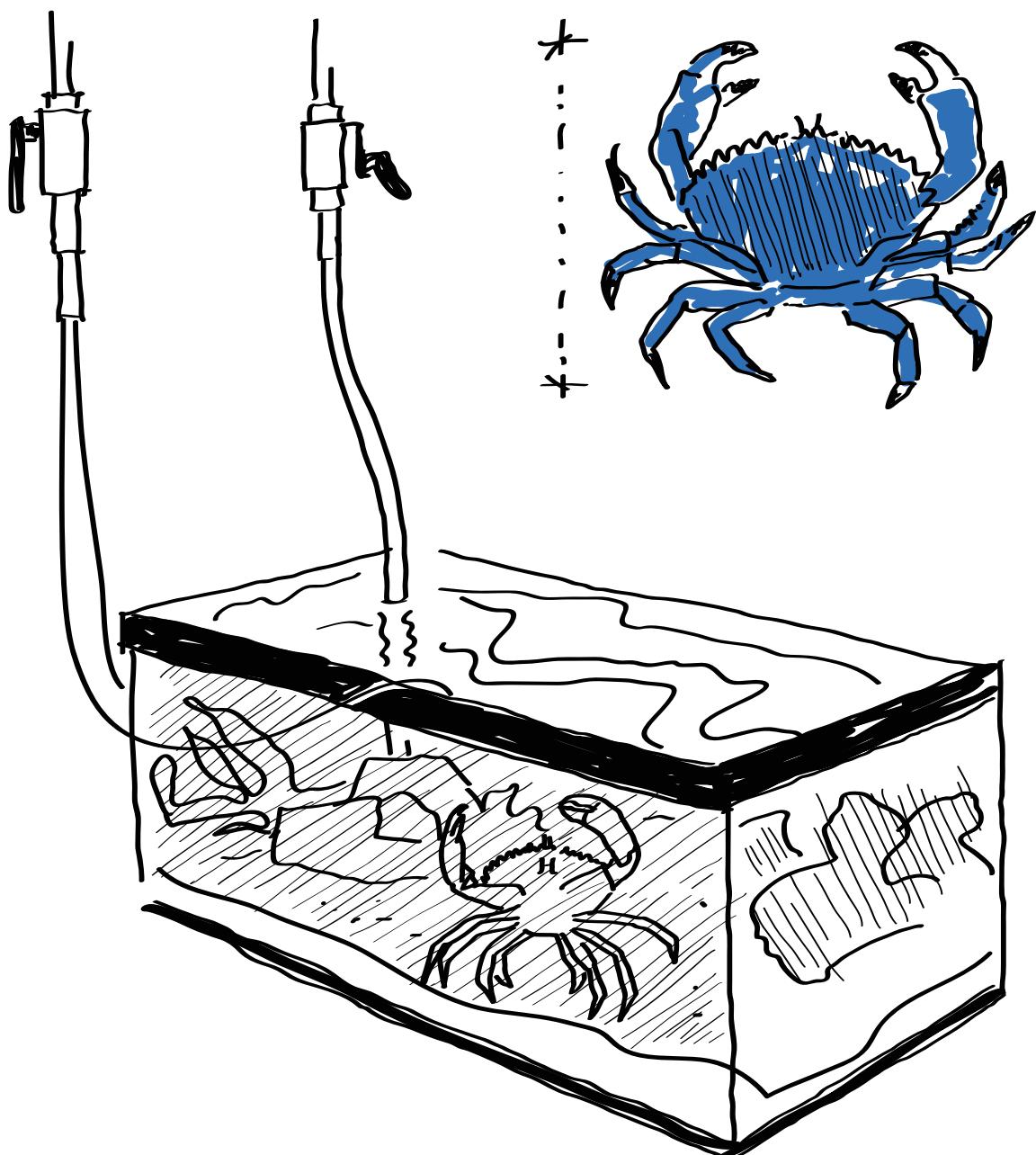


X.8 / La incubación en el mar: Estudios de reproducción en invertebrados marinos



10.8. La incubación en el mar: Estudios de reproducción en invertebrados marinos

MIRIAM FERNÁNDEZ

CIM y Chile me ofrecieron la oportunidad de desarrollar una línea de trabajo que tuvo su primera semilla durante mi doctorado en la University of Washington, en Seattle, Estados Unidos, y germinó durante mi postdoctorado en el Alfred-Wegener-Institut (AWI), en Bremerhaven, Alemania. Mientras realizaba mi tesis doctoral trabajando en reclutamiento de jaibas (décápodos) y hábitats artificiales como método de restauración bajo la dirección de David Armstrong, conocí a los profesores Megumi y Richard Strathmann, dos fuentes de motivación inagotables. Mis estadías en los laboratorios marinos de Friday Harbor eran para realizar experimentos sobre la natación y asentamiento de larvas megalopa del cangrejo Dungeness en condiciones de flujos turbulentos. Pero pasaba horas conversando con Megumi y Richard, y sus estudiantes, sobre las mediciones y los experimentos que ellos realizaban para entender limitaciones en la difusión de oxígeno a las masas de embriones gelatinosos de invertebrados. Fabricaban masas artificiales, manipulaban el número de embriones en las masas, y Richard me decía: hay que estudiar las jaibas, son una excepción a la regla en el mar. Se refería a la asociación entre pequeño tamaño corporal e incubación (mantención de los huevos fertilizados por parte de la madre) que él había descrito para invertebrados marinos.

Las jaibas siempre incuban sus embriones durante una parte del desarrollo embrionario, independiente del tamaño corporal de la especie, pequeñas o muy grandes; luego sigue otra fase de desarrollo larval de vida libre en el mar. En contados casos el cuidado parental se extiende también a las fases larvales y juveniles (e.g., jaibas que proveen cuidados a su progenie dentro de la axila de las hojas de bromeliáceas). El patrón observado en jaibas muestra un claro contraste con otros grupos de invertebrados, donde solamente incuban

las especies de pequeño tamaño. Richard propuso que esa asociación entre pequeño tamaño e incubación podría explicarse por las limitaciones para proveer oxígeno a grandes masas de embriones como las que podrían producir hembras de gran tamaño corporal. Era entonces importante estudiar el comportamiento de las jaibas y medir oxígeno en las masas de embriones. Incluso me ofreció unos acuarios para hacer experimentos, pero mi tesis apremiaba, y esa semilla quedó latente.

Cuando llegué a Chile a realizar mi primer postdoctorado con el profesor Juan Carlos Castilla, seguí trabajando con juveniles de jaibas. Me familiaricé con las especies chilenas, pero sobre todo me maravillé con el laboratorio natural que ofrecía Chile para trabajar con jaibas. Había decenas de especies de una gran variedad de tamaños corporales que eran relevantes para entender si el tamaño podría limitar la capacidad de proveer oxígeno a sus embriones. Es más, el país ofrecía un extendido gradiente latitudinal, que implicaba un amplio contraste de temperaturas de agua de mar en los hábitats de hembras adultas, y la oportunidad de estudiar cómo la temperatura influye sobre el metabolismo, y podría consecuentemente afectar las limitaciones para proveer oxígeno. Un modelo de estudio muy lindo. Pero yo nunca había trabajado midiendo oxígeno, no tenía la experiencia con los protocolos y equipamiento para este tipo de trabajo. Postulé entonces a un postdoctorado a la Fundación Humboldt, para trabajar en el laboratorio del profesor Hans-Otto Pörtner del AWI, uno de los ecofisiólogos marinos más reconocidos en el mundo. El profesor Wolf Arntz, un enamorado de Chile y de Latinoamérica, fue mi copatrocinante.

No podría haber elegido mejor lugar para mi entrenamiento en el área de la ecofisiología que el AWI. Aunque nunca



EN CONDICIONES DE LABORATORIO ES POSIBLE MONITOREAR LA CONDUCTA DE LAS JAIBAS

dentro de un acuario con un refugio, y al mismo tiempo monitorear la condición de oxígeno con la fibra óptica inserta en la masa de embriones (fibra color naranja que se ve la imagen), que puede ser muy variable como se observa en la pantalla, según la hembra esté pasiva o muestre comportamientos que permitan el flujo de agua y oxígeno.

me consideré ecofisióloga (mi corazón siempre estuvo en la ecología y el manejo), esta inmersión me permitió fortalecer mi conocimiento teórico y práctico en los ámbitos que me permitieron realizar estudios sobre cuidado parental e incubación de embriones en invertebrados.

Los comienzos no fueron fáciles, el primer desafío fue cómo medir oxígeno en las masas de embriones de las jaibas, cuando todos los sensores eran de vidrio. Las hembras los rompían en milisegundos. La Fundación Humboldt me financió la adquisición de unos sensores que se estaban recién desarrollando en una empresa de Bremen: unas pequeñas fibras ópticas que las jaibas también lograban romper, pero con más esfuerzo y se podían reconstituir fácilmente. Así, con estos nuevos sensores empecé a medir oxígeno y analizar el comportamiento de las jaibas hembras en su período de incubación. Los primeros estudios fueron en Alemania y por eso digo que la semilla germinó allá (Fernández et al., 2000), pero floreció en ECIM. Llegué a Las Cruces en el año 1999 cargada de equipos que pude adquirir gracias a la Fundación Humboldt, y que me permitieron desarrollar una nueva línea de trabajo en Chile. Aunque mi principal rol en ese momento era desarrollar estudios de biodiversidad a escalas continentales.

les y coordinar un proyecto colaborativo (FONDAP Oceanografía y Biología Marina) dirigido por el profesor Sergio Navarrete, también inicié paralelamente los primeros estudios de incubación en jaibas.

En ECIM se habilitaron laboratorios donde era posible mantener jaibas bajo condiciones controladas de temperatura del agua de mar circulante, se instalaron cámaras para monitoreo de conducta, y teníamos las maravillosas fibras ópticas, muy pequeñas y resistentes, que permitían monitorear el oxígeno dentro de las masas de embriones mientras las jaibas se movían libremente en los acuarios. Más de 20 estudiantes y ayudantes de investigación se incorporaron al laboratorio y aprendieron estas técnicas a través de diferentes proyectos que por más de 20 años financiaron esta línea de trabajo: Fondecyt, FONDAP y las fundaciones alemanas Humboldt y Volkswagen, que apoyaron la colaboración con científicos del AWI.

Los primeros estudios que realizamos eran simples: entender el comportamiento de las jaibas, cómo variaba a medida que los embriones se desarrollaban y demandaban más oxígeno, y asociarlo a los patrones de provisión de oxígeno bajo distintas condiciones ambientales. Antonio Baeza, quien llegó altamente recomenda-

do por el recientemente arribado a Chile Dr. Martin Thiel, de la Universidad Católica del Norte, fue el primer ayudante de investigación en esta línea de trabajo. Juntos publicamos el primer artículo sobre incubación de embriones en una especie de jaiba chilena (Baeza y Fernández, 2002). Allí describimos el patrón de comportamiento que exhibían las jaibas incubantes, a diferencia de jaibas sin embriones (o controles), y medimos la disponibilidad de oxígeno en el centro de la masa de embriones, demostrando que las hembras activamente oxigenaban las masas de embriones, i.e., existía cuidado parental. También entendimos el rol de distintos tipos de comportamientos de las hembras, cuáles de ellos se realizaban cuando bajaba la disponibilidad de oxígeno dentro de la masa de embriones (e.g., uso de las quelas; sugiriendo que percibían la condición de oxígeno), y cuáles permitían el ingreso de oxígeno a la masa ovígera (e.g., batido abdominal; Baeza y Fernández, 2002).

Posteriormente se incorporó Miguel Pardo, con quien indagamos en los factores que gatillaban distintos comportamientos de las hembras. ¿Podían las hembras detectar simplemente la baja en la condición de oxígeno en la masa de embriones? O los mecanismos eran más complejos y detectaban otras señales, que darían cuenta de alguna “comunicación” con los embriones. Estudiando dos especies de jaibas de gran tamaño corporal en las que se observan marcados cambios en la demanda de oxígeno de los embriones durante el desarrollo, pudimos observar

que la condición de oxígeno dentro de la masa de embriones gatillaba cambios conductuales en las hembras ovígeras. Pero, además, identificamos por primera vez que existía algún tipo de comunicación entre la madre y los embriones porque lográbamos cambiar la conducta de hembras portando embriones tempranos, mientras existía alta disponibilidad de oxígeno y no era necesario ventilar (Fernández et al., 2002). Hasta el día de hoy, la identificación de estas vías de comunicación entre los embriones y las hembras ovígeras es materia de investigación.

En paralelo estudiamos el efecto de la disponibilidad de oxígeno en el desarrollo embrionario, que se hacía evidente al observar que el desarrollo de los embriones estaba más retrasado en el centro de las masas de embriones que en la periferia. Analizamos los ritmos diarios de actividad en la incubación, y las consecuencias que la demanda de provisión de oxígeno por parte de los embriones ejercía sobre las hembras incubantes. Las hembras prácticamente no se alimentaban mientras incubaban, lo que podría afectar no solo la asignación energética a futuros eventos reproductivos, sino también su propia sobrevivencia (Ruiz-Tagle y Fernández, 2002; Fernández et al., 2003). En estos estudios participaron estudiantes de Chile y de Alemania, también postdoctorantes. No puedo nombrarlos a todos aquí, pero se agradece su trabajo y compromiso en la sección “Nuestro legado”; varios de ellos y ellas son actualmente académicos y académicas en universidades de Chile, de Europa y de Estados Unidos. Visitaban también ECIM, como colaboradores, Wolf Arntz y Hans-Otto Pörtner, del AWI; Juan Cancino, de la Universidad Católica de la Santísima Concepción; Frederique Viard, de la Station Biologique de Roscoff de Francia; generándose una masa crítica de nivel internacional que permitió el desarrollo de tesis de doctorado en la UC sobre temas de ecofisiología de la reproducción de distintos grupos de invertebrados. En esos años también organizamos un curso internacional centrado en historias de vida y ecología larval de invertebrados en ECIM, dictado por Megumi Strathmann, Richard Strathmann y Carlos Gallardo, con exposición de casos locales relacionados con nuestros estudios de incubación en el mar, y los

LAS HEMBRAS PORTADORAS DE EMBRIONES exhiben diferentes comportamientos. Algunos se han asociado a bajas en la condición de oxígeno y permitirían censar el ambiente que experimentan los embriones, como el uso de las quelas. Otros claramente aumentan el flujo de oxígeno dentro de la masa de embriones, como el batido del abdomen, cuando este es extendido hacia atrás y adelante repetidamente.



trabajos de ecología larval del Dr. Patricio Manríquez. El curso atrajo estudiantes de la región y permitió generar colaboraciones con científicos de otros países (e.g., Cumplido et al., 2011; Narvarte et al., 2013).

Para entonces, una pregunta muy básica que nos hacíamos en el laboratorio era si había un costo, medible en las hembras, asociado a la incubación. También nos preguntábamos cómo la temperatura, que afecta la tasa metabólica, podría influenciar no solo los patrones de comportamiento de las hembras ovígeras o la disponibilidad de oxígeno para el desarrollo embrionario, sino también el costo de la incubación y futuros eventos reproductivos (fecundidad). La llegada de Antonio Brante coincidió con el comienzo del proyecto de la Fundación Volkswagen, que justamente se enfocaba en patrones latitudinales (y consecuentemente de temperatura).

Comenzamos a estudiar la jaiba peluda, *Cancer setosus* (actualmente *Romaleon setosus*), a través de un experimento muy demandante y muestreos a gran escala geográfica al que se sumaron estudiantes y colaboradores del AWI. Estos estudios mostraron que el costo metabólico de las hembras incubantes portando embriones tardíos era sustancial, el doble que las hembras sin embriones. Indagamos en otros costos de la ventilación de embriones, como la pérdida y mortalidad de los mismos. ¡Había costos! Además demostramos que la frecuencia de distintos comportamientos asociados a la provisión

de oxígeno aumentaba con la temperatura, como así también el costo metabólico de proveer oxígeno a la masa de embriones. Interesantemente, la inversión en embriones disminuía con la latitud, lo que sugería un posible compromiso entre la asignación de energía a huevos y el costo de ventilar los embriones (Brante et al., 2003). Esto claramente abría puertas a temas relevantes para el manejo: la recuperación de poblaciones explotadas a diferentes latitudes o la interacción entre los patrones de incubación y el ambiente (e.g., temperatura).

Nuestros estudios se habían concentrando en varias especies modelo de jaiba de gran tamaño corporal. Pero siguiendo la asociación entre pequeño tamaño corporal e incubación propuesta por Strathmann, hipotetizamos que en los decápodos, que son una excepción a la regla, las limitaciones a la provisión de oxígeno y los costos asociados deberían de todas formas disminuir en especies de menor tamaño corporal. Estudiamos dos especies pequeñas, *Pisoides edwardsi* y *Acanthocyclus gayi*, y encontramos que aunque las hembras ovígeras de estas especies mostraban los mismos comportamientos que las especies de gran tamaño corporal, la frecuencia de los comportamientos era menor sin que esto alterara la condición de oxígeno. Los embriones estaban generalmente expuestos a condiciones normales de oxígeno (normoxia). Al disminuir la frecuencia de comportamientos asociados a la provisión

LA HEMBRA DE LA JAIBA PELUDA (*ROMALEON SETOSUS*) pueden alcanzar 150 mm de ancho de caparazón y portar masas de embriones de aproximadamente 80 mm de diámetro. A la izquierda se observa una hembra portando embriones tempranos, que tienen una coloración naranja, brillante en contraste con los embriones en estadios de desarrollo más avanzado que son color café (imagen a la derecha). Como los embriones tempranos demandan menos oxígeno que los tardíos, el comportamiento de las hembras portadoras de los mismos es más pausado.



HEMBRA DE UNA ESPECIE DE JAIBA de pequeño tamaño corporal (mayoritariamente inferiores a 30 mm) portando masas de embriones tempranos. Estas masas son relativamente pequeñas (inferiores a 20 mm), en comparación con las de la jaiba mora o jaiba peluda.



de oxígeno en especies de pequeño tamaño, disminuía también el costo metabólico de las hembras ovígeras (Fernández et al., 2006a). Claramente, la provisión de oxígeno a las agregaciones de embriones es una limitación para la provisión de cuidado parental en el mar, la que aumenta a grandes tamaños corporales. Nuestros estudios con un grupo que es claramente una excepción a la regla propuesta por Richard Strathmann, las jaibas, muestran que la limitación para proveer oxígeno escala con el tamaño corporal, fortaleciendo la hipótesis de que cuidado parental en el mar estaría asociado a la capacidad de provisión de oxígeno. El porqué los decápodos de gran tamaño todavía incuban sus embriones en vez de liberarlos al mar como lo hacen otros invertebrados es una pregunta que probablemente tiene respuesta en restricciones evolutivas del grupo.

Estando en Chile y en ECIM, era inevitable pensar en otros grupos de invertebrados: ¿qué restricciones existirían en especies que encapsulan sus embriones, como los locos y otras especies de gasterópodos? Prontamente nos preguntamos cómo la barrera que imponen las cápsulas, que proveen beneficios para la sobrevivencia de los embriones a la depredación temprana, podrían limitar la provisión de oxígeno y el desarrollo embrionario. El primer estudio lo realizamos con Marco Lardies,

usando como modelo *Acanthina monodon*. Usando las fibras ópticas, hicimos un experimento exponiendo las cápsulas a condiciones de hipoxia, normoxia e hiperoxia, y encontramos que el número de embriones que se desarrollaban exitosamente aumentaba con el incremento en la disponibilidad de oxígeno intracapsular, sugiriendo que, independientemente de la asignación de embriones por cápsula por parte de las hembras, el tamaño de la camada estaría determinado por la competencia por oxígeno entre los embriones (Lardies y Fernández, 2002). Posteriormente indagamos en la interacción entre las condiciones de oxígeno y temperatura, y encontramos que la temperatura tenía también efectos en el tamaño de los embriones y el nivel de asincronía durante el desarrollo intracapsular (Fernández et al., 2006b).

Por supuesto, en ECIM no podía faltar el loco, *Concholepas concholepas*. A partir de los resultados obtenidos en los estudios con cápsulas de *A. monodon*, iniciamos comparaciones de asignación de embriones por unidad de superficie de cápsula (a través de la cual ocurre el intercambio de oxígeno con el medio) bajo diferentes condiciones ambientales. Encontramos que el empaquetamiento de embriones en las cápsulas de locos (número de embriones por unidad de superficie de cápsula) estaba correlacionado con la temperatu-

ra del mar previo a la depositación de las cápsulas. Realizamos experimentos exponiendo a hembras de diferentes orígenes geográficos (norte o sur) a diferentes temperaturas, no encontrando efectos en el éxito del desarrollo intracapsular de los embriones que dichas hembras depositaron en el laboratorio. A diferencia de *A. monodon*, donde el número de embriones que eclosiona de las cápsulas no depende de los que deposita la hembra sino de las condiciones ambientales en las que se desarrollan, en el caso del loco las hembras parecen empaquetar los embriones de acuerdo a la temperatura que experimentan previo a depositar las cápsulas. Las hembras provenientes de la zona norte depositaron menos embriones por unidad de superficie de cápsula que las del sur. Este patrón podría sugerir que las hembras empaquetan los embriones que podrían desarrollar con menores restricciones de oxígeno dentro de las cápsulas para las condiciones ambientales prevalentes. Nuevamente, la restricción para empaquetar embriones en el mar podría influenciar la producción de larvas a diferentes latitudes (temperaturas), lo que sugiere la necesidad de estudiar la importancia de estos patrones de historia de vida en el manejo pesquero.

El estudio del desarrollo intracapsular también incluyó otras especies, como *Crepidula fornicata* y *Crepidula coquimbensis*, que se diferencian por mostrar desarrollo indirecto (eclosiona una larva de vida libre) y directo (eclosiona un juvenil), respectivamente. Antonio Brante realizó su tesis doctoral en la UC bajo mi tutoría estudiando el desarrollo intracapsular de ambas especies, y encontró diferencias importantes en la condición de oxígeno entre ellas, lo que podría explicarse por diferencias en el grosor de la pared capsular, tasa metabólica de los embriones y cantidad de embriones en las cápsulas. Se realizaron diversos experimentos que permitieron sugerir que la eclosión en estadios intermedios de desarrollo en el caso de *C. fornicata* podría ser una respuesta a la restricción para proveer oxígeno para el desarrollo intracapsular completo. Una hipótesis similar se propuso para el desarrollo indirecto en jaibas. Experimentos con *C. coquimbensis*, a través de agregaciones artificiales de embriones,

profundizaron en la interacción entre embriones durante el desarrollo intracapsular que incipientemente se exploraron en los trabajos previos con *A. monodon* al manipular la condición de oxígeno ambiental. Demostramos canibalismo intracapsular en *C. coquimbensis* y, además, que el nivel de canibalismo estaba relacionado con el nivel de parentesco entre los embriones. A mayor parentesco, menos canibalismo. El efecto del canibalismo intracapsular, particularmente al existir reconocimiento de parentesco entre embriones, es doble: disminuye la competencia por oxígeno y aumenta el tamaño del caníbal al momento de la eclosión. Varios trabajos resultaron de estos estudios (Brante et al., 2008, 2009, 2011, 2012, 2013).

Como consecuencia de los trabajos sobre incubación en el mar, emergieron otras oportunidades de investigación y colaboración que ocurrieron en paralelo a partir del 2002. Nos interesamos en los patrones latitudinales de riqueza de especies en el mar, y su relación con historias de vida. Este trabajo de macroescala fue liderado por Ana Astorga y Paula Pappalardo, con la colaboración de profesores de nuestra facultad (Pablo Marquet y Sergio Navarrete). Encontramos que mientras la riqueza de especies con desarrollo planctotrófico disminuía con la temperatura característica de altas latitudes, la de especies con desarrollo directo (y cuidado parental) aumentaba, hipotetizando que podría estar relacionado con los menores costos de incubación (Astorga et al., 2003; Fernández et al., 2009; Pappalardo y Fernández, 2013). Los patrones encontrados son remarkablemente similares entre océanos y grupos taxonómicos. Paula Pappalardo posteriormente desarrolló su tesis doctoral en la UC bajo mi tutoría y analizó la influencia del ambiente en la evolución de los tipos de larvas dentro de los gasterópodos, particularmente los muricidos.

Otros estudios que se desprendieron de los trabajos de patrones latitudinales de incubación en el mar fueron realizados por la Dra. Daniela Storch, con quien hemos mantenido una historia de colaboración de larga data. Daniela era estudiante de doctorado en el laboratorio del Dr. Pörtner en el AWI mientras yo realiza-



ADULTOS,
EMBRIONES,
CÁPSULAS Y
EMBRIONES del
caracol de *Acanthina monodon*.



ba allá mi postdoctorado. Al finalizar sus estudios y en el marco del apoyo que la Fundación Humboldt realiza a los humboldtianos, Daniela llegó a ECIM como posdoctorante, iniciando una línea de trabajo relacionada con tolerancia térmica en larvas en mi laboratorio. El modelo de estudio fue la jaiba *Taliepus dentatus*, considerando su amplio rango de distribución geográfica. Los estudios de Daniela Storch fueron muy importantes en determinar los estadios larvales más vulnerables a temperatura, y también sugirieron adaptación local de las poblaciones a las condiciones de temperatura prevalentes en diferentes latitudes (Storch et al., 2009, 2011). Los resultados del trabajo de investigación postdoctoral de Daniela y su formación en ecofisiología abrió otros canales de colaboración con investigadores de ECIM, que han permitido generar sinergia entre estudios de ecofisiología larval, de patrones latitudinales de reproducción de

jaibas de mi laboratorio, de oceanografía costera y reclutamiento liderados por Sergio Navarrete. A esa sinergia se sumó posteriormente el Dr. Simone Baldanzi, quien llegó desde Italia como postdoctorante Fondecyt a mi laboratorio. Los trabajos de Simone permitieron mostrar compromisos entre los comportamientos de incubación, el costo de mantención y la inversión maternal (Baldanzi et al., 2018).

Colaborativamente también comenzamos a estudiar el efecto combinado de la temperatura y la hipoxia sobre organismos costeros. El fenómeno de aguas hípoxicas en ambientes muy someros (ca. 12-14 m) de Chile central solamente empezó a medirse y reportarse en la última década y ahora ocupa una buena parte de nuestros esfuerzos de investigación. Gracias a la experiencia de colaboradores como Daniela Storch, actualmente investigadora senior en AWI y Simone Baldan-

zi, actualmente profesor en la Universidad de Valparaíso, incluimos en nuestros estudios tanto aspectos de cuidado parental de las hembras de *T. dentatus* como de ecofisiología de sus larvas. Por ejemplo, nuestros resultados con decápodos muestran que altas temperaturas y baja disponibilidad de oxígeno durante la incubación de los embriones resultan por un lado en un aumento de los comportamientos de provisión de oxígeno de las hembras ovígeras, y por otro lado afectan el tamaño de la larva que eclosiona, el número de larvas, y la velocidad de natación de las mismas (Baldanzi *et al.*, 2020). Estos resultados sugieren que los escenarios de cambio climático, con aumentos de temperatura en los océanos y aumento de la frecuencia de eventos de hipoxia, podrían tener consecuencias importantes en las especies que incuban no solo a nivel de los adultos y su potencial reproductivo, sino también de las fases larvales.

Aunque por varios años en mi laboratorio dedicamos significativos esfuerzos al área de la Conservación y Áreas Marinas Protegidas (que se trata en otro capítulo), la línea de trabajo de historias de vida en el mar siempre permaneció activa en ECIM. Recientemente publicamos una revisión de nuestra contribución al entendimiento de la incubación en crustáceos (Fernández *et al.*, 2020). También iniciamos nuevos proyectos, con el objetivo de entender la influencia de los cambios climáticos observados en el planeta sobre organismos y ecosistemas costeros. Una de las características distintivas del cambio climático es la desoxigenación de los océanos, además de cambios en temperatura (calentamiento en general, pero enfriamiento de otras zonas, incluyendo Chile). Por un lado, estamos estudiando el efecto combinado de estas dos variables, que sabemos que son relevantes para la incubación en el mar, sobre los patrones de comportamiento, provisión de oxígeno y costos del cuidado parental a diferentes tamaños corporales, usando como modelo jaibas y gasterópodos. Por otro lado, estamos trabajando en entender el efecto de la desoxigenación observada en ecosistemas costeros mesofóticos de Chile central sobre la fisiología, comportamiento y potencial reproductivo de especies clave en la estructura de comunidades (e.g., erizos).

Referencias

- Astorga, A., Fernández, M., Lagos, N., and E. Boschi.** 2003. Two oceans, two taxa and one mode of development: latitudinal diversity patterns of South American crabs and test for causal processes. *Ecology Letters* 6:420-427
- Baeza, A., and M. Fernández. 2002. Active brood care in *Cancer setosus* (Crustacea: Decapoda): the relationship between female behavior, embryo oxygen consumption and the cost of brooding. *Functional Ecology* 16:241-251.
- Baldanzi, S., D. Storch, M. Fusi, N. Weidberg, A. Tissot, S. Navarrete, and M. Fernández. 2020. Combined effects of temperature and hypoxia shape female brooding behaviors and the early ontogeny of the Chilean kelp crab *Taliepus dentatus*. *Marine Ecology Progress Series* 646: 93-107.
- Baldanzi S., D. Storch, S. Navarrete, M. Graeve, and M. Fernández. 2018. Latitudinal variation in maternal traits of the kelp crab *Taliepus dentatus* along the coast of Chile. *Marine Biology* 165(2): 1432-1793.
- Brante, A., Fernández, M., and F. Viard. 2013. Non-random sibling cannibalism in the marine gastropod *Crepidula coquimbensis*. *PLOS ONE* 8(6): e67050 DOI 10.1371/journal.pone.0067050.
- Brante, A., Fernández, M., and F. Viard.** 2012. Phylogeography and biogeography concordance in the marine gastropod *Crepidula dilatata* along the South Eastern Pacific coast. *Journal of Heredity* 103(5):630-7.
- Brante, A., Fernández, M., and F. Viard. 2011. Microsatellite evidence for sperm storage and multiple paternity in the marine gastropod *Crepidula coquimbensis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 396:83-88.
- Brante, A., Fernández, M., and F. Viard.** 2009. Limiting factors to encapsulation: the combined effects of dissolved protein and oxygen availability on embryonic growth and survival of species with contrasting feeding strategies. *Journal of Experimental Biology* 212:2287-2295.

- Brante, A., Fernández, M., and F. Viard.** 2008. The effect of oxygen conditions on intracapsular development in two calyptaeid species exhibiting different modes of larval development. *Marine Ecology Progress Series* 368:197-207.
- Brante, A., Cifuentes, C., Pörtner, H.O., Arntz, W., and M. Fernández. 2004. Latitudinal comparisons of reproductive traits in five Brachyuran species along the Chilean coast. *Revista Chilena de Historia Natural* 77:15-27.
- Brante, A. Fernández, M., Eckerle, L., Mark, F., Pörtner, H.O., and W. Arntz. 2003. Reproductive investment in the crab *Cancer setosus* along a latitudinal cline: egg production, embryo losses and embryo ventilation. *Marine Ecology Progress Series* 251: 221-232.
- Brante, A., Fernández, M. and F. Viard. 2012. Phylogeography and biogeography concordance in the marine gastropod *Crepidatella dilatata* along the South Eastern Pacific coast. *Journal of Heredity*, 103(5):630-7.
- Cumplido, M., Pappalardo, P., Fernández, M. Averbuj, A., and Bigatti, G.** 2011. Embryonic development, feeding and intracapsular oxygen availability in *Trophon gervasianus* (Gastropoda: Muricidae). *Journal of Molluscan Studies* 77:429-436.
- Fernández, M., Baldanzi, S., and Brante, A.** 2020. Costs and benefits of brooding among decapod Crustacean: the challenges of incubating in aquatic systems. In: The Natural History of the Crustacea Vol 6: Reproductive Biology. Cothran R. y M. Thiel (eds). Oxford University Press 480 p.
- Fernández, M., Astorga, A., Navarrete, S., Valdovino, C., and P. Marquet.** 2009. Deconstructing latitudinal diversity patterns in the ocean: does larval development hold the clue? *Ecology Letters* 12:601-611.
- Fernández, M., Calderón, R., Cifuentes, M., and P. Pappalardo. 2006a. Brooding at small body size: brooding behaviour and costs in brachyuran crabs. *Marine Ecology Progress Series* 309:213-220.
- Fernández, M., Pappalardo P., and K. Jeno.** 2006b. The effects of temperature and oxygen availability in intracapsular development in *Acanthina monodon*. *Revista Chilena de Historia Natural* 79:155-167.
- Fernández, M., Ruiz-Tagle, N., Cifuentes, S., Pörtner H.O., and W. Arntz.** 2003. Oxygen-dependent asynchrony of embryonic development in embryo masses of Brachyuran crabs. *Marine Biology* 142: 559-565.
- Fernández, M., Pardo, L.M., and A. Baeza.** 2002. Patterns of oxygen supply in embryo masses of Brachyuran crabs throughout development: the effect of oxygen availability and chemical clues in determining female behavior. *Marine Ecology Progress Series* 245:181-190.
- Fernández, M., Bock, C., and H-O. Pörtner. 2000. The cost of being a caring mother: the ignored factor in the reproduction of marine invertebrates. *Ecology Letters* 3:486-494.
- Lardies, M., y M. Fernández.** 2002. Development of encapsulated embryos of marine invertebrates: does oxygen availability determine clutch size? *Marine Ecology Progress Series* 239:139-146.
- Navarte M, González RA, Storero L, and Fernández M. 2013. Effects of competition and egg predation on shelter use by *Octopus tehuelchus* females. *Marine Ecology Progress Series* 482:141-151.
- Pappalardo, P. M. Fernández, and E. Rodríguez-Serrano. 2014. Correlated evolution between mode of larval development and habitat in muricid gastropods. *PLOS ONE* 9(4) e94194: 1-11.
- Pappalardo, P., and M. Fernández.** 2013. Mode of larval development as a key factor to explain contrasting effects of temperature on species richness across oceans. *Journal of Biogeography* 23:12-23.
- Ruiz-Tagle, N., and M. Fernández. 2002. Full-time mothers: daily rhythms in brooding and non-brooding behaviors of Brachyuran crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 276:31-47.
- Storch, D., Fernández, M., Navarrete, S., and H-O Pörtner. 2011. Thermal tolerance of larval stages of the Chilean kelp crab *Taliepus dentatus*. *Marine Ecology Progress Series* 429:157-167.
- Storch, D., Santelices, P., Barría, J., Cabeza, K., Pörtner, H.O., and M. Fernández.** 2009. Thermal tolerance of crustacean larvae (zoea I) in two different populations of the kelp crab *Taliepus dentatus*. *Journal of Experimental Biology* 212:1371-1376.

CÓMO CITAR ESTE CAPÍTULO:

Miriam Fernández (2023). La incubación en el mar: Estudios de reproducción en invertebrados marinos.

En: Navarrete, S.A. y Kroeger, C. (Eds.), Estación Costera de Investigaciones Marinas. 40 años en Ciencias del Mar.

Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile, pp. 180-189.



PONTIFICIA
UNIVERSIDAD
CATÓLICA
DE CHILE