) debido al enrollamiento del intestino. aproximadamente a los 9,0 mm LC la musculatura hipoaxial comienza a desarrollarse sobre el intestino. Hacia la posflexión de la notocorda, las larvas poseen un cuerpo más robusto, dado por el incremento en la altura (ACP y ACA) y a la disminución de LPA ($50,9\% \pm 3,64$; rango 45,3 - 58,8). Cuando la larva alcanza aproximadamente los 12,0 mm LC la musculatura hipoaxial cubre completamente la superficie lateral del intestino. Como se observa en la Fig. 5F, durante la transformación el intestino es de un tamaño moderado. La proporción de LPA experimenta una disminución substancial alcanzando un promedio de $45,5\% \pm 8,43$ respecto de LC. El individuo más grande de la colección (22,4 mm LC) posee un intestino corto, ya que la longitud preanal es 32% respecto de LC.

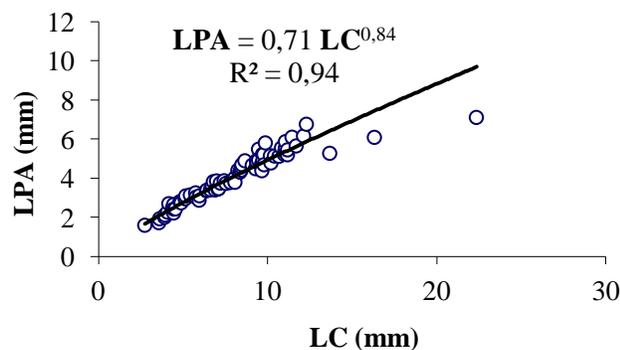


Figura 10.

Crecimiento alométrico de la longitud preanal (LPA) de la longitud del cuerpo (LC) del lenguado austral *Thysanopsetta naresi*.

A medida que la larva avanza en el desarrollo ontogénico y la parte anterior (LPA) se reduce en proporción a LC, la LCL aumenta de forma alométrica positiva ($b = 1,15 \pm 0,024$; $P > 0,05$) (Fig. 11). Las larvas en preflexión, poseen colas de $45,3\% \pm 3,92$ de LC, llegando a presentar un mínimo de 35,3% en individuos de 4 mm LC. A los 8 mm LC la cola de la larva en flexión alcanza 48,5% de LC. La longitud máxima en este estadio del desarrollo fue de 51,7% de LC a los 9,3 mm LC. En la posflexión, la longitud total del cuerpo se divide a la mitad entre LPA y la LCL ($49,3\% \pm 3,65$). En el estadio de transformación, la cola es más larga que la longitud preanal ($55\% \pm 8,99$) y en el caso de los individuos más grandes supera el 60% de LC.

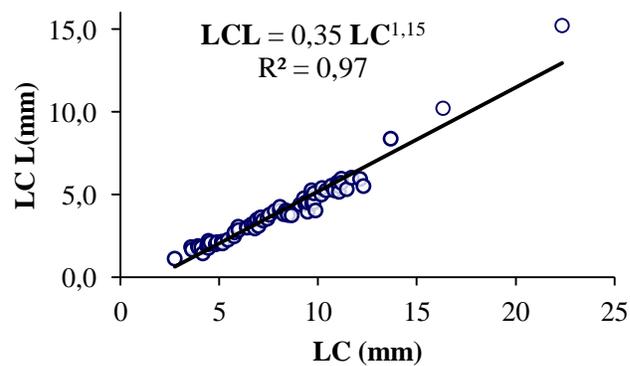


Figura 11.

Crecimiento alométrico de cola (LCL) de la longitud del cuerpo (LC) en larvas del lenguado austral *Thysanopsetta naresi*.

Pigmentación

Las larvas de *T. naresi* presentan una fuerte pigmentación durante todo su desarrollo. Esta se compone principalmente de melanóforos puntiformes, a partir de los cuales surgen pigmentos que se expanden a su alrededor formando patrones estrellados o dendríticos. Su distribución abarca todo el cuerpo, principalmente sobre la cabeza, tronco, masa visceral y cola, exceptuando ciertas zonas características como el extremo caudal a partir de los últimos 5 a 6 miómeros, una franja que bordea la parte posterior de la base de la aleta pectoral, una zona entre el preopérculo y el opérculo donde se extiende los radios branquióstegos y la parte ventral de la masa visceral (Fig. 5).

Las larvas en preflexión se caracterizan por tener en la aleta embrionaria, 2 conjuntos de pigmentos estrellados, en posición dorsal y ventral opuestos uno al otro, de apariencia similar, resultando en tómulos conspicuos de pigmento ubicados posterior al ano, entre el cuerpo y la base de las aletas. Inmediatamente contiguo a estas manchas se observan franjas de pigmento interno muy denso en el contorno dorsal y ventral del cuerpo, desde el nivel del ano hasta donde termina la pigmentación corporal en la parte caudal (Fig. 5A, B). Pequeños melanóforos puntean el margen no pigmentado de la punta de la cola, sobre y bajo la notocorda. En la región cefálica, todas las larvas observadas presentaron pigmentos estrellados en la parte dorsal de la cabeza, en tanto la zona ventral se encuentra escasa o nulamente pigmentada.

Las larvas en flexión (6,7 - 9,7 mm LC) y posflexión (9,4 - 11,2 mm LE) experimentan pequeños cambios en el patrón pigmentario de los estados tempranos (Fig.

5C, D y E). En la parte occipital, los melanóforos aparecen gradualmente en forma estrellada y la pigmentación de la parte inferior (hipoxial) aumenta a medida que la larva alcanza la longitud de flexión. En esta fase, una línea de pigmento interno se extiende sobre la línea media lateral del cuerpo, desde atrás del ano hasta donde termina la pigmentación corporal en los últimos miómeros (Figs. 5C, 5D y 5E). Alrededor de esta línea se acumula una gran cantidad de melanóforos dendríticos externos.

A medida que prosigue el crecimiento y comienzan a formarse los radios de la aleta dorsal y anal, se evidencia que la posición del pigmento en las aletas embrionarias observado durante la preflexión, es coincidente a la ubicación en los primeros radios en formación (Fig. 5C). En la aleta anal, los melanóforos comienzan a embeberse en los pterigióforos, los que en el caso de la aleta dorsal solo siguen pigmentados anteriormente hasta la altura del miómero 11 ó 12. Desde la posflexión en adelante (10 mm LC), los pterigióforos se encuentran casi totalmente cubiertos por pigmentos, excepto por una banda estrecha, adyacente a la base de los radios de ambas aletas, dejando una marcada línea carente de pigmento. La pigmentación sobre los pterigióforos es tan densa como en el cuerpo; los radios de estas aletas poseen melanóforos pequeños cerca de su base (Fig 5D).

Todas las larvas analizadas presentaron pigmentos puntiformes concentrados y melanóforos estrellados de pequeño tamaño en las mandíbulas. Se concentraron en la punta de las mandíbulas superior y a lo largo de la inferior, siguiendo una línea de pigmentos que bordea el rostro de la larva. La maxila presenta una línea de pigmentos que bordea la parte anterior e inferior de ésta, seguido de 3 a 4 melanóforos estrellados. En larvas en posflexión, el número de pigmentos puntiformes en la mandíbula inferior aumenta y se

dispersa hasta el ángulo mandibular. Las fosas nasales se encuentran pigmentadas por pequeños puntos que las circundan.

En la región del estómago hay un abundante número de melanóforos con irradiaciones estrelladas. Una densa pigmentación interna se encuentra más concentrada en la zona peritoneal, dorsalmente en el intestino. Hacia la parte ventral de la masa visceral los melanóforos se ven más separados unos de otros y en algunas larvas se evidenció la ausencia de pigmento. Sólo algunas larvas en posflexión presentaron pigmentación a nivel del ano.

Los pequeños melanóforos puntiformes que se observan en la punta de la cola, en una serie de 3 a 6 puntos en el margen ventral y dorsal de la notocorda, disminuyen en número y comienzan a aparecer en los radios de la aleta caudal a medida que prosigue su formación. Cuando la larva alcanza el estado de posflexión y transformación, estos pigmentos se ven como líneas cortas de color negro que pasan entre los radios ya formados (Fig. 5D). Las aletas pélvicas carecen de pigmento al igual que el tejido de la indiferenciada aleta pectoral. Existe pigmento esparcido a lo largo de los radios de la aleta caudal.

En la región preanal los pigmentos siempre se distribuyeron en la parte lateral y en el contorno dorsal, conectando los pigmentos que vienen de la región cefálica dorsal con el contorno dorsal postanal. Estos pigmentos fueron siempre de forma expandida estrellada y de color café.

Caracteres merísticos

La formación de las aletas en larvas de *T. naresi* comenzó en especímenes de longitud superior a 5,13 mm LC, antes de que se diera lugar al proceso de flexión notocordal. Sobre la aleta embrionaria, en el extremo ventral de la notocorda, se observó una zona cartilaginosa más densa, correspondiendo al lugar donde posteriormente comenzó la formación de los radios caudales. Un espécimen en preflexión notocordal de 5,80 mm LC presentó los 4 primeros radios caudales en formación (2+2). Primero comenzaron a formarse los 2 más centrales y prosiguieron aquellos de los extremos (Fig. 12A).

A 6,91 mm LC, cuando la notocorda está en proceso de flexión, se contabilizaron 8 radios en la aleta caudal (4+4). El desarrollo prosiguió durante esta etapa, aumentando de forma progresiva el número de radios (Tabla 4). Así, a los 7,44 mm LC se observaron 12 radios (6+6) y a los 8,49 mm LC, 13 radios (6+7) (Fig. 12B). En los individuos en posflexión (> 9,73 mm LC) el número de radios caudales llegó a 15 (7 epaxiales y 8 hipoaxiales) (Fig. 12C). Este número se mantuvo durante el resto del desarrollo, hasta que la aleta se presentó totalmente formada a los 22,35 mm LE con 16 radios (8+8) (Figs. 5F y 12D).

La formación de las placas hipurales comenzó junto con la formación de los radios aproximadamente a los 5,8 mm LC. Estas estructuras se perciben como un engrosamiento en la parte ventral de la notocorda. El hipural principal superior y los 3 inferiores están osificados en especímenes de longitudes superiores a 7,44 mm LC (Fig 12B). El hueso epural se observó en individuos de longitud superior a los 8,7 mm LC, y el pequeño hipural

superior a los 9,7 mm LC, etapa en que se observan 15 radios. Esta estructura se ubica en una posición epaxial a alrededor de los 11,2 mm LC.

Tabla 4.

Datos merísticos de larvas seleccionadas de *Thysanopsetta naresi*. Radios caudales agrupados entre paréntesis.

LC (mm)	Radio de las aletas				Vértebras			Radios branquióstegos
	Caudal	Dorsal	Anal	Pélvica	Precaudal	Caudal	Totales	
3,92								
4,09								
4,45								
4,77					2		2	
4,94					3		3	
5,13					6	1	7	2
5,44					11	14	25	4
5,78	2+2				11	20	31	5
6,43	3+3				12	22	34	6
6,91	4+4				12	22	34	6
7,14	5+5				12	25	37	6
7,44	6+6	12	21		12	26	38	6
8,37	6+6	13	20		12	26	38	6
8,49	6+7	14	19		12	26	38	6
9,29	6+7	17	22		12	26	38	6
9,73	7+7	19	31	3	12	26	38	6
9,87	7+8	51	42	5	12	26+1	38	6
9,98	7+8	73	53	5	12	26+1	38	6
10,17	7+8	76	55	5	12	26	38	6
10,68	8+8	77	58	5	12	25	37	6
11,03	15	82	59	5	12	26	38	6
12,13	15 (7+8)	85	60	5	12	26	38	7
13,68	15	79	55	6	12	26	38	7
14,27	15	78	58	6	12	26	38	7
22,35	16 (8+8)	81	58	6	12	27	39	7

El esqueleto caudal en el espécimen de mayor desarrollo (22,4 mm LC) presentó el siguiente patrón: 5 hipurales autógenos, un centrum terminal formado por la fusión de 2 centra urales y el primer centrum preural, un epural libre y un par de uroneurales (u1 + u2 + pu1), fusionados parcialmente con el quinto hipural (Fig. 12C). No se consideró el hueso

parahipural como hueso hipural. Este es una astilla de hueso, sin restos de un arco hemal. De los 16 radios caudales observados en el individuo de mayor desarrollo, 13 están sujetos por las placas hipurales y los otros 2 de posición más inferior, por el hueso parahipural (Fig. 12D).

El desarrollo de las aletas anal y dorsal se apreció en larvas tan pequeñas como de 4,9 mm LC con la aparición, en las aletas embrionarias, de los esbozos de aquellos elementos óseos que soportan cada uno de los radios, llamados pterigióforos, los cuales se forman completamente en larvas de aproximadamente 6,5 mm LC. Los pterigióforos de la aleta dorsal comenzaron a formarse desde la parte media del cuerpo de la larva, hasta los extremos anterior y posterior, en cambio para la aleta anal estas estructuras se forman progresivamente desde la parte anterior de la aleta por detrás del ano, hasta la zona caudal. Los primeros radios de ambas aletas se observaron a los 7,44 mm LC. Entre los miómeros 14 y 23 se contabilizaron 12 radios dorsales osificados y 21 anales, los que se desarrollaron desde la parte media de cada aleta hacia los extremos. El número de radios aumentó paulatinamente con el desarrollo larval, así a los 8,5 mm LC el conteo fue de 14 radios dorsales y 19 anales.

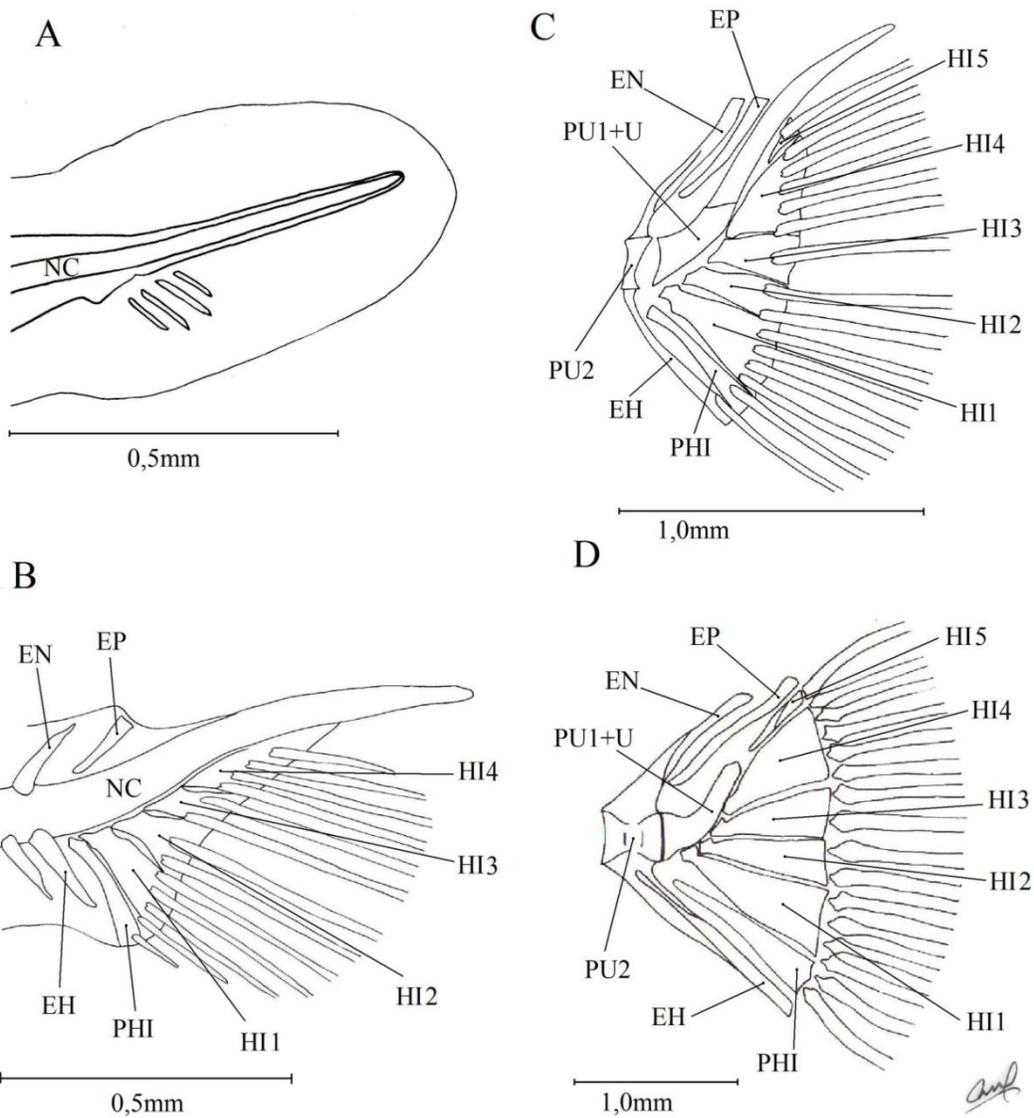


Figura 12.

Estructuras del esqueleto caudal de larvas del lenguado austral *Thysanopsetta naresi*. (A), 5,78, mm LC; (B), 7,44 mm LC; (C), 10,17 mm LC; (D), 22,35 mm LC. HI 1-5 = placas hipurales 1-5, EP = epural, PHI = parahipural. EN = espina neural, EH = espina hemal, PU2 = centro preural 2, PU+U = centro preural 1 + centro ural, NC = notocorda.

A los 9,7 mm LC el número de radios dorsales se mantuvo inferior al número de radios anales con 19 y 31, respectivamente. Esta situación se revirtió a los 9,9 mm LC donde el número de radios se incrementó abruptamente a 51 radios dorsales y 42 anales. Ambas aletas se presentaron totalmente desarrolladas en larvas en posflexión con longitudes superiores a los 10,17 mm LC, con un rango de entre 76 y 85 radios dorsales y 55 a 60 anales (Tabla 4).

Las aletas pélvicas comenzaron su formación a los 7,14 mm LC, longitud a la cual se visualizó como una zona de mayor densidad, los primeros esbozos de estas aletas, ubicadas a ambos lados de la parte ventral del cuerpo, a poca distancia por detrás de la sínfisis del cleitrum, a nivel de los dos primeros miómeros. A los 9,73 mm LC fue posible contabilizar 3 radios, los que se osifican desde el radio central hasta los de los extremos de la aleta. Entre los 9,87 y 12,13 mm LC las larvas presentaron 5 radios y a los 13,69 mm las aletas se encontraron totalmente formadas, distinguiéndose 6 radios en cada una.

En ningún espécimen analizado fue posible observar o contabilizar alguna estructura ósea en la aleta pectoral. Sin embargo, cabe señalar que la lámina de las aletas embrionarias de las aletas pectorales se observaron desde las larvas más pequeñas (2,8 mm LC) hasta las más grande y desarrollada (22,4mm LC) a nivel del segundo miómero precaudal.

La fórmula de las aletas, de acuerdo a la secuencia de formación y número de radios de cada aleta fue en promedio C 8+8, D 79, A 54, P₂ 6 y en P₁ fue 0. No hay presencia de espinas en las aletas. En larvas en flexión fue posible observar 3 pequeñas espinas en el

preopérculo (Fig. 5C), sin embargo, estas no se observan en larvas más tempranas ni perduran más allá de esta fase.

Formación del esqueleto axial

A lo largo de todo el desarrollo larval analizado, el número de miómeros se mantuvo dentro de un rango que varió entre 35 y 41 miómeros. La larva más pequeña de la serie (2,81 mm LC) fue la que presentó menor cantidad y a partir de los 4,09 hasta los 5,78 mm LC el número de miómeros varió entre 38 y 41 miómeros totales. Estos correspondieron a 11-12 preanales y 26-29 postanales. En larvas mayores a 6 mm LC la cantidad de miómeros se mantuvo entre 38 y 39 con 12 precaudales y 26 a 27 postanales.

La columna vertebral comenzó a osificarse a alrededor del mismo período en que la aleta caudal comenzó su desarrollo, aproximadamente los 4,77 mm LC. En larvas de este tamaño, las vértebras 1 y 2 fueron las primeras en formarse (Fig. 13 A), en tanto la formación de los procesos neurales y hemales, se completó alrededor de los 7,44 mm LC (Fig. 13C). Los procesos hemal y neural constan de 2 porciones: una porción que forma el arco neural o el arco hemal, terminando en una la segunda porción, como espina neural o hemal. El conteo de vértebras totales en larvas de mayor desarrollo (superiores a 7,14 mm LC), varió entre 37 y 39.

La osificación de las vértebras (procesos y *centrum*) ocurre lentamente hasta alcanzar los 5,4 mm y luego se acelera, completándose a alrededor de los 7,9 mm LC (Tabla 4). En un espécimen de 5,13 mm LC se observaron 6 vértebras preanales y sólo la primera espina neural caudal se encontró en plena formación (en el miómero 13). A los

5,44 mm LC las larvas poseen los 7 primeros procesos hemales del grupo de vértebras caudales en formación. Especímenes ligeramente más avanzados en el desarrollo, de longitudes superiores a 6,0 mm LC, ya presentan formados 22 procesos neurales (espinas + arcos) en la región caudal, con sus respectivos procesos hemales opuestos. Además, se observaron 12 procesos neurales precaudales, con 4 procesos transversos opuestos, inmediatamente anteriores al ano (Fig. 13B). Los procesos neurales, excepto en las 7 vértebras precaudales anteriores, se osifican inicialmente por los 2 extremos, es decir, desde la punta distal de las espinas neurales y la porción basal de los arcos neurales, completándose hacia la parte media. Del grupo de vértebras precaudales, la osificación ocurre primero en la porción de los arcos de los 4 procesos neurales anteriores y sólo en la punta de los 2 procesos transversos.

La totalidad de los procesos precaudales y caudales están osificados (Fig. 13C) en individuos de 7,44 mm LC. En esta etapa del desarrollo la larva presenta varios *centra* vertebrales con diferentes estados de osificación. Esta ocurre en la base de los procesos neurales y hemales (en los bordes de los *centra*) luego continuando hacia la zona central de estos (Fig. 13C). Durante esta etapa de la formación vertebral, la larva posee sólo los 3 *centra* preanales más posteriores y los 11 primeros postanales, osificados. Los 14 restantes, que tienen los procesos neurales y hemales osificados, se encontraron en una progresiva formación hacia la parte caudal. La columna vertebral se aprecia totalmente formada a longitudes superiores a 8,2 mm LC, coincidiendo con el estado de flexión tardía o inicios de la posflexión notocordal.

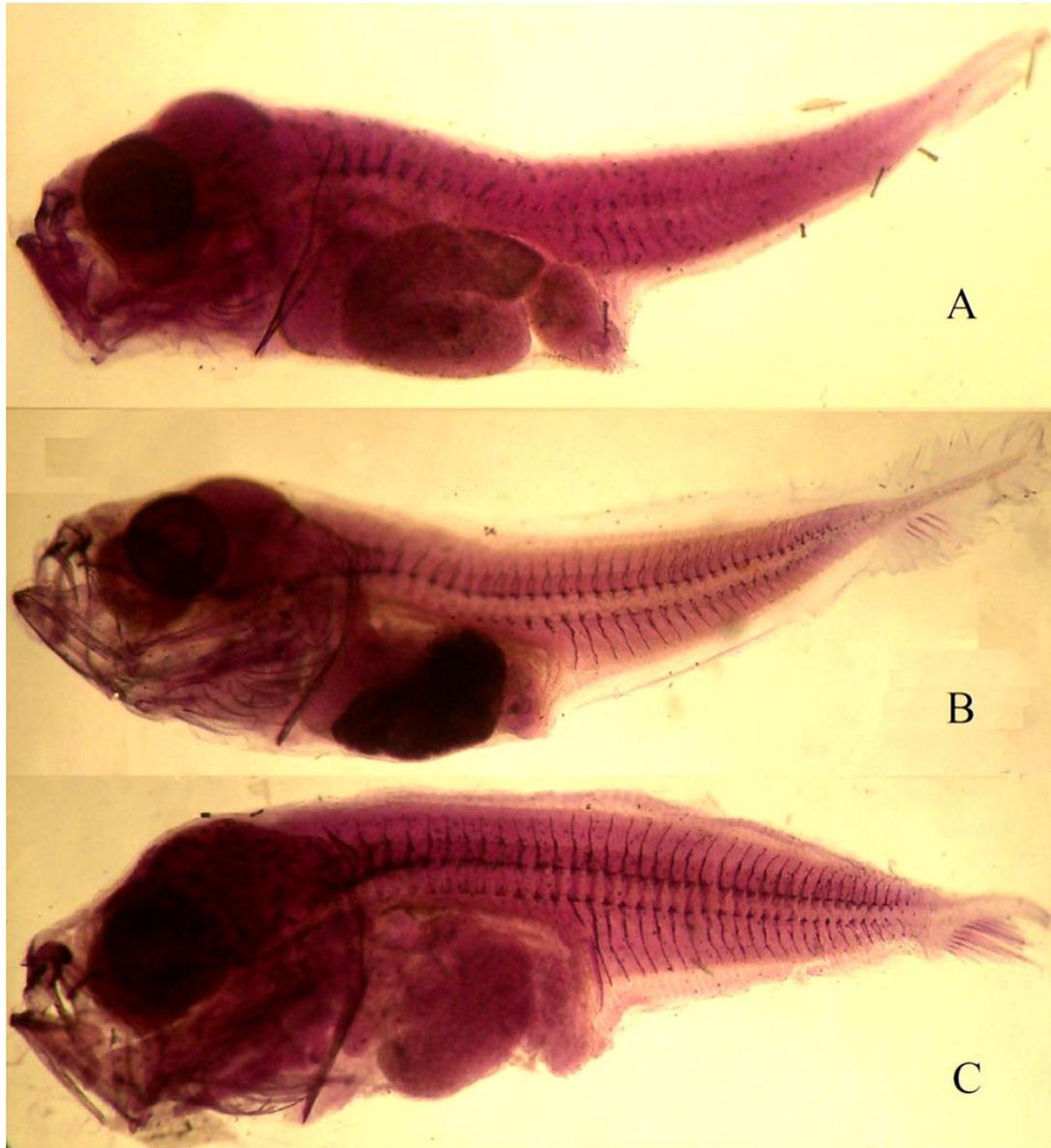


Figura 13.

Patrón de la osificación del esqueleto axial de *Thysanopsetta naresi* (A). 5,81 mm; (B). 6,12mm; (C) 7,44 mm LC.

Los radios branquióstegos se forman de manera progresiva en dirección anterior, durante el periodo de formación de la aleta caudal, entre los 5,13 y los 6,5 mm LC, y el conteo completo de los 6 radios por lado, está presente en los especímenes en flexión a los

6,7 mm LC. Se forman pocos dientes durante el periodo larval. Sólo un diente se desarrolló en el lado derecho de la mandíbula superior en la larva en posflexión, comparado con los 3-6 en el lado izquierdo de esta mandíbula.

En la etapa de transformación, el proceso de tinción permitió apreciar la línea lateral la cual resultó ser completamente recta en ambos lados del cuerpo (Fig. 14A). Además, se observó la formación de escamas ctenoídeas, que cubrían todo el cuerpo (Fig. 14B).

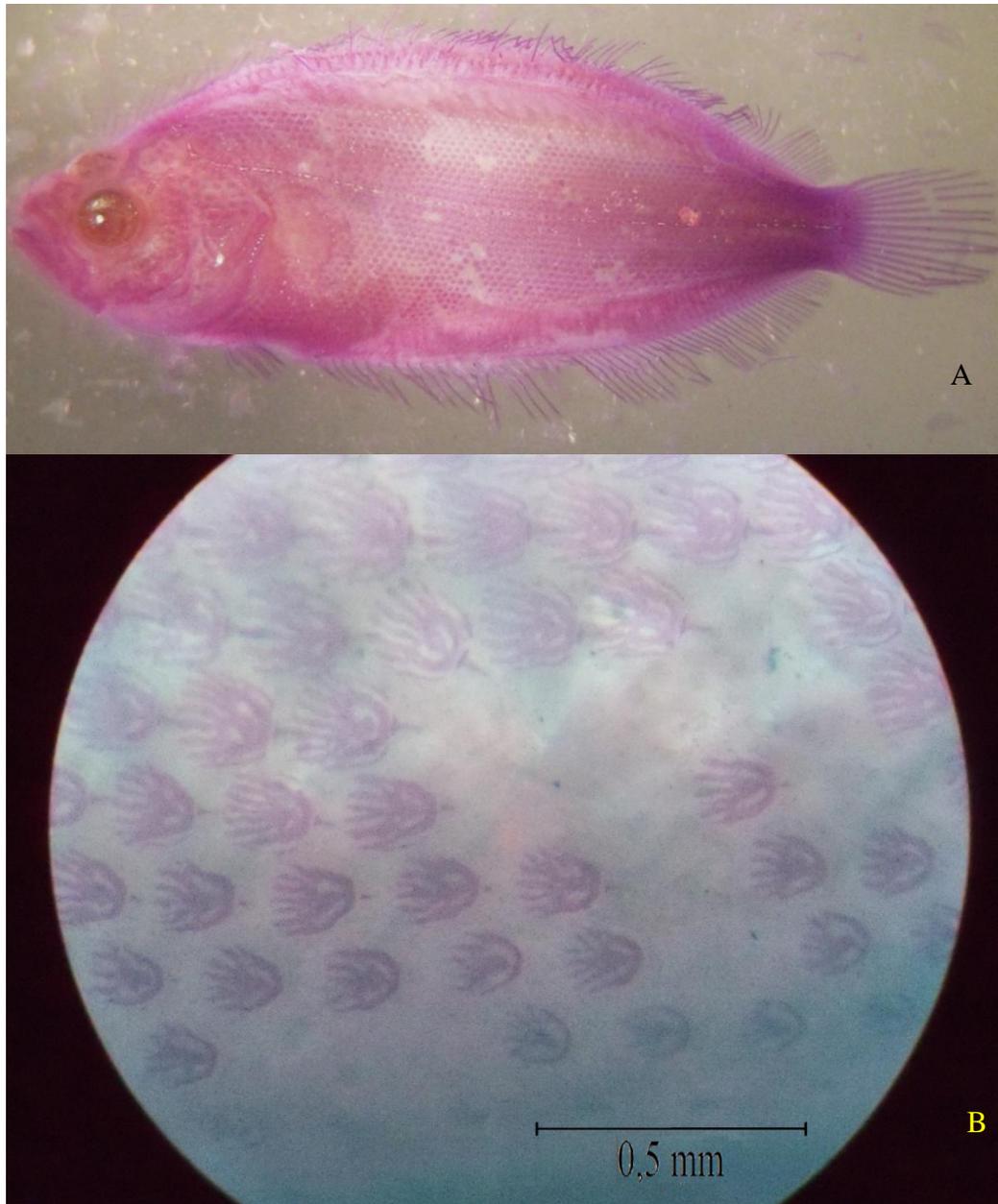


Figura 14.

Larva de *Thysanopsetta naresi* en estadio de transformación, sometida a procesos de tinción con alizarina. En la imagen superior (**A**) se aprecia la línea lateral y la superficie del cuerpo cubierta de escamas. En la imagen inferior (**B**) se observa el desarrollo de escamas ctenoideas.

DISCUSIÓN

Este es el primer estudio sobre la historia de vida temprana del lenguado austral (*Thysanopsetta naresi*) en la zona de canales y fiordos del Pacífico sur oriental. Mediante un enfoque integral o método serial se estableció que todo el set de larvas corresponde íntegramente a esta especie de lenguado en particular, pues los especímenes poseen características en común y a la vez particulares para esta especie, que permitieron unir aquellos ejemplares de mayor tamaño y desarrollo con aquellos progresivamente más pequeños. A su vez estas características permiten diferenciarlas de otras larvas de Pleuronectiformes de la zona.

Los individuos de *T. naresi* de mayor desarrollo, que incluyen una larva en transformación avanzada, se identificaron positivamente como *T. naresi* por la concordancia de los datos merísticos con los rangos de los adultos indicados por Menni *et al.* (1984) y Nakamura *et al.* (1986), así como la presencia dentro de las larvas en transformación del patrón del esqueleto caudal (único dentro de Paralichthyidae) y la forma casi recta de la línea lateral. Los especímenes más pequeños que no presentan estructuras óseas, se conectaron a la serie por medio de la pigmentación, la cual se caracteriza por 3 líneas horizontales de pigmento interno muy denso en la cola, pigmentación en los radios que en las larvas menores se aprecia como cúmulos en la aleta dorsal y anal.

La diferencia de ciertos aspectos morfológicos entre las larvas descritas en el presente trabajo y los adultos descrito por Menni *et al.* (1984) para las costas de Argentina, pasan por lo pronunciado de la concavidad de la parte superior del perfil del hocico de las

larvas, así como un tamaño relativo más pequeño, tanto de la cabeza, ojos, hocico, y longitud preanal de los juveniles y adultos en comparación con las larvas. Estas diferencias pueden ser claramente vistas al comparar la larva en metamorfosis de 22,4 mm estudiado aquí (Fig. 5F), con la imagen del adulto provista por Nakamura *et al.* (1986) e incorporada en el presente trabajo como Fig. 1, el cual posee el perfil superior del hocico de forma parcialmente recta (en la larva esto es notablemente cóncavo). El juvenil más pequeño examinado por Menni *et al.* (1984) es 2,16 veces la longitud de la larva en estadio de transformación avanzada, por lo que estas diferencias morfológicas pueden ser consecuencia del progresivo desarrollo y la transición de larva a juvenil o adulto.

La identificación específica de *T. naresi* queda más clara al comparar las características larvales presentes, con aquellas de las especies que se distribuyen en la zona austral de Chile, dentro de las cuales hay representantes de las familias Paralichthyidae y Achiropsettidae.

Para diferenciar entre las especies fue necesario usar una combinación de conteos de naturaleza merística, los cuales son especialmente útiles en el caso de larvas de desarrollo avanzado (desde el estadio de transformación y la fase juvenil). El número de radios de las aletas dorsal y anal de las especies de la familia Paralichthyidae, es menor que el de especies de Achiropsettidae (Tabla 5), por lo que las especies de ambas familias son fácilmente separables. De las especies de Achiropsettidae del extremo austral de Sudamérica, *Mancopsetta maculata* es la especie que presenta el menor número de radios, con un mínimo de 112 dorsales y 90 anales y en *Neoachiropsetta milfordi* alcanza un máximo de 139 radios dorsales y hasta 124 anales (Nakamura *et al.* 1986). Según Menni *et*

al. (1984) *T. naresi* alcanza un máximo de 90 radios dorsales y 67 anales siendo la especie que presenta los mayores números de estas estructuras dentro de los representantes de Paralichthyidae. El lenguado de ojos grandes (*H. macrops*), especie de similares características morfológicas, posee un máximo de 73 radios en la aleta dorsal, lo cual es menor al conteo más bajo observado en este trabajo en *T. naresi*. Del mismo modo, Ginsburg (1952) indicó que en la fase adulta *Hippoglossina mystacium* presenta 66 radios dorsales. Las especies del género *Paralichthys* poseen rangos similares a los de *T. naresi*, sin embargo lo que permite diferenciarlas, es el número de vértebras que en *P. adspersus* es 32 a 34 y en *T. naresi* es de 38- 39.

Otro carácter larval relacionado a la formación de la aleta dorsal de la familia Paralichthyidae, que es particularmente útil en la separación de larvas en flexión de los géneros, es la presencia de radios dorsales anteriores notablemente alargados, característica de las especies de *Paralichthys* (Ahlstrom *et al.* 1984), (6 en *P. microps* y 3 en *P. adspersus*) (Tabla 6). En *T. naresi* los radios dorsales comienzan a desarrollarse desde la parte media de la aleta hasta los extremos y durante la posflexión, los radios anteriores son menos alargados que los radios de las partes media y posterior, en cambio los radios dorsales anteriores en *H. macrops* se empiezan a formar desde la parte anterior hasta el extremo posterior, incluso antes de que la base se haya desarrollado completamente hacia la parte caudal. En esta y otras larvas del género *Hippoglossina* los radios anteriores son iguales o incluso más alargados que los demás (Landaeta *et al.* 2006, Sumida *et al.* 1979, Fahay 1983), sin embargo no alcanzan las dimensiones que se observan en las especies de *Paralichthys* (Fig. 15).

Tabla 5.

Caracteres merísticos de las especies pertenecientes a la Orden Pleuronectiformes cuyos adultos o larvas (*)se han recogido en el área de estudio: aleta dorsal (D), aleta anal (A) aleta pectoral (P₁), aleta pélvica (P₂), aleta caudal (C), número de vértebras (V).

Familia								
Especies	Distribución	D	A	P ₁	P ₂	C	V	Referencias
Paralichthyidae								
<i>Hippoglossina macrops</i> Steindachner, 1876	Perú a 45°S	63 – 73	52-58	10-12	5	17	37	Pequeño & D'Ottone 1987
<i>Hippoglossina mystacium</i> Ginsburg, 1936	46° - 50°S	66	55	11				Ginsburg 1952
<i>Thysanopsetta naresi</i> Günther, 1880	38° - 53°S	78 – 90	56-67	09-11	5-6	15		Menni <i>et al.</i> 1984
<i>Paralichthys microps</i> Günther, 1881	Perú a 51°S	71 – 80	57-64	11-13	5	15-18*	37*	Nakamura <i>et al.</i> 1986
<i>Paralichthys adspersus</i> Steindachner, 1875	Perú a 46°S	72 – 77	57-65	11-13	5	16 -20*	32-34	Nakamura <i>et al.</i> 1986
<i>Paralichthys patagonicus</i> Jordan & Goss, 1889	> 53°S	74 – 89	60-67				37-39	Fabre & Díaz de Astarloa 1996
Achiropsettidae								
<i>Achiropsetta tricholepis</i> Norman, 1930	> 52°S	131	110		7	18	65	Nakamura <i>et al.</i> 1986
<i>Mancopsetta maculata</i> Günther, 1880	> 50°S	112 – 129	91-104		7			Nakamura <i>et al.</i> 1986
<i>Neoachiropsetta milfordi</i> Penrith, 1965	44 - 57°S	117 – 139	104- 124		4-7	18	62-65	Nakamura <i>et al.</i> 1986

Tabla 6.

Resumen de de los caracteres larvales, útiles para distinguir entre especies de la familia *Paralichthyidae* que habitan en la región austral de Chile.

Carácter	<i>Thysanopsetta naresi</i>	<i>Hippoglossina. macrops</i>	<i>Paralichthys microps</i>	<i>Paralichthys adspersus</i>
MORFOLOGÍA				
Rango de tamaño de larvas con saco vitelino (mm LC)	< 2,8	4.4-5.7	1,5	1,7
Rango de tamaño de larvas en preflexión (mm LC)	2,8-6,6	4,5-7,8	2,95-6,0	3,6-7,0
Rango de tamaño de larvas en flexión (mm LC)	6,7-9,7	7,7- 9,4	6,2-7,2	6,9-8,6
Rango de tamaño de larvas en posflexión (mm LC)	9,4-11,2	8,2-11,6	6,0-7,8	8,4-9,4
Rango de tamaño de larvas en transformación (mm LC)	11,2-22,4	11,1-16,6	8,1-18,0	9,2- 15,0
PIGMENTACIÓN				
Aleta embrionaria de la larva temprana	Agrupaciones opuestas en el punto medio de la cola en la base de la aleta dorsal y anal	Parche en la aleta anal cerca del punto medio entre el ano y la punta de la cola	Aleta embrionaria dorsal y anal con pigmentación	Aleta embrionaria dorsal sin pigmentación anal muy pigmentada
Tronco y cola en larvas en flexión	pigmento interno línea media lateral y bajo las bases de la aletas D y A	Parche de pigmento en el punto medio plano vertical	Zona densa de melanóforos en la parte media posterior de la cola	Melanóforos concentrados en la región ventrolateral
Zona hipoaxial cabeza y masa visceral	Casi sin pigmentación	Fuertemente pigmentada	Escasa pigmentación en la cabeza	Abundante pigmentación
Parte sin pigmento de la punta de la notocorda	En una serie de 3 a 6 en el margen ventral y dorsal del la punta de la notocorda	En una serie en el margen ventral del la punta de la notocorda	En una serie en la parte dorsal y ventral	En una serie cerca de la punta
Base de la aleta pectoral antes de la formación caudal	Algunos melanóforos esparcidos en la parte anterior de la base	Pequeños melanóforos puntiformes anteriormente en el área de la aleta	Ausente	Escaso

CONTINÚA EN LA PÁGINA SIGUIENTE

Tabla 6.

CONTINUACIÓN				
Carácter	<i>Thysanopsetta naresi</i>	<i>Hippoglossina. macrops</i>	<i>Paralichthys microps</i>	<i>Paralichthys adspersus</i>
MERÍSTICA				
Radios anteriores elongados	0	0	6	3
Espinas en la cabeza en la preflexión	Preoperculares	Preoperculares	Preoperculares y esfenóticas	Preoperculares y esfenóticas
Vértebras precaudales	12	9 – 10	10	10
Vértebras poscaudales	26 - (27)	27 – 28	27	24

En *T. naresi* la aleta pectoral no alcanza a desarrollarse completamente antes de los 22 mm LC, por lo que solo desarrolla una lámina embrionaria en ambos lados del cuerpo, de similares características a la observada en los demás lenguados, excepto en Achiropsettidae en cuyo caso particular dentro de los Pleuronectiformes, está completamente ausente (Evseenko 1998). El conteo de los radios de la aleta pélvica para todas las especies consideradas, es entre 5 y 7 (Tabla 5), por lo que no es muy útil a la hora de comparar entre las especies ya que no permite discriminar entre estas.

Las larvas analizadas de mayor desarrollo poseen el mismo tipo de esqueleto caudal de los miembros de Achiropsettidae (Evseenko 1998) con los 5 hipurales autógenos. Según Hensley & Ahlstrom (1984) este patrón de osificación, característico para Psettodidae, es el más primitivo dentro de los Pleuronectiformes. Cabe destacar que dentro de Paralichthyidae, *T. naresi* es la única especie que presenta este tipo de complejo hipural, ya que en el resto de las especies incluidas en la familia, como en el caso de *H. macrops*, el complejo hipural se caracteriza por tener los hipurales 1 y 2 fusionados (Placa hipural I),

formando un elemento que articula con la superficie posterior-ventral del urostilo y los hipurales 3 y 4 fusionados, que forman la sección terminal del centrum medio (Flores & de la Hoz 2010). El número de radios de la aleta caudal de *T. naresi*, tanto en los lenguados estudiados por Nakamura *et al.* (1986) como en las larvas analizadas en este trabajo, es de 15, mientras en *H. macrops* es de 17. En *Paralichthys* hay entre 15-18 y en los Achirosettidae 18 radios caudales.

Dado el alto riesgo de depredación en las larvas de peces teleósteos, las espinas craneales son de gran ayuda para defenderse y también son consideradas como elementos diagnósticos (Neira *et al.* 1998). Las especies de la familia Paralichthyidae se caracterizan por poseer pequeñas espinas preoperculares (Ahlstrom *et al.* 1984). Algunas de las especies como las del género *Paralichthys* poseen pequeñas espinas esfenóticas frontales (Zúñiga & Acuña 1992). En el caso de *T. naresi* las espinas preoperculares son minúsculas y casi imperceptibles y se observaron solo en algunos especímenes. Esto puede deberse a la descalcificación de las partes óseas, influidas por el proceso de tinción, lo que las hace difícilmente visibles. La vulnerabilidad a la destrucción durante la captura de las larvas, los procesos de fijación y preservación también deben ser considerados. La presencia de espinas en el preopérculo es común en las larvas los Pleuronectiformes por lo que no es de mucha ayuda en la separación de especies.

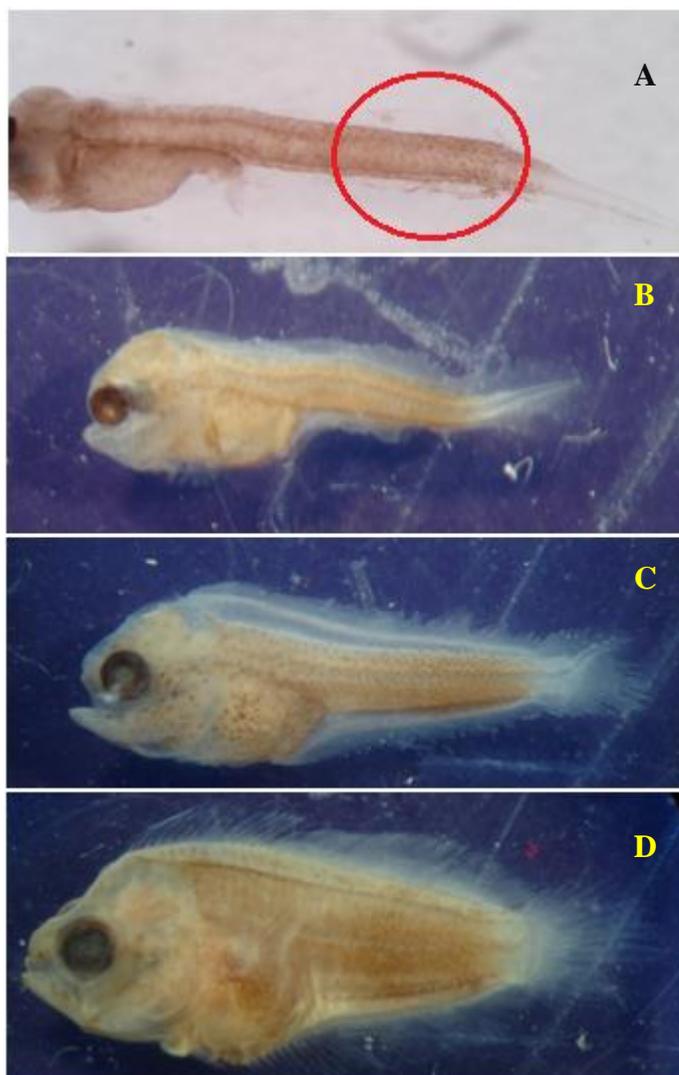


Figura 15

Fotografías tomadas de larvas provenientes del crucero Cimar 8 Fiordos, de especímenes de *Hippoglossina macrops*. A) ejemplar en el estadio de preflexión en el que se aprecia la pigmentación de la lámina embrionaria dorsal y anal. B) ejemplar en estadio de preflexión. C) ejemplar en flexión. D) ejemplar en estadio de transformación, con 64 radios dorsales, 50 anales y 18 caudales.

El desarrollo de la línea lateral observada en las larvas en cuestión, es consistente en su forma con la descrita por Menni *et al.* (1984) para los adultos de *T. naresi*. Esta es casi recta y bien desarrollada en ambos lados del cuerpo, al igual que en los juveniles de las

especies de Achiropsettidae, como *Neoachiropsetta milfordi* y *Mancopsetta maculata* (Evseenko 1998). De forma diferente, las especies tanto del género *Paralichthys* como *Hippoglossina* poseen una línea lateral con una porción notablemente arqueada a nivel de la aleta pectoral (Ginsburg 1952).

Las escamas observadas en *T. naresi* mediante la tinción con alizarina, difieren de las de Achiropsettidae en cuyo caso presentan espínulas verticales que aparecen durante la metamorfosis (Evseenko 1998), esta característica resulta ser única dentro de los Pleuronectiformes.

En cuanto a la distribución de los pigmentos en el cuerpo, en la Tabla 6 se resumen las principales diferencias presentes entre las larvas de las especies de la familia Paralichthyidae que cohabitan en el área de estudio. Este es un carácter útil para discriminar entre las larvas de varias especies principalmente durante la preflexión, antes del desarrollo de los radios de las aletas.

De manera similar a las larvas de *T. naresi*, las de *H. macrops* poseen un cuerpo fuertemente pigmentado desde el comienzo de la fase larval, con un patrón melanítico que abarca la mayor parte de la superficie del cuerpo, sobre la cabeza, tronco y cola. En ambas especies el extremo caudal, en los últimos 4 ó 5 miómeros, no posee pigmentación, excepto por una serie de pequeños melanóforos puntiformes en el margen ventral de la notocorda. La pigmentación se compone de melanóforos estrellados de gran tamaño y muy concentrados. En los especímenes analizados de larvas en preflexión y flexión de *H. macrops*, la densidad de los pigmentos sobre la región ventral de la cabeza y masa visceral

es mayor que en *T. naresi* en cuyas larvas puede estar incluso ausente (Fig. 5A). Las larvas de ambas especies de *Paralichthys*, pese a poseer el cuerpo casi completamente pigmentado, su apariencia es de una menor pigmentación ya que los melanóforos son más pequeños y dispersos. A diferencia de *P. adspersus*, *P. microps* tiene menos pigmento en la cabeza y no tiene pigmentación en la aleta embrionaria dorsal.

Los rasgos pigmentarios que permiten diferenciar las larvas de *T. naresi* de las de *H. macrops* durante los primeros estadios, guarda relación con la presencia en esta última, de melanóforos más concentrados cerca de la mitad de la cola, formando una barra vertical. En *T. naresi* la distribución de los melanóforos en el tronco es más homogénea y se observa la presencia de 3 líneas de pigmento interno muy denso a lo largo de la línea media lateral y bajo la base de las aletas dorsal y anal. Son estas bandas las que precisamente permiten identificar a las larvas más pequeñas de *T. naresi* y unirlas con las de mayor desarrollo de la serie larval.

A diferencia de lo observado en las larvas de *H. macrops*, *T. naresi* desarrolla durante la preflexión, un parche de pigmento en la zona media de la lámina embrionaria dorsal, cerca del punto medio entre el ano y la punta de la cola (Landaeta *et al.* 2006). Ambas especies presentan un parche de pigmento en la lámina de la aleta anal. Las observaciones hechas en algunas de las larvas tempranas de *H. macrops* que aparecieron en las muestras consideradas para el análisis de este trabajo, permitieron identificar un pequeño manchón de pigmento en la lámina embrionaria dorsal, de forma redondeada (Fig. 15A) y que no está descrito para esta especie, por lo que se sugiere revisión. En las larvas

de *Paralichthys* la pigmentación de la lámina anal y dorsal es esparcida por toda la superficie; en cambio en *T. naresi* el pigmento está concentrado en forma de parches.

Pese a no contar con larvas de *T. naresi* recién eclosionadas, con presencia de saco vitelino, se deduce por el espécimen más pequeño analizado, que esta especie eclosionaría a un tamaño menor a 3 mm LC. Esto dejaría en evidencia una de las diferencias más notorias con el lenguado de ojos grandes, que eclosiona a un tamaño superior, de aproximadamente 4 mm LC (Landaeta *et al.* 2006). Sin embargo, es posible que el tamaño de los especímenes de *T. naresi*, durante estos primeros estadios, hayan sufrido cierto grado de encogimiento y deterioro, probablemente como resultado del tiempo transcurrido desde que fueron fijadas en formalina, que en el caso de las muestras más antiguas consideradas en este trabajo, datan de 1996. Este efecto es especialmente severo en las larvas más pequeñas, antes de la osificación de la columna producto de la pérdida de agua de los tejidos luego de su muerte y fijación. Se han reportado cambios de hasta un 33% de la longitud en larvas recién eclosionadas (Miller & Sumida 1974). De todos modos, la eclosión ocurriría dentro del rango normal establecido para la familia Paralichthyidae, de 1,8-3,7 mm (Ahlstrom *et al.* 1984). Sería más recomendable trabajar con larvas cuya fijación sea más reciente y hecha con otros métodos, ya que se estima, de acuerdo a los resultados del presente estudio, que el desarrollo temprano de *T. naresi* sería más parecido a lo descrito para *H. macrops* con larvas vitelinas relativamente más grandes.

Se desconoce el tamaño y las características del huevo de esta especie, pero en general el rango de tamaños dentro de los lenguados varía entre los 0,50 y los 4,25 mm de diámetro. Existe cierta variabilidad en la relación del tamaño individual de la larva al

momento de la eclosión con el tamaño individual del huevo, aunque, larvas más grandes se originan de huevos grandes (Chambers & Leggett 1996).

Comparativamente, las larvas en preflexión de *T. naresi* son las que poseen el intestino más alargado (LPA 54,7% de LC) y son las más altas (menos alargadas) dentro de las especies de Paralicthyidae, con una AC de 28% contra un 13-14%. Las demás especies no presentan una diferencia marcada entre sí (Tabla 7). Además, las larvas tempranas de *T. naresi* son más grandes que las larvas de las dos especies de *Paralichthys*. Estas se caracterizan por presentar pequeños tamaños en la eclosión (*P. microps* 1,5 mm y *P. adspersus* 1,7 mm LC). Esta superioridad en longitud y en las proporciones corporales de los estadios tempranos de *T. naresi*, guardaría relación con una distribución más austral (Pequeño 1989, Sielfeld *et al.* 2003), ya que los periodos de alta producción alimentaria de esta zona, producidos por la oscilación estacional de la temperatura, la cual divide al año en tiempos de producción muy baja o muy alta, hacen que la energía disponible por individuo durante esta última sea elevada, lo cual seleccionaría a las larvas más grandes. Un tamaño y un volumen grande les dan a las larvas una mayor supervivencia en relación a la posibilidad de capturar presas de mayor tamaño (Gross *et al.* 1988).

Tabla 7

Longitudes relativas (%) de las partes del cuerpo respecto de LC, de las larvas de especies Paralichthyidae cuya distribución abarca la zona de los fiordos y canales australes de Chile.

PREFLEXIÓN				
	<i>T. naresi</i>	<i>H. macrops</i>	<i>P. adspersus</i>	<i>P. microps</i>
%LCA	27,9	38,4	18,2	18,1
%DO	36,6	36,6	28	30,1
%LH	21	20,7	13,9	13,3
%ACP	28,1	14,4	13,9	13,3
%LPA	54,7	38,4	41,4	41,2
FLEXIÓN				
	<i>T. naresi</i>	<i>H. macrops</i>	<i>P. adspersus</i>	<i>P. microps</i>
%LCA	31,2	38,4	21,5	21,6
%DO	31,7	31,9	26,8	26,1
%LH	22,9	18,4	21,1	23,9
%ACP	31,4	29,6	22,8	25,6
%LPA	51,4	38,4	39,6	40,9
POSTFLEXIÓN				
	<i>T. naresi</i>	<i>H. macrops</i>	<i>P. adspersus</i>	<i>P. microps</i>
%LCA	37	44,8	30,6	37,3
%DO	28,2	30,7	25,5	24,4
%LH	24,3	17,8	20,7	23,2
%ACP	36,2	39,8	35,8	44,7
%LPA	50,9	44,8	42,2	42,2

La larva en preflexión y flexión de *T. naresi* es más robusta que la larva de *H. macrops*, ya que tienen un cuerpo más alto. La longitud relativa de la cabeza de *T. naresi* es menor que la de las larvas de *H. macrops*, pero mayor que las de *P. microps* y *P. adspersus*. Como en la mayoría de las especies de teleósteos, en el lenguado austral (*T. naresi*) los sistemas funcionales de los primeros estadios aún están incompletos y sin desarrollarse. En consecuencia, el crecimiento, el desarrollo y la diferenciación de las larvas tempranas resultan en cambios en la forma del cuerpo, morfología, metabolismo, habilidades de

natación y comportamiento. Esta transformación ocurre en un tiempo relativamente corto (Fuiman 1983), probablemente porque, a diferencia de las especies pelágicas, se producen cambios de hábitats, y por lo tanto al final de la etapa larval los regímenes selectivos son más marcados (Fernández- Díaz *et al.* 2001).

La flexión notocordal de *T. naresi* comienza a un tamaño inferior que en *H. macrops* y en comparación con las otras larvas de lenguados de la familia Paralichthyidae que habitan en la región, es la especie que presenta el rango más amplio en este estadio (Tabla 6). El cambio principal en la forma del cuerpo ocurre durante la flexión de la notocorda, con un incremento en la altura del cuerpo y en la longitud de la cabeza. Esta etapa está caracterizada por el desarrollo de las estructuras esqueléticas y por el cambio en la alimentación y la natación. Las proporciones del cuerpo y las tasas de crecimiento de *T. naresi* cambian considerablemente. Estos cambios reflejarían las funciones básicas o habilidades que han sido conseguidas para incrementar las posibilidades de sobrevivencia (Osse 1990). El hocico se vuelve levemente más alargado que el de *H. macrops* pero no es muy diferente al de las especies de *Paralichthys*. La elongación del hocico, permitiría a la larva alimentarse de ítems presa más grandes. Producto de este cambio el perfil de la cabeza comienza cambiar y a diferencia de *H. macrops*, se vuelve cóncavo.

El crecimiento alométrico positivo de la longitud de la cabeza estaría relacionado con el desarrollo de los sistemas nerviosos (mesencéfalo y rombencéfalo), sensorial (visión, olfato, y línea lateral), respiratorio (arcos branquiales y filamentos) y alimentario (esqueleto esplancocráneo) de la larva. Como consecuencia de la diferenciación de las estructuras neuronales y sensoriales (desarrollo de los órganos olfativos y neuromastos), la larva sería

capaz de reaccionar a estímulos lumínicos, (crecimiento isométrico del los ojos), detectar presas del zooplancton y potenciales predadores en la columna de agua, y comenzar su alimentación exógena cuando se acaben las reservas del saco vitelino (Gisbert *et al.* 2002). En esta especie la isometría de los ojos en relación al cuerpo se relaciona a la temprana pigmentación de los ojos, lo que evidencia que los sistemas sensoriales se desarrollan tempranamente en la ontogenia. La capacidad funcional de los ojos una vez pigmentados, no cambia abruptamente y usualmente crecen a una tasa diferencial constante con respecto a la longitud del cuerpo (Fuiman 1983). El desarrollo de los arcos branquiales y filamentos le permitiría un cambio de respiración cutánea a la respiración branquial resultando en una mejor oxigenación y un incremento en la actividad natatoria. El desarrollo de las estructuras para la alimentación (mandíbulas funcionales) en un periodo de tiempo tan corto es una característica común en las larvas pelágicas y pueden, a medida que se incrementa el crecimiento, mejorar la captura de presas y las posibilidades de sobrevivir (Geffen *et al.* 2007).

El crecimiento de la cola en la larva del lenguado austral se caracterizó por un crecimiento alométrico positivo, simultáneo con la altura del cuerpo, desde la eclosión hasta la metamorfosis. El incremento en la longitud de la cola a los 7,0 mm LC fue correspondiente con la diferenciación de la lámina embrionaria en las aletas impares (dorsal y anal) junto con el término de la flexión de la notocorda a los 9 mm LC. El abrupto incremento de la altura de la cola en *T. naresi* pareció estar correlacionado con el desarrollo de la musculatura epaxial e hipoaxial, resultando en un cambio considerable en la forma del cuerpo, desde una larva en preflexión alargada a un espécimen en flexión más robusto. El

reemplazo de la aleta embrionaria por las aletas dorsales y anales, el desarrollo del pedúnculo caudal, y la transición de un modo de nado anguiliforme a uno sub carangiforme como consecuencia de la flexión de la notocorda, son estrategias valiosas al reducir el elevado costo de la locomoción de la larva de pez, incrementando la eficiencia natatoria (Osse 1990) y el éxito en la alimentación (Gisbert *et al.* 2002). Según van Snik *et al.* (1997), los costos de transporte larval decrecen rápidamente con el crecimiento, llegando a ser cinco veces menor en los estadios mayores de desarrollo.

En el estado de posflexión se producen una serie de cambios fundamentales para la adaptación de la larva de *T. naresi* a su medio, como la completa osificación de las vértebras y la adquisición del contingente completo de radios de las aletas impares (dorsal y anal). Además, aumenta la pigmentación tanto en número como en el tamaño de los melanóforos a lo largo del cuerpo. En esta estadio, las larvas de *P. microps* poseen una altura corporal superior a la de las demás larvas (Tabla 7) y en *H. macrops*, la cabeza es más alargada (37% de LC en *T. naresi* y 45% de LC en *H. macrops*).

El crecimiento alométrico negativo del tronco (LPA) durante el desarrollo del lenguado austral fue del modo esperado. Como es común para la mayoría de las especies de peces, el desarrollo de la región anterior (LCa) y posterior del cuerpo (LCL) ocurre primero que la región abdominal. Esto asegura que los órganos esenciales para las funciones primarias (alimentación, respiración y locomoción) se desarrollen primero (Osse 1990). Aunque el sistema digestivo de las larvas se desarrolla y el intestino se tuerce o enrosca, el crecimiento en longitud del tronco disminuye ya que la región abdominal se comprime durante los cambios de la metamorfosis. Esta reducción es diferente al de las especies de

peces bilaterales en los cuales hay un incremento, luego del desarrollo de la cabeza y la cola (van Snik *et al.* 1997). En los lenguados esta compresión de la región abdominal parece estar asociada con la adquisición de la forma asimétrica definitiva del cuerpo (Osse & Van den Boogaart 1997).

Durante la transformación y metamorfosis, las características que hacen que un individuo sea considerado larva (con simetría bilateral) se van perdiendo. El pigmento se intensifica en la cabeza y el tronco y se hace más homogéneo, asemejándose a los juveniles bentónicos asimétricos, pero con la diferencia de que aún no presentan la totalidad de los caracteres merísticos, como los radios de las aletas pectorales. Así mismo, se producen cambios en las proporciones corporales. El cambio en la cabeza, parece estar asociado al desarrollo del canal ocular y al comienzo de la migración del ojo. Esta transición produce cambios profundos en la organización del esqueleto craneal. Las estructuras alimentarias y respiratorias deben ser readaptadas a esta nueva forma asimétrica y a la vida bentónica (Geffen *et al.* 2007).

En los Pleuronectiformes, los datos de la literatura muestran que este proceso de cambio, normalmente se produce a longitudes entre 10 y 25 mm LC (Ahlstrom *et al.* 1984). Sin embargo, el tamaño mínimo en el que termina (incluida la migración del ojo) puede ser a una longitud tan pequeña como de 4,1 mm y tan grande como 72 mm LC (Osse & Van den Boogaart 1997). En *T. naresi* la transformación comienza a casi el mismo tamaño que en *H. macrops*, a aproximadamente los 11 mm, lo que es mayor en comparación a las otras larvas de Paralicthyidae (*P. adspersus* 9,6-13,0 mm LE vs *P. microps* 8,0-11,0 mm LE, respectivamente). La metamorfosis del lenguado austral (*T. naresi*) se extendió en un rango

superior a lo descrito para las larvas en transformación del lenguado de ojos grandes (*H. macrops*). De forma similar a lo registrado para *Mancopsetta maculata* y *Achiropsetta tricholepis*, *T. naresi* tienen una prolongada fase de transformación y juvenil (Evseenko 1998), e incluso es posible afirmar que se extiende más allá de los 22,4 mm LC, ya que el ojo no ha adquirido su posición definitiva en el lado cenital. Este proceso se produce justo por debajo del origen de la aleta dorsal (Figs. 5E, 5F y 13A) y ya en los juveniles y adultos, la aleta dorsal se ubica delante del borde anterior del ojo (Nakamura *et al.* 1986). La migración del ojo en las larvas de *H. macrops*, ocurre en una posición anterior respecto al origen de la aleta dorsal (Fig. 15); en los juveniles de *H. mystacium* el origen de la aleta dorsal está casi en el medio del ojo, en los juveniles de *P. adspersus* el origen de la aleta dorsal está entre el margen anterior del ojo y la pupila; *P. microps* el origen de la aleta dorsal está situado ligeramente antes del centro del ojo (Zúñiga & Acuña 1992).

Los diferentes cambios producidos durante esta crucial etapa del desarrollo, evidencian una amplia variación en el tiempo, orden y sincronía, lo que explicaría las diferencias específicas entre *T. naresi* y las otras especies de lenguados en cuanto a la etapa de transformación (Geffen *et al.* 2007). Según Gwak *et al.* (2003), los cambios morfológicos que resultan en la asimetría, serían demandantes de energía y pudieran interferir con el crecimiento, si dichos cambios causan dificultad en la alimentación. Es posible que existan diferentes estrategias para enfrentar este periodo. Osse & Van den Boogaart (1997) sugirieron que la larva de los lenguados debiera estar inactiva durante la metamorfosis para permitirse recalibrar la visión binocular luego de la migración del ojo. Sin embargo, el hecho de que la etapa de transformación de *T. naresi* se extienda en un

rango tan amplio de tamaño, estaría indicando que la larva continuaría con una alimentación eficiente de presas pelágicas (Fernández-Díaz *et al.* 2001), ya que el cambio en la neuroanatomía y la migración del ojo, y de esta manera en el comportamiento, ocurren de una manera más gradual, en lugar de ser tan abrupto.

Así mismo, una metamorfosis producida a tamaño más grande conferiría a la larva de *T. naresi* una mayor flexibilidad para el asentamiento, frente a gatilladores ambientales como la velocidad de la corriente, salinidad, luminosidad de la columna de agua o la densidad de presas (Bailey *et al.* 2005), permitiéndole estar menos controlada por gatilladores puramente fisiológicos (Geffen *et al.* 2007). Puede que la habilidad de alimentarse durante la metamorfosis sea la clave para retener dicha flexibilidad, pero también es posible que la habilidad de resistir la privación de alimentos resulte ser importante. Se ha sugerido que las larvas de los lenguados incrementan sus reservas de lípidos obtenidas de presas planctónicas y que esos nutrientes son usados en la metamorfosis, ya que este proceso tendría un costo de energía extra comparado con el de otros grupos de peces (Geffen *et al.* 2007).

El tamaño relativamente grande de la larva en transformación del lenguado austral, permitiría evitar la alta vulnerabilidad a la depredación a la cual se ven expuestos, debido la alteración de la visión y otros sentidos producidos durante la metamorfosis (Geffen *et al.* 2007). Por otro lado, también es posible que el tamaño de las larvas de *T. naresi* hacia el final del estadio pelágico, de más de 22 mm LC, responda a una acumulación de reservas de energía. La larva que es más grande al momento de la metamorfosis, pese a que tendrá una demanda de alimento más alta que la una pequeña, tendrá reservas de energía

relativamente mayores. Gwak *et al.* (2003) argumentaron que las larvas de lenguado conservan energías para el final de la metamorfosis, hasta cuando sean capaces de alimentarse apropiadamente. Durante este periodo la larva puede estar usando la energía almacenada en el hígado (Tanaka *et al.* 1996). Sería importante hacer una estimación de la edad y crecimiento de las larvas en proceso de metamorfosis, para evaluar el tiempo de duración de esta fase, ya que puede que el fin de la metamorfosis, se retrase hasta más allá de los 22 mm LC, en orden de lograr una acumulación de reservas. De esta forma la metamorfosis no sería tanto un proceso tamaño (longitud)-dependiente (Geffen *et al.* 2007).

Considerando que dentro de un mismo grupo, aunque existe cierta variabilidad entre las formas del crecimiento alométrico (Klingenberg & Froese 1991), es posible identificar cierto patrón en las características de la forma larval, relacionados a los comportamientos de nado y alimentación. En el caso de los lenguados, que es del tipo alto y comprimido, el cuerpo de estos posee una mayor superficie, lo que los hace nadar más lentamente en los estadios tardíos. Esta forma le permitiría a la larva del lenguado austral realizar un continuo cambio entre un nado activo para alimentarse y seguir acechando presas pelágicas, y un estado de suspensión pasivo en orden de mantener una eficiencia energética (Froese 1990), lo que le permitiría a la larva ser exitosa con grandes tamaños como larva pelágica y presentar grandes longitudes con el ojo aun sin migrar completamente, viviendo en la columna de agua.

Las características presentes, tanto en el desarrollo de las estructuras como en la forma del cuerpo, en particular durante esta crucial etapa del desarrollo, estarían alineadas en respuesta a la estrategia asumida para enfrentar la metamorfosis. En este sentido, los

patrones de alimentación larval temprana pueden continuar influyendo la alimentación durante la metamorfosis. Sin embargo, muchas larvas de teleósteos exhiben cambios ontogenéticos en las presas, y aprenden nuevos patrones alimentarios durante la metamorfosis. Cambios en la postura de nado que puede servir para mantener la visión binocular mientras siguen siendo pelágicas (Geffen *et al.* 2007).

Dentro de los alcances de este trabajo, cabe el hecho que tanto la identidad de la especie *T. naresi* como su presencia en aguas del Pacífico sur oriental son confirmadas. La estación situada más al norte con presencia positiva de las larvas se ubicó en el golfo Corcovado a 43°01,73' S (estación 36 CIMAR Fiordos 11) y la estación más austral en el canal Concepción fue 50°20.90' S (estación 42 CIMAR Fiordos 2). Esta distribución resultó ser consistente con lo expuesto por De Buen (1961) en cuyo caso los adultos se distribuirían desde los 42° a 53°S. Probablemente el ejemplar que encontró Norman (1937) en las cercanías de la isla Mocha, y que amplía el rango conocido de esta especie considerablemente más al norte de la costa chilena, desde los 38° a 53° sur, efectivamente correspondería a la especie *T. naresi*. De esta manera se despejan las dudas planteada por Nakamura *et al.* (1986), sobre el registro de esta especie en Chile.

La identificación a nivel de especie a través del método serial no estuvo exenta de complicaciones, debido a que ciertos aspectos taxonómicos de los lenguados de la zona, en particular los de naturaleza merística como los conteos de vértebras, aún no están claros, resultando difícil comparar el material disponible con la información bibliográfica. Por otra parte, dada la gran similitud que presentan las larvas de estas especies y el hecho de que aparezcan mezcladas dentro de una misma muestra, pueden hacer que el método serial

conduzca a identificaciones erróneas (Leis & Carson-Ewart 2000). Es así como inicialmente surgió la duda si las larvas bajo escrutinio podrían corresponder a la especie *Hippoglossina mystacium* y no a *Thysanopsetta naresi*, principalmente como resultado del alto grado de similitud morfológica de los especímenes con los estadios larvales iniciales del lenguado de ojos grandes *Hippoglossina macrops*. Los trabajos llevados a cabo hasta la fecha, en el marco de la investigación del programa CIMAR-Fiordos, no mencionan la presencia de larvas de *Thysanopsetta* dentro de esta zona y solo hacen referencias a la distribución de huevos y larvas de lenguados del género *Hippoglossina* sp. (Córdova & Balbontín 2006) e incluso otras han mencionado a *H. mystacium* (Bustos *et al.* 2008, 2011). Los estadios larvales de esta última especie no se conocen. Esto sumado a las ya mencionadas dudas sobre la distribución de *T. naresi* dentro de los canales, condujo a la confusión de ambas especies e ignorar la real identidad del material analizado.

Es importante recalcar que existe una escasa o casi nula información respecto de *H. mystacium*, contando solo con la descripción morfológica de su fase adulta, efectuada por Ginsburg (1936) en base a un solo espécimen de 183 mm LC. Respecto a su distribución, De Buen (1961) señala que se le ha registrado en Concepción y Arauco, cerca de la península de Taitao en 46°S a profundidades de más de 100 m. También han sido recolectados ejemplares de esta especie en el canal Smyth y en el estrecho de Magallanes (Sielfeld *et al.* 2003). Evidentemente, la distribución horizontal de *Thysanopsetta naresi* e *Hippoglossina mystacium* coinciden, por lo que es de suma importancia llegar a evaluar los estadios vida temprana de esta última, pues presenta problemas merísticos y morfométricos que hacen desconfiar de su identificación dentro de las referencias citadas. Se recomienda

reconfirmar el estatus de *H. mystacium* ya que pudo haber sido confundida con otra especie. Asimismo, por razones geográficas o morfológicas la presencia de sus larvas no está clara. Dicha labor, que se debe hacer contando con suficiente material comparativo, escapa a los objetivos del presente trabajo.

Cabe también señalar, que dentro de los estudios del ictioplancton austral, debido al déficit de descripciones larvales de los peces de la zona, es probable que *T. naresi* no sea mencionada pese a tener una presencia habitual dentro de las muestras de los cruceros CIMAR. El asignar la serie de desarrollo a una especie que no corresponda, puede llevar a una importante subestimación de la biodiversidad de especies litorales y consecuentemente su dinámica poblacional dentro de los canales y fiordos del sur de Chile, así como la distribución de esta especie y sus posibles áreas de crianza. Los resultados obtenidos en el presente trabajo han permitido detectar que *T. naresi*, tiene una mayor importancia de lo que anteriormente se suponía dentro de la composición del ictioplancton de la zona, puesto que en esta tesis se evidencia que sí está presente en las muestras de los cruceros CIMAR Fiordos realizados desde 1996.

La descripción detallada del desarrollo larval de *T. naresi* presentada en este trabajo de tesis proporciona información para realizar una identificación precisa de los estadios de vida temprana de esta especie en ambientes naturales, lo que a su vez permitirá a los científicos estudiar aspectos de su biología más allá de su sistemática, como aquellos relacionados a su ecología, biogeografía, hábitos alimentarios, edad y crecimiento, etc.

De esta manera, las ilustraciones científicas de los estadios larvales de *T. naresi* permiten identificar y a su vez discriminar esta especie dentro de una eventual muestra de ictioplancton proveniente de la zona, ya que proporcionan una referencia visual de la forma y las estructuras observadas a lo largo de la ontogenia, que no es posible expresar solamente a través de medidas, descripción escritas o fotografías. Los resultados obtenidos a través estas últimas, aunque valiosos en el reconocimiento de la forma general del cuerpo, son poco satisfactorios al momento de representar con precisión este organismo tridimensional, en un plano de dos dimensiones, ya que poseen serias dificultades para enfocarse en ciertas partes del cuerpo, como aquellas que son transparentes, de manera que todas parecen resaltar en igual medida. Por el contrario las ilustraciones ponen especial énfasis en los aspectos menos visibles pero de suma importancia para la identificación de la larva real (Sumida *et al.* 1984).

Junto a la identificación con el método serial, sería ideal utilizar métodos bioquímicos para ayudar a establecer la serie de identificación. Desafortunadamente, no es común usar estos métodos para identificar especímenes provenientes de estudios de campo como base de rutina, pero la contribución de tales técnicas a los métodos de identificación son excelentes (Leis & Carson-Ewart 2000). Es necesario mencionar que en el caso particular de estos ejemplares, así como aquellos preservados en muchas otras colecciones ictiológicas, generalmente se encuentran fijados en una solución de formol, lo que los hace inutilizables para estudios moleculares, ya que el formol degrada el ADN mitocondrial. Además, para emplear estos métodos se necesitan contar con especímenes de referencia cuyas identidades ya hayan sido establecidas, lo cual no se ha hecho con la especie en

cuestión. Debido a que los códigos genéticos serían inútiles sin una correcta y precisa identificación específica de los ejemplares de referencia, a cargo de taxónomos e ictiólogos expertos, el éxito de este tipo de esfuerzos servirá como una demostración del inmenso valor que las colecciones de referencia, museos y taxónomos tienen tanto para la ciencia como para la sociedad.

CONCLUSIONES

- La serie de larvas estudiadas corresponde íntegramente a la especie de lenguado austral *Thysanopsetta naresi*, pues poseen características en común que a la vez son particulares para esta especie y que las distinguen de otros Pleuronectiformes de la zona.
- Se confirma la presencia de la especie de lenguado austral *T. naresi* en las aguas chilenas, desde los 43°01' S hasta los 50°15' S donde desarrolla sus primeras fases de vida.
- Los caracteres larvales más importantes para separar *Thysanopsetta naresi* del resto de las especies de lenguados, son el patrón pigmentario que consta de 3 líneas horizontales de pigmento interno en el tronco, rango de 38-39 vértebras o miómeros, el número de radios dorsales sin cresta de radios anteriores elongados y el patrón hipural particular dentro de la familia Paralichthyidae.
- La secuencia de eventos morfológicos de los individuos descritos, es similar a la del lenguado de ojos grandes (*H. macrops*), especie de la misma familia que puede encontrarse en la misma zona.
- Las larvas del lenguado austral presentan grandes diferencias con las larvas de los lenguados *Paralichthys microps* y *P. adpersus*. Ambas especies tienen espinas esfenóticas, y radios dorsales anterior notablemente alargados que están ausentes en

larvas de *T. naresi*, además esta última presenta mayores rangos de tamaños en todas las fases del desarrollo.

- En el lenguado austral *T. naresi*, la transformación desde una larva con simetría bilateral a un juvenil asimétrico, es un proceso extendido que culmina a un tamaño superior en comparación a las demás las especies.
- El lento proceso de metamorfosis en *T. naresi* le permite adaptarse paulatinamente al cambio de hábitat, así como a los consecuentes cambios morfológicos y fisiológicos asociados a la migración del ojo y la adaptación de los órganos sensoriales.
- La secuencia de eventos morfológicos, pigmentarios y merísticos descritas para el lenguado austral, desde los estados más tempranos de desarrollo a la metamorfosis puede ser usado para facilitar la investigación de campo.
- Las ilustraciones hechas de ontogenia del lenguado austral *T. naresi* facilitan su identificación, ya que hacen hincapié en los caracteres morfológicos distintivos, pero sutiles y permiten la comparación de las características en las diferentes etapas de desarrollo y entre especies morfológicamente similares. Estas cualidades hacen de las ilustraciones el mejor soporte o ayuda y el más frecuentemente utilizado para la identificación taxonómica de larvas de peces.

LITERATURA CITADA

- Ahlstrom E, K Amaoka, D Hensley, H Mosser & B Sumida. 1984.** Pleuronectiformes: Development. En: Moser HG, W Richards, D Cohen, M Fahay, A Kendall & S Richardson (eds). Ontogeny and Systematics of Fishes. Special publication Number 1, pp. 640-670. American Society of Ichthyologist and Herpetologist, Kansas.
- Arancibia H. 1991.** Análisis ecológico-pesquero del recurso langostino colorado (*Pleuroncodes monodon*) y su interacción con la merluza común (*Merluccius gayi*) y lenguado de ojos grandes (*Hippoglossina macrops*). *Biología Pesquera* 20:37-48.
- Bailey KM, H Nakata & HW Van der Veer. 2005.** The planktonic stages of flatfishes: physical and biological interactions in transport processes. En: Gibson RN (eds). *Flatfishes: Biology and Exploitation*, pp. 94–119. Blackwell, Oxford.
- Balbontín F. 2008.** Ichthyoplankton in the austral Chilean channels and fjords. En: Silva N & S Palma (eds), *Progress in the oceanographic knowledge of Chilean interior waters, from Puerto Montt to cape Horn*, pp. 115-120. Comité Oceanográfico Nacional – Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso.
- Balbontín F & R Bernal. 1997.** Distribución y abundancia del ictioplancton en la zona austral de Chile. *Ciencia y Tecnología del Mar* 20: 155-163.

- Balbontín F & R Bernal. 2005.** Cambios estacionales en la composición y abundancia del ictioplancton de los canales australes entre el golfo corcovado y golfo elefantes, Chile. *Ciencia y Tecnología del Mar* 28(1): 99-111.
- Bernal R & F Balbontín. 2003.** Distribución y abundancia de las larvas de peces desde el estrecho de Magallanes al cabo de Hornos. *Ciencia y Tecnología del Mar* 26(1): 85-92.
- Bustos CA, MF Landaeta & F Balbontín. 2008.** Efectos ambientales sobre la variabilidad espacial del ictioplancton de Chile austral durante noviembre de 2005. *Revista Chilena de Historia Natural* 81: 205-219.
- Bustos CA, MF Landaeta & F Balbontin. 2011.** Ichthyoplankton spatial distribution and its relation with water column stratification in fjords of southern Chile (46°48'S-50°09'S) in austral spring 1996 and 2008. *Continental Shelf Research* 31: 293–303.
- Cáceres M, A Valle-Levinson & L Atkinson. 2003.** Observations of cross-channel structure of flow in an energetic tidal channel. *Journal of Geophysical Research* 108: 1-10.
- Chambers RC & WC Leggett. 1996.** Maternal influences on variation in egg sizes in temperate marine fishes. *American Zoologist* 36: 180–196.

- Córdova G & F Balbontín. 2006.** Distribución espacial de la abundancia y de la talla de ocho tipos de larvas de peces entre la boca del Guafo y bahía Anna Pink, zona austral de Chile. *Ciencia y Tecnología del Mar* 29 (1): 153-161.
- De Buen F. 1961.** Peces chilenos. Familias Alepocephalidae, Muraenidae, Sciaenidae, Scorpaenidae, Liparidae y Bothidae. *Montemar* 11: 1-52.
- Evseenko S. 1996.** Early development stages of flounders of the Southern Ocean (Family Achiropsettidae). *Journal of ichthyology* 36 (4): 345-349. Translated from *Voprosy Okhtiologii* 36 (3): 411- 415.
- Evseenko S. 1998.** Ontogeny and relationships of the flatfishes of the souther ocean (Achiropsettidae, Pleuronectoidei). *Voprosy Okhtiologii* 36 (6): 725-752.
- Fabré NM & JM Díaz de Astarloa. 1996.** Pleuronectiformes de importancia comercial del Atlántico sudoccidental, entre los 34° y 55° S. Distribución y consideraciones sobre su pesca. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 10: 45-55.
- Fahay MP. 1983.** Guide to the early stages of marine fishes occurring in the Western North Atlantic Ocean, Cape Hatteras to the Southern Scotian Shelf. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 4: 1-423.
- Fernández-Díaz C, M Yuferá, JP Canavate, F Moyano, F Alarcon & M Díaz. 2001.** Growth and physiological changes during metamorphosis of Senegal sole reared in the laboratory. *Journal of Fish Biology* 58: 1086–1097.

- Flores H & E de la Hoz. 2010.** Osteología de *Hippoglossina macrops* (Pleuronectiformes, Paralichthyidae). Revista de Biología Marina y Oceanografía 45: 547-563,
- Froese R. 1990.** Growth strategies of fish larvae. Institut fur Meereskunde, Kiel, 20 pp.
- Fuiman LA. 1983.** Growth gradients in fish larvae. Journal of ichthyology 23: 117-123.
- Fuiman LA. 1997.** What can flatfish ontogenies tell us about pelagic and benthic lifestyles? Journal of Sea Research 37: 257-267.
- Geffen AJ, HW van der Veer & RD Nash. 2007.** The cost of metamorphosis in flatfishes. Journal of Sea Research 58: 35-45.
- Gibson RN. 1997.** Behaviour and the distribution of flatfishes. Journal of Sea Research 37: 241-256.
- Ginsburg I. 1936.** Description of a new flatfish, with notes on related species. Journal of the Washington Academy of Sciences 26 (3): 128-133.
- Ginsburg I. 1952.** Flounders of the genus *Paralichthys* and related genera in American waters. Fishery Bulletin 52(71): 1-51.
- Gisbert E, G Merino, JB Muguet, D Bush, RH Piedrahita & DE Conklin. 2002.** Morphological development and allometric growth patterns in hatchery-reared California halibut larvae. Journal of Fish Biology 61: 1217–1229.

- Gould SJ. 1966.** Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews* 41: 587-640.
- Gross MR, RM Coleman & RM McDowall. 1988.** Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration. *Science* 239: 291–1293.
- Guzmán D & N Silva. 2002.** Caracterización física y química y masas de agua en los canales australes de Chile entre boca del Guafo y golfo Elefantes (Crucero CIMAR 4 Fiordos). *Ciencia y Tecnología del Mar* 25(2): 45-76.
- Gwak WS. T Tsusaki & M Tanaka. 2003.** Nutritional condition, as evaluated by RNA/DNA ratios, of hatchery-reared Japanese flounder from hatch to release. *Aquaculture* 219: 503–51.
- Hensley D & E Ahlstrom. 1984.** Pleuronectiforme: Relationships. En: Moser HG, W Richards, D Cohen, M Fahay, A Kendall & S Richardson (eds). *Ontogeny and systematics of fishes. Special publication Number 1*, pp 670-687. American Society of Ichthyologist and Herpetologist, Kansas.
- Hensley D. 1997.** An overview of the systematics and biogeography of the flatfishes. *Journal of Sea Research* 37: 187-194.
- Hollister G. 1934.** Clearing and dyeing fish for bony study. *Zoological (N.Y.)* 12 (10): 89-101.

- Kendall A, E Ahlstrom & HG Moser. 1984.** Early life history stages of fishes and their characters. En: Moser HG, W Richards, D Cohen, M Fahay, A Kendall & S Richardson (eds). Ontogeny and systematics of fishes. Special publication Number 1, pp. 640-670. American Society of Ichthyologist and Herpetologist, Kansas.
- Klingenberg C & R Froese. 1991.** A multivariate comparison of allometric growth patterns. Systematic Zoology 40(4): 410-119.
- Landaeta M, G Herrera, M Pedraza, C Bustos & L Castro. 2006.** Reproductive tactics and larval development of bigeye flounder, *Hippoglossina macrops* off central Chile. Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom 86: 1253-1264.
- Leis JM & BM Carson-Ewart. 2000.** The larvae of Indo-Pacific coastal fishes: an identification guide to marine fishes larva 857 pp. Fauna Malesiana Handbooks Leiden, Boston.
- Menni RC, ML Garcia & MB Cousseau. 1984.** Pleuronectiformes de la Argentina, II. *Thysanopsetta naresi* (Bothidae, Paralichtinae). Historia Natural 4 (2): 13-18
- Miller JM & BY Sumida. 1974.** Development of eggs and larvae of *Caranx mate* (Carangidae). Fishery Bulletin 72:497-514.

- Moser HG & B Sumida. 1996.** Paralichthyidae. En: Moser HG (ed). The early stages of fishes in the California Current Region, pp. 1325-1356. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations, Atlas Number 33, Kansas.
- Moser HG, W Richards, D Cohen, M Fahay, A Kendall & S Richardson. 1984.** Ontogeny and systematics of fishes. Special Publication Number 1, 760 pp. American Society of Ichthyologist and Herpetologist, Kansas.
- Moser HG. 1996.** Pleuronectiformes. En: Moser HG (ed). The early stages of fishes in the California Current Region, pp. 1323-1324. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigation, Atlas Number 33, Kansas.
- Muñoz H, G Herrera & H Fuentes. 1988.** Desarrollo larval del lenguado de ojos chicos *Paralichthys microps*. Revista de Biología Marina 24 (1): 35- 53.
- Nakamura I, T Inada, M Takeda & H Hatanaka. 1986.** Important fishes trawled off Patagonia, 369 pp. Japan Marine Fishery Resource Research Center, Tokyo.
- Neira F, A Miskiewicz & T Trnski . 1998.** Larvae of temperate Australian Fishes. Laboratory guide of larval fish identification. 474 pp. University of Western Australia Press. Nedlands.
- Norman JR. 1937.** Coast fishes part II. The Patagonian region. Discovery Reports 16: 1-150.

- Olivar MP & JM Fortuño. 1991.** Guide to Ichthyoplankton of the southeast Atlantic (Benguela Current Region). *Scientia Marina* 55 (1): 1-383.
- Osse JW & JG Van den Boogaart. 1997.** Size of flatfish larvae at transformation, functional demands and historical constraints. *Journal of Sea Research* 37: 229-239.
- Osse JW. 1990.** Form changes in fish larvae in relation to changing demands of function. *Netherlands Journal of Zoology* 40: 362-385.
- Pequeño G. 1989.** Peces de Chile. Lista sistemática revisada y comentada. *Revista de Biología Marina* 24: 1-132.
- Pequeño G. 1997.** Peces de Chile. Lista sistemática revisada y comentada: *Addendum*. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 32: 77-94.
- Pequeño G & E D'Ottone. 1987.** Diferenciación taxonómica de los lenguados comunes de Valdivia Chile (Osteichthyes, Bothidae). *Revista de Biología Marina* 23 (1): 107-137.
- Pequeño G & F Olivera. 2005.** Capítulo XV. Peces litorales de Chile objeto de la pesca: primer análisis de conjunto; ¿Hay en la pesquería litoral una amenaza a la diversidad ictiofaunística, que ha sido humanamente imperceptible e incalculable? En: Figueroa E (ed). *Biodiversidad marina: valoración, usos y perspectivas ¿hacia donde va Chile?*, pp. 507- 536. Editorial Universitaria SA, Santiago.

- Pequeño G, J Lamilla, D Lloris & J. Rucabado. 1995.** Comparación entre las ictiofaunas intermareales de los extremos austral y boreal de los canales patagónicos. *Revista de Biología Marina* 30: 155-177.
- Russell FS. 1976.** The eggs and planktonic stages of British marine fishes. Londres - Nueva York – San Francisco: Academic Press, 524 p.
- SERNAPESCA. 2002.** Anuario estadístico de pesca. Nómina de especies, 2002. [en línea]. <www.sernapesca.cl/index.php?option=com_remository&Itemid=54&func=fileinfo&id=921>
- SERNAPESCA. 2010.** [Medidas de Administración Pesquera/](#) Pesquerías. Servicio Nacional de Pesca, Valparaíso. [en línea]. <www.sernapesca.cl>
- Sielfeld W & M Vargas. 1999.** Review of marine fish zoogeography of Chilean Patagonia (42°-57°S). *Scientia Marina* 63 (1): 451-463.
- Sielfeld W, M Vargas & I Kong. 2003.** Primer registro de *Etropus ectenes* Jordan, 1889, *Bothus constellatus* Jordan & Goss, 1889, *Achirus klunzingeri* (Steindachner, 1880) y *Symphurus elongatus* (Günther, 1868) (Pisces, Pleuronectiformes) en Chile, con comentarios sobre la distribución de los lenguados chilenos. *Investigaciones Marinas* 31(1): 1-28.
- Sievers H & N Silva. 2006.** Masas de agua circulación en los canales y fiordos australes. En: Avances en el conocimiento oceanográfico de las aguas interiores chilenas,

Puerto Montt a cabo de Hornos. N. Silva & S. Palma (eds.). pp. 53-58. Comité Oceanográfico Nacional - Pontificia Universidad Católica de Valparaíso. Valparaíso.

Silva N & C Calvete. 2002. Características oceanográficas físicas y químicas de canales australes chilenos entre el golfo Penas y el estrecho de Magallanes (Crucero CIMAR-Fiordo 2). *Ciencia y Tecnología del Mar* 25(1): 23-88.

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

Silva N, C Calvete & H Sievers. 1998. Masa de agua y circulación general para algunos canales australes entre Puerto Montt y laguna San Rafael, Chile (crucero CIMAR 1 Fiordos). *Ciencia y Tecnología del Mar* 21: 17-48.

Sumida B, B Washington & W Laroche. 1984. Illustrating Fish Eggs and Larvae. En: Moser HG, W Richards, D Cohen, M Fahay, A Kendall & S Richardson (eds). *Ontogeny and Systematics of Fishes. Special publication Number 1*, pp.33-35. American Society of Ichthyologist and Herpetologist, Kansas.

Sumida B, E Ahlstrom & HG Moser. 1979. Early development of seven flatfishes of the north Pacific with heavily pigmented larvae (Pisces, Pleuronectiformes). *Fishery Bulletin* 77 (1): 105-145.

- Tanaka M, S Kawai, T Seikai & JS Burke. 1996.** Development of the digestive organ system in Japanese flounder in relation to metamorphosis and settlement. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 28: 19–31.
- Valdenegro A & N Silva. 2003.** Caracterización física y química de la zona de canales y fiordos australes de Chile entre el estrecho de Magallanes y cabo de Hornos (CIMAR 3 Fiordos). *Ciencia y Tecnología del Mar* 26(2): 19-60.
- van Snik GM, JG van den Boogaart & JW Osse. 1997.** Larval growth patterns in *Cyprinus carpio* and *Clarias gariepinus* with attention to finfold. *Journal of Fish Biology* 50: 1339–1352.
- Zúñiga HN & ES Acuña. 1992.** Larval development of two sympatric flounders, *Paralichthys adspersus* (Steindachner, 1867) and *Paralichthys microps* (Gunther, 1881) from the Bay of Coquimbo, Chile. *Fishery Bulletin* 90: 607-620.