

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

ESCUELA DE BIOLOGÍA MARINA

Rasgos de la historia de vida temprana de la anchoveta *Engraulis ringens* (Jenyns, 1842) durante el periodo estival 2015-2016 y 2016-2017 en la Bahía El Quisco, Chile central

TESIS

Ricardo Antonio Maturana Rodríguez

2018

Ricardo Antonio Maturana Rodríguez

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

COMISIÓN DE TESIS

Dr. Mauricio Landaeta Díaz
Director
Universidad de Valparaíso

Dr. Guido Plaza Pastén
Miembro de la comisión
Pontificia Universidad Católica de
Valparaíso

Dr (c). Francisco Cerna Troncoso
Miembro de la comisión
Instituto de Fomento Pesquero

TABLA DE CONTENIDOS

	Pág.
AGRADECIMIENTOS.....	4
ÍNDICE DE TABLAS.....	5
ÍNDICE DE FIGURAS	6
RESUMEN	8
INTRODUCCIÓN.....	9
OBJETIVOS	14
HIPÓTESIS	15
MATERIALES Y MÉTODOS.....	16
Área de estudio	16
Trabajo en terreno.....	17
Trabajo en laboratorio.....	17
Extracción y lectura de otolitos	19
Tasas de crecimiento.....	22
Retrocálculo de las fechas de eclosión	24
Trayectoria de crecimiento	25
RESULTADOS	27
Tasas de crecimiento.....	28
Tasa de crecimiento individual.....	35
Retrocálculo de las fechas de eclosión	37
Trayectoria de crecimiento	38
DISCUSIÓN	42
CONCLUSIONES.....	51
LITERATURA CITADA	52

AGRADECIMIENTOS

En primera instancia quiero agradecer el apoyo de cada miembro de la comisión por la ayuda brindada y en especial a mi director de tesis el Dr. Mauricio Landaeta, quien me recibió en su laboratorio desde el comienzo de mi seminario y quien me enseñó a confiar en mis capacidades a pesar de los obstáculos que se presentaban. Gracias por la disposición y la paciencia para transmitir sus conocimientos, siempre estaré agradecido.

Quiero agradecer a mis padres por el cariño y el apoyo incondicional desde siempre, ya que ellos han dado todo para que yo sea la mejor versión de mí mismo. Gracias por aguantarme en innumerables situaciones de estrés durante este largo proceso de educación superior, ya que gracias a su esfuerzo y dedicación estoy aquí. Además, quiero agradecer a mi hermana Alejandra Maturana (Pelu) por la confianza y el amor que siempre deposita en mí, y por prestarme su casa en este último proceso de tesis.

Finalmente, quiero agradecer al equipo LABITI por las risas, las penas, el aguante y todos los momentos agradables que me hicieron pasar desde el minuto uno al que llegué, y en especial a mis amigos Víctor Molina y Javier Polanco, a quienes constantemente soporté (me soportaban) y quienes me acompañaron desde el comienzo en este proceso de titulación. Gracias a todos.

ÍNDICE DE TABLAS

	Pág.
1	Reproducibilidad de lecturas entre 3 lectores (L1, L2 y L3). Se utilizó el otolito derecho para generar las lecturas. ABS corresponde al valor absoluto.27
2	Resumen de parámetros obtenidos para el ajuste de los modelos de crecimiento por cohorte mensual entre ambos periodos. CIA: Criterio de Información de Akaike...28
3	Test de igualdad de medias ajustadas y homogeneidad de pendientes (ANCOVA de 1 vía) para las tasas de crecimiento poblacional entre P1 y P2.30
4	Test de igualdad de medias ajustadas y homogeneidad de pendientes (ANCOVA de 1 vía) para las tasas de crecimiento entre los meses del P1.....31
5	Test de igualdad de medias ajustadas y homogeneidad de pendientes (ANCOVA de 1 vía) para las tasas de crecimiento entre los meses del P2.....32
6	Parámetros obtenidos de los modelos de regresión lineal (longitud corporal/Edad) por cohorte mensual de cada periodo. EE corresponde al error estándar.33
7	Test de igualdad de medias ajustadas y homogeneidad de pendientes (ANCOVA de 1 vía) para las tasas de crecimiento entre meses de ambos periodos.....33
8	Parámetros obtenidos de las tasas de crecimiento absoluta por mes de nacimiento de ambos periodos. DE corresponde a la desviación estándar de la mediana.36
9	ANOVA de 1 vía para el radio del otolito (RO) y grosor del microincremento (GO) en los días 1, 5, 10, 15 y 2, 6, 11, 16 respectivamente, durante el P1.38
10	Comparación de las tasas de crecimiento larval encontradas para peces pelágicos en el Sistema de Corrientes de Humboldt. MC corresponde al modelo de crecimiento.46

ÍNDICE DE FIGURAS

	Pág.
1	Ilustración de un ejemplar adulto de Anchoqueta Peruana (<i>E. ringens</i>).10
2	A: Vista dorsal del cráneo de un pez mostrando la ubicación de los otolitos en cada cámara ótica. B: Anillos de crecimiento en un otolito <i>sagitta</i> de <i>Engraulis ringens</i>13
3	Mapa del área de muestreo. Bahía de El Quisco, Valparaíso, Chile Central (33°24'S – 71°43'W). Las líneas rectas corresponden a los arrastres realizados en la zona. ..16
4	Estadios del desarrollo temprano de <i>E. ringens</i> . A: Larva en preflexión (LN); B: Larva en flexión (LE); C: Larva en postflexión (LE).18
5	Otolito <i>sagitta</i> derecho de <i>Engraulis ringens</i> . La línea azul corresponde a una guía provisoria para contabilizar los microincrementos del otolito, esta es generada por medio del programa RATOC. P: primordio , M_{ASV}: marca de agotamiento del saco vitelino, M: microincrementos diarios.20
6	A y B: otolitos <i>sagitta</i> de larvas de diferente tamaño. Las líneas negras corresponden a la medición del grosor que va desde el núcleo hasta el primer microincremento (ASV).26
7	Modelo de regresión lineal (longitud corporal/Edad) entre P1 y P2. Las líneas representan las rectas de los modelos ajustados para cada periodo.30
8	Modelo de regresión lineal (longitud corporal/Edad) entre los meses del P1. Las líneas representan las rectas de los modelos ajustados para cada mes.31
9	Modelo de regresión lineal (longitud corporal/Edad) entre los meses del P2. Las líneas representan las rectas de los modelos ajustados para cada mes.32
10	Modelos de regresión lineal (longitud corporal/Edad) entre los meses de ambos periodos. Las líneas representan las rectas de los modelos ajustados para cada mes.

	Los modelos de crecimiento del lado izquierdo corresponden al P1 y los del lado derecho al P2.....	34
11	Mediana de las tasas de crecimiento absoluta por mes de nacimiento de ambos periodos. Las líneas perpendiculares a la recta corresponden a la desviación absoluta de la mediana.	35
12	Distribución de frecuencias de eclosión durante los periodos de estudio. El gráfico superior corresponde al P1 y el gráfico inferior corresponde al P2.....	37
13	Relación entre el GM y RO con la edad. Para este gráfico se utilizaron todas las cohortes obtenidas en el P1.....	39
14	Relación entre el GM y RO con la edad. Para este gráfico se utilizaron todas las cohortes obtenidas en el P2.....	40
15	Trayectorias de crecimiento entre los meses de nacimiento de ambos periodos. Las líneas gruesas representan el promedio del RO y las delgadas el promedio del GM. Las modelos de crecimiento del lado izquierdo corresponden al P1 y los del lado derecho al P2.....	41
16	Diagrama de Hovmöller del promedio de TSM para los periodos de estudio. Figura extraída de Díaz-Astudillo et al. (2019).....	44

RESUMEN

El Sistema de Corrientes de Humboldt es uno de los más productivos del planeta debido a los eventos de surgencia costera y al alto transporte de nutrientes. Dentro de este sistema se puede encontrar dos especies que sustentan una de las pesquerías más importantes del Pacífico Sur, la sardina común (*Strangomera bentincki*) y la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*). En las últimas décadas se han realizado una gran cantidad de estudios para comprender la historia de vida temprana de la anchoveta, pudiendo describir algunos rasgos durante épocas invernales. Sin embargo, existe nula información de estos en periodos estivales. El objetivo de este estudio es describir los rasgos de la historia de vida temprana de *E. ringens* durante dos veranos consecutivos, utilizando el análisis de microestructura de otolitos.

Las larvas recolectadas provienen de la Bahía El Quisco, Chile central. Se realizó la lectura de 180 pares de otolitos *sagitta*, con las cuales se estimaron las tasas de crecimiento, las fechas y los tamaños a la eclosión, y la trayectoria de crecimiento del radio del otolito y del grosor de los microincrementos. A nivel poblacional, *E. ringens* presentó un crecimiento similar durante cada periodo (0,43 – 0,48 mm día⁻¹), pero no así entre cohortes mensuales. Ambos periodos mostraron un desacople en tiempo respecto a las fechas de eclosión. Las trayectorias de crecimiento (radios y grosores) mostraron diferencias luego de los primeros 15 días de vida durante ambos periodos. Se discute el origen de las diferencias del crecimiento entre cohortes asociadas a las fluctuaciones en las condiciones ambientales durante cada periodo.

INTRODUCCIÓN

El Sistema de Corrientes de Humboldt (SCH) es uno de los más productivos del planeta alcanzando valores entre 3 a 4 g C · m⁻² · d⁻¹ frente a las costas de Perú (Graco *et al.* 2007), debido a los eventos de surgencia costera y al alto transporte de nutrientes que se generan. El SCH presenta una baja diversidad de especies pelágicas cuyas poblaciones son muy abundantes (Yáñez *et al.* 2003). Dentro de este pequeño grupo se encuentra la sardina común (*Strangomera bentincki*) y la anchoveta (*Engraulis ringens*), las cuales sostienen una de las pesquerías más importantes del Pacífico sur debido a su alta abundancia y ciclo de vida corto, siendo utilizadas principalmente para la elaboración de harina de pescado (Cubillos *et al.* 1999). En la pesquería chilena, la anchoveta es un recurso hidrobiológico tanto para el sector industrial como el artesanal, con capturas que alcanzaron aproximadamente 625.697 t en el 2017 (SERNAPESCA 2018). Además de su importancia económica, la anchoveta cumple un rol biológico y/o ecológico, ya que es el principal alimento para muchas especies del SCH, incluyendo peces, mamíferos marinos y aves, constituyendo una especie clave en la trama trófica pelágica (Medina *et al.* 2015).

La anchoveta *Engraulis ringens* (Figura 1) se distribuye en el Pacífico Sur desde el norte de Perú (Punta Aguja – 4°S) hasta el sur de Chile (Chiloé – 42°31'S). En el área se distinguen 4 unidades de manejo de esta especie; (1) norte y centro de Perú, (2) Región de Arica y Parinacota-Antofagasta, (3) Región de Atacama-Copiapó, y (4) Región de Valparaíso y Los Lagos, donde se encuentran las principales zonas de desove (Bernal *et al.* 1983; Hernández & Castro 2000; Canales & Leal 2009; Niklitschek *et al.* 2018). En la zona centro-sur la anchoveta se caracteriza por formar cardúmenes altamente densos y poseer un

crecimiento rápido ligado a un periodo de vida corto (3 a 4 años de longevidad), presentando un ciclo reproductivo estacional evidenciado por un leve incremento en febrero, un reposo reproductivo durante otoño – invierno y un aumento significativo entre agosto y diciembre, periodo durante el cual se produce el desove principal en tandas. La talla de madurez sexual de la anchoveta se alcanza a un tamaño promedio de 12 cm de longitud total, aproximadamente al final de su primer año de vida (Cubillos *et al.* 1999, 2011).

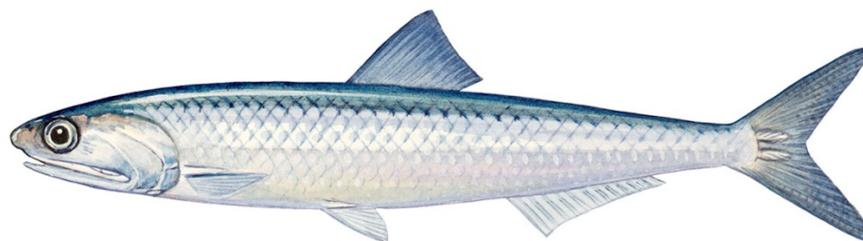


Figura 1. Ilustración de un ejemplar adulto de Anchoveta (*E. ringens*).

Los estudios sobre la anchoveta son bastante numerosos, pudiendo describir algunos rasgos de su historia de vida temprana en el SCH durante épocas invernales. Por ejemplo, se han estimado altas tasas de crecimiento larval, que varían entre regiones de estudio (0,6 mm día⁻¹ para el norte de Chile y 0,4 mm día⁻¹ para la zona centro-sur), altas tasas de mortalidad en huevos y larvas de peces con una disminución a medida que avanza la temporada, donde los huevos abarcan el mayor porcentaje de mortalidad (96-98%), alta abundancia y una marcada estrategia de desove durante invierno en la zona centro-sur

(Castro & Hernández 2000; Hernández & Castro 2000; Castro *et al.* 2000; Cubillos *et al.* 2007; Contreras *et al.* 2017).

El invierno se caracteriza por poseer bajas temperaturas superficiales, fuertes vientos que favorecen la surgencia costera y una mezcla en la columna de agua. Sin embargo, no existe información sobre los rasgos de historia de vida temprana de esta especie en verano, estación que se caracteriza principalmente por poseer altas temperaturas superficiales, vientos más débiles que en invierno y una estratificación en la columna de agua (Hernández-Miranda *et al.* 2003; Narváez *et al.* 2004; Díaz-Astudillo *et al.* 2017).

Debido a la importancia comercial y ecológica de la anchoveta a lo largo del Pacífico Sur, es necesario obtener y recolectar información sobre los rasgos de historia de vida temprana de esta especie en épocas estivales. Por lo tanto, en este estudio se determinará el crecimiento larval y otros aspectos en la vida temprana de la anchoveta (*Engraulis ringens*) en la bahía de El Quisco, Chile central durante dos veranos consecutivos.

Para describir los rasgos de la historia de vida temprana de *E. ringens* durante el periodo estival, se utilizará un método de estimación de edad basado en la microestructura de los otolitos. Este análisis constituye una parte fundamental para comprender la biología y ecología de los peces (FAO 1991; Campana 2001). Es ampliamente utilizado en análisis de pesquerías, ya que la información entregada por la edad constituye la base para los cálculos de las tasas de crecimiento y mortalidad de los individuos y, a su vez, en el análisis de los modelos de dinámica poblacional (Balza *et al.* 2007). Actualmente, existen varias formas de estimar la edad y el crecimiento de los peces. Por ejemplo, utilizando estructuras

duras, tales como escamas, otolitos, vertebras, espinas y huesos (Brown & Gruber 1988; Muñoz 1992; Campana 2001); y por métodos bioquímicos y genéticos a través de la relación ARN/ADN, la cual se utiliza como indicador del crecimiento y de condición larval (Balza *et al.* 2007). En este estudio, se utilizarán métodos anatómicos para estimar la edad y el crecimiento de las larvas, específicamente con la lectura de microincrementos en los otolitos.

El análisis de los otolitos es una técnica importante para obtener información del ciclo de vida de los peces, como por ejemplo la duración de la vida pelágica larval, el tiempo de asentamiento, el crecimiento y las tasas de mortalidad, entre otros aspectos (Ramírez & Marín 2006). Los otolitos son estructuras duras policristalinas de aragonita (carbonato de calcio) y calcita (fosfato de calcio), que forman parte del sistema acústico lateral de los peces, los cuales se sitúan en laberintos membranosos a cada lado del neurocráneo y actúan como órganos del equilibrio y la audición (Martínez *et al.* 2007). Los peces teleósteos poseen tres pares de otolitos situados cada uno en su respectiva cámara ótica; *Sagitta* dentro del sáculo, *Lapillus* dentro del utrículo y *Asteriscus* dentro de la lagena (Figura 2A) (García & Nevada 2001). Los otolitos poseen anillos o microincrementos de crecimiento (Figura 2B) que pueden tener distinta periodicidad. Existen los macroanillo y microanillos (o anillos primarios), estos últimos fueron identificados por Pannella (1971) en estudios con larvas de peces, quien sugirió que la frecuencia de producción de estos es diaria. Sin embargo, nuevos estudios sugieren que la formación de estos anillos en los otolitos no siempre es diaria, evidenciando también una formación a escala sub-diaria (Campana & Neilson 1985). El aumento de los anillos en los otolitos está regulado por un

ritmo endógeno circadiano, que a su vez está bajo un control endocrino (Morales-Nin 2000; Goicochea *et al.* 2013).

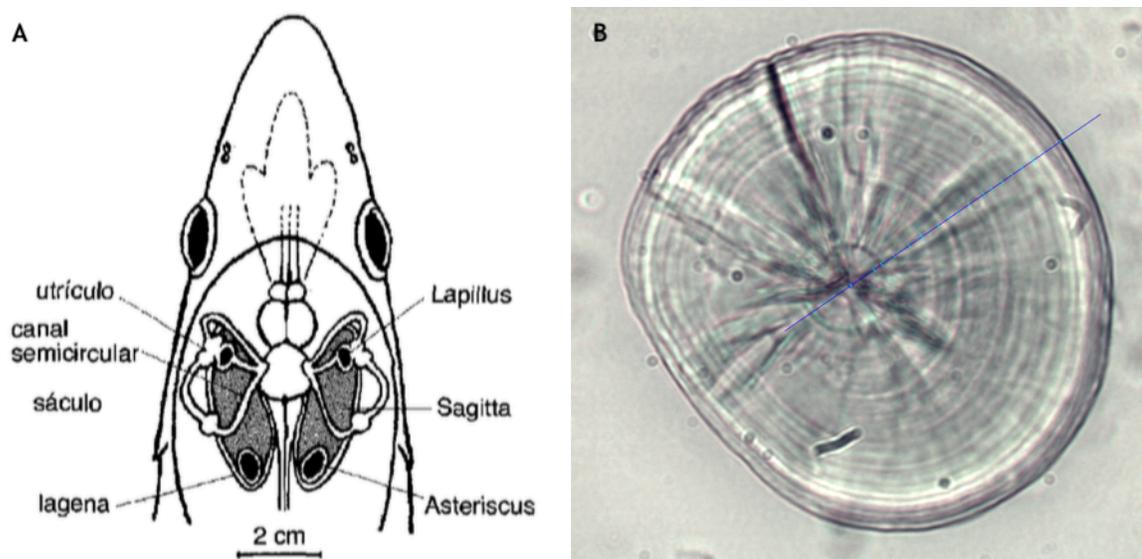


Figura 2. A: Vista dorsal del cráneo de un pez mostrando la ubicación de los otolitos en cada cámara ótica. **B:** Anillos de crecimiento en un otolito *sagitta* de *Engraulis ringens*.

El momento en que se forma el primer anillo de crecimiento diario en larvas varía según la especie, por ejemplo, en peces que ponen huevos pelágicos la primera banda corresponde al término de la absorción del saco vitelino (Hernández & Castro 2000), mientras que en los peces que ponen huevos bentónicos, la primera banda corresponde a la eclosión de la larva (Campana & Neilson 1985). Algunos factores como la temperatura, la disponibilidad de alimento, el fotoperiodo y el ritmo circadiano endógeno influyen en la formación de estos anillos de crecimiento, tanto en el grosor como en el número de anillos (Campana & Neilson 1985; Peñailillo & Araya 1996).

OBJETIVOS

Objetivo general

Describir los rasgos de la historia de vida temprana de la anchoveta *Engraulis ringens* durante el periodo estival, en la Bahía de El Quisco, Chile central, basados en el análisis de microestructura de los otolitos.

Objetivos específicos

1. Estimar la edad y las tasas de crecimiento larval de *Engraulis ringens* durante el periodo estival (2015-2016 y 2016-2017).
2. Estimar las fechas y los tamaños al momento de la eclosión de *Engraulis ringens* durante el periodo estival (2015-2016 y 2016-2017).
3. Determinar las variaciones en la trayectoria del crecimiento ontogenético de *Engraulis ringens* durante el periodo estival (2015-2016 y 2016-2017).

HIPÓTESIS

Las condiciones ambientales del periodo estival 2015-2016 y 2016-2017 influyen en los rasgos de la historia de vida temprana de la anchoveta *Engraulis ringens*, produciendo variaciones en la tasa de crecimiento larval, en la trayectoria de crecimiento y en el tamaño al momento de la eclosión.

Tasas de crecimiento: Las tasas de crecimiento de *Engraulis ringens* serán más altas durante los veranos más cálidos, debido a que las mayores temperaturas provocarían un aumento en la capacidad fisiológica y metabólica de las larvas.

Trayectoria de crecimiento ontogenética: El radio del otolito y el grosor de los microincrementos de las larvas de *Engraulis ringens* serán afectados por los veranos más cálidos, debido a las alteraciones en las tasas de crecimiento durante dichos periodos.

Tamaño al momento de la eclosión: Los tamaños de las larvas de *Engraulis ringens* al momento de la eclosión serán más pequeños durante los veranos más cálidos, debido a que las tasas de crecimiento más altas provocarían un aumento en el metabolismo del pez y a su vez un rápido agotamiento de su reserva energética (vitelo).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La Bahía El Quisco se encuentra ubicada en la Región de Valparaíso, Chile central, ($33^{\circ}24'S - 71^{\circ}43'W$) (Figura 3). Esta es una costa rocosa designada como área de gestión de recursos bentónicos explotada por pescadores artesanales. La bahía está posicionada entre dos zonas de surgencia importantes, Punta Curaumilla ($33^{\circ}06'S - 71^{\circ}46'W$) al norte y Punta Toro ($33^{\circ}48'S - 71^{\circ}47'W$) hacia el sur (Narváez *et al.* 2004). En cuanto a las condiciones oceanográficas, posee periodos intermitentes de surgencia y relajación entre fines de primavera y el principio de otoño, altos niveles de estratificación e intrusión de aguas oceánicas durante verano y fuertes tormentas en invierno (Hernández-Miranda 2003).

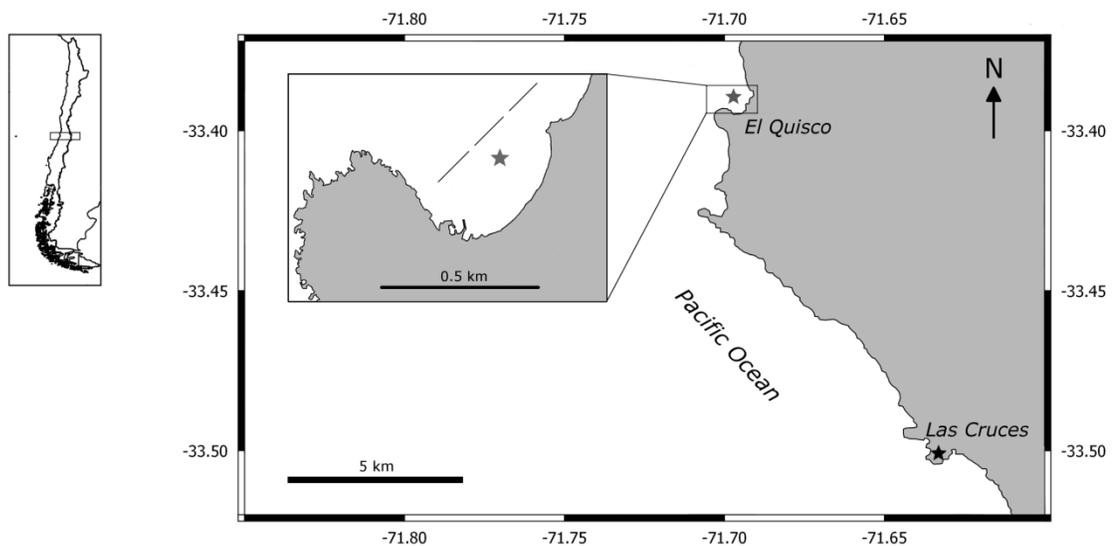


Figura 3. Mapa del área de muestreo. Bahía El Quisco, Valparaíso, Chile central ($33^{\circ}24'S - 71^{\circ}43'W$). Las líneas rectas corresponden a los arrastres realizados en la zona.

Trabajo en terreno

Las larvas de *Engraulis ringens* que fueron utilizadas en este estudio provienen de muestreos realizados en el marco del proyecto de investigación Fondecyt 1150296. Los muestreos se llevaron a cabo desde el atardecer hasta la media noche en la bahía El Quisco, durante los periodos de verano del 2015-2016 (P1) y 2016-2017 (P2). En cada fecha de muestreo, las larvas fueron recolectadas mediante 3 lances dobles oblicuos sucesivos con una red bongo estándar desde los 20 m de profundidad hacia superficie. El diámetro de la red fue de 60 cm con una apertura de malla de 300 μm , equipada con un flujómetro TSK para cuantificar el volumen de agua filtrada por la red. Las muestras de ictioplancton recolectadas fueron sacrificadas bioéticamente con una sobredosis de benzocaína (BZ-20, Veterquímica) y luego fijadas a bordo de la embarcación en formalina al 5% tamponada con borato de sodio. Antes de 24 h las muestras fueron preservadas en etanol al 96%.

Trabajo en laboratorio

Las muestras obtenidas se analizaron en el Laboratorio de Ictioplancton (LABITI), de la Facultad de Ciencias del Mar y de Recursos Naturales de la Universidad de Valparaíso. Se separó e identificó el ictioplancton utilizando una lupa estereoscópica Zeiss Stemi DV4. Las larvas de *E. ringens* se identificaron de acuerdo con algunos aspectos morfológicos descritos por Orellana & Balbontín (1983) y luego fueron fotografiadas con una lupa Olympus SZ2-ILST en el Laboratorio de Plancton, Departamento de Oceanografía y Medio Ambiente (DOMA), IFOP de Valparaíso. Las muestras utilizadas en el presente

estudio provienen de la estación de verano (diciembre a enero) de 2015-2016 y 2016-2017. Posteriormente, las larvas de *E. ringens* fueron medidas utilizando una lupa Motic SMZ-140 con una reglilla integrada, la cual entrega una medida estándar que luego fue convertida a milímetros.

Estas mediciones se hicieron considerando el estado de desarrollo de las larvas, (1) usando la medición de longitud notocordal (LN) para las larvas en preflexión, que corresponde a la medición desde el extremo anterior de la cabeza hasta el extremo posterior de la notocorda y (2) la longitud estándar (LE) para las larvas en flexión y postflexión, que corresponde a la medición desde el extremo anterior de la cabeza al margen posterior de los elementos del complejo hipural (Figura 4) (Orellana & Balbontín 1983).



Figura 4. Estadios del desarrollo temprano de *E. ringens*. **A:** Larva en preflexión (LN); **B:** Larva en flexión (LE); **C:** Larva en postflexión (LE).

Extracción y lectura de otolitos

Para la extracción de otolitos se eligieron aleatoriamente 30 larvas de diferente tamaño por mes (diciembre, enero y febrero), provenientes del total de individuos recolectados en cada año de muestreo. Para la estimación de edad y crecimiento, se utilizaron solo los otolitos *sagitta*, los cuales fueron extraídos mediante agujas entomológicas bajo una lupa Olympus SZ61, equipada con un filtro de luz polarizada para observar con mayor facilidad las estructuras. Luego se fijaron en un portaobjetos con resina epóxica transparente (Sally Hansen). Las lecturas de los anillos de crecimiento de los otolitos *sagitta* (derecho e izquierdo), la medición del radio del otolito y la medición del grosor de cada microincremento (radio de los anillos) se llevó a cabo en el Laboratorio de Esclero-cronología de la Escuela de Ciencias del Mar de la Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, mediante el uso del Analizador de Imágenes RATOC (RATOC System Engineering Co. Ltd., Tokio, Japón), compuesto por un microscopio Zeiss AXIO Lab.A1 y una cámara de video ARTRAY, conectado a un computador. Para la lectura de los microincrementos, se tomó como primer anillo la banda más cercana al núcleo y la más marcada, que corresponde al agotamiento del saco vitelino en peces que depositan huevos pelágicos (Figura 5). Estos se leyeron y midieron con un lente objetivo de 20x y 40x. Luego de estimar las edades, se determinó si hubo diferencias significativas entre las lecturas del otolito izquierdo y derecho, con el fin de poder utilizar ambas mediciones para los análisis estadísticos posteriores. Para esto, utilizando el programa PAST3 se realizó el Test de Wilcoxon, el cual compara dos variables dependientes, en este caso, la lectura del otolito izquierdo y derecho.

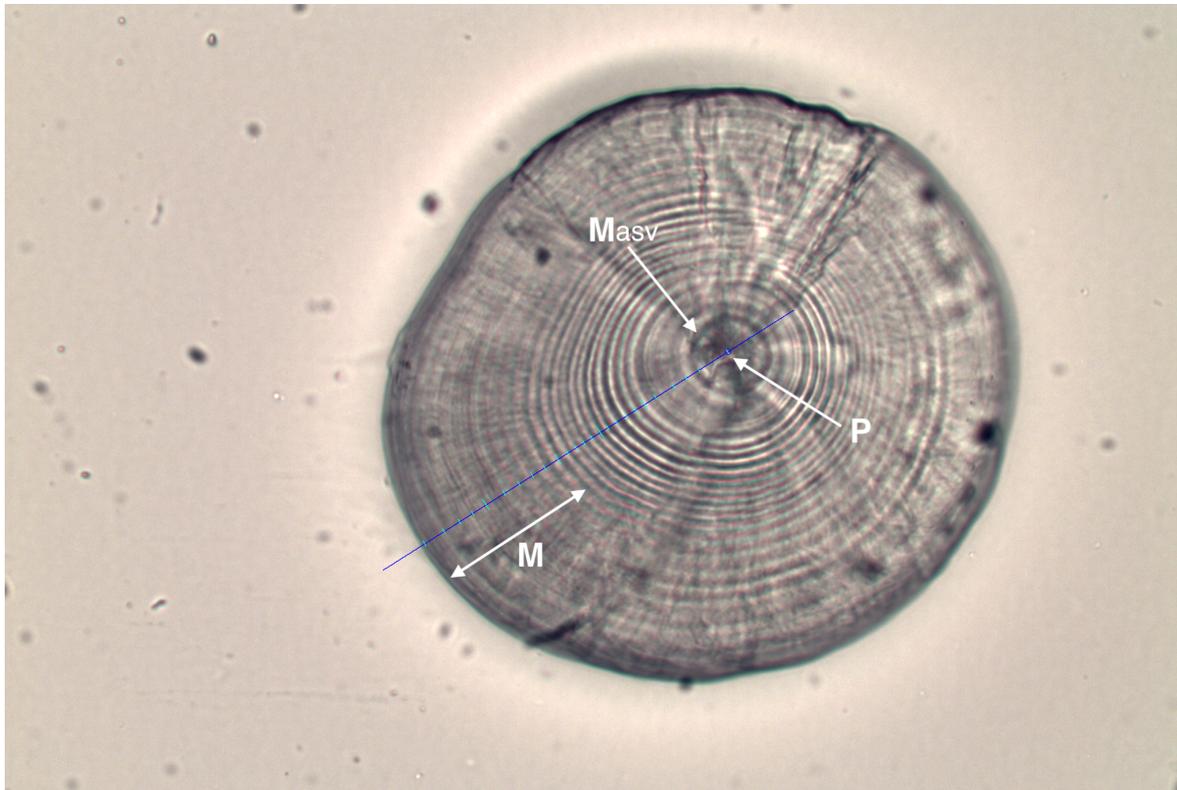


Figura 5. Otolito *sagitta* derecho de *Engraulis ringens*. La línea azul corresponde a una guía provisoria para contabilizar los microincrementos del otolito, esta es generada por medio del programa RATOC. **P:** primordio, **M_{ASV}:** marca de agotamiento del saco vitelino, **M:** microincrementos diarios.

Las lecturas repetidas de los otolitos proporcionan una medida de la variabilidad entre y dentro de los lectores, entregando una estimación del tamaño del error que se espera con un conjunto de estimaciones de edad, debido a la variación en la interpretación de los otolitos por cada lector. Por esto, con el fin de evaluar la confiabilidad de las lecturas realizadas para cada otolito, se determinó la reproducibilidad a través del Índice del Porcentaje de Error Promedio (IAPE) de acuerdo con la expresión de Bearmish & Fournier (1981) que se calcula como:

$$IPEP = \frac{100}{N} \sum_{j=1}^N \left[\frac{1}{R} \frac{|X_{ij} - X_j|}{X_j} \right]$$

donde: **N**: número o edad del pez.

R: número de veces que la muestra fue leída (3 lecturas).

X_{ij}: i-ésima determinación de la edad del j-ésimo pez.

X_j: edad promedio estimada del j-ésimo pez.

Para este análisis se determinó el número de microincrementos de 10 otolitos *sagitta* elegidos al azar del total de datos, los cuales se compararon entre 3 lectores para mayor precisión.

Tasas de crecimiento

Una vez medidas las larvas y determinadas las edades, se estimó la tasa de crecimiento larval (TC). Esta estimación se realizó a partir de la relación entre el número de microincrementos y la longitud larval. Para conocer qué modelo de crecimiento se ajusta mejor a los datos del estudio, se realizó una comparación del criterio de información de Akaike (CIA) entre el modelo de Regresión Lineal (a) y el modelo de Laird-Gompertz (b).

(a) Modelo Lineal:

$$L_t = mt + b$$

donde: **L_t**: Longitud corporal a la edad (mm)

m: Pendiente, tasa de crecimiento (mm día⁻¹).

t: Número de microincrementos (edad).

b: Intercepto, longitud al momento del agotamiento del saco vitelino.

(b) Modelo Laird-Gompertz:

$$L_t = L_\infty \exp [- \exp (- G\{X - X_0\})]$$

donde: **L_t**: Longitud corporal a la edad (mm).

L_∞: Longitud asintótica.

G: Tasa instantánea de crecimiento.

X₀: Punto de inflexión de la curva.

La estimación de las Tasas de Crecimiento Absoluta (TCA, mm día⁻¹) o tasas de crecimiento promedio es una herramienta fundamental y de interés científico para las pesquerías, ya que puede revelar, por ejemplo; si el crecimiento de los individuos difiere entre las cohortes de un mismo año, si varía con el tiempo a la eclosión o si las tasas de mortalidad varían con los patrones de crecimiento individual, entre otras (Araya & Cubillos 2002). En este estudio la TCA se usó para estimar la existencia de variaciones en el crecimiento a nivel individual durante los periodos de estudio (P1 y P2), la cual se calculó a partir de la siguiente ecuación:

$$TCA = \frac{L_c - L_e}{Edad + 2}$$

donde: **L_c**: Longitud corporal al momento de la captura.

L_e: Longitud corporal al momento de la eclosión.

Edad: Número de microincrementos de cada otolito.

El valor de la longitud al momento de la eclosión (L_e) para la anchoveta fue extraído por literatura y estimado a partir del promedio de los valores de L_e descritos por Llanos-Rivera & Castro 2004 (L_e= 2,70 mm) y Llanos-Rivera & Castro 2006 (L_e= 2,66) en la localidad de Talcahuano, los cuales realizaron una serie de experimentos para observar los efectos de la temperatura sobre el tamaño de los huevos y larvas con saco vitelino de *E. ringens*.

Las tasas de crecimiento poblacional y absoluta fueron estimadas a partir de cohortes mensuales (fechas de captura) entre P1 y P2. Para comparar las tasas de crecimiento por fecha de captura (diciembre, enero y febrero) entre ambos periodos, se realizó un análisis de covarianza ANCOVA de 1 vía, donde la longitud de la larva fue la covariable. Posteriormente, se aplicó el test de Shapiro-Wilk para determinar la normalidad de los datos de las TCA y el test de comparaciones múltiples Mann-Whitney (igualdad de medianas) para observar si hubo diferencias significativas en las TCA entre los meses de cada periodo y entre periodos. Finalmente, se compararon estos valores entre meses dentro de un mismo periodo (P1 y P2).

Retrocálculo de las fechas de eclosión

Luego de obtener la edad de todos los individuos se retrocalculó la fecha de eclosión a partir de la fecha en que fueron capturadas las larvas. Es importante recordar que la anchoveta deposita su primer anillo de crecimiento al momento del agotamiento del saco vitelino o al comienzo de la alimentación exógena, y no al momento de la eclosión del huevo como en otras especies que depositan huevos bentónicos (Hernández & Castro 2000). Por lo tanto, las fechas de eclosión se calcularon a partir del número de microincrementos más 2, ya que la larva demora aproximadamente 2 días en absorber el vitelo (Hernández & Castro 2000; Contreras *et al.* 2017), y posteriormente se evaluó la frecuencia de eclosión durante los periodos de estudio (P1 y P2).

Trayectoria de crecimiento

Para determinar las variaciones en la trayectoria de crecimiento ontogenética de las larvas de *E. ringens* durante los periodos de estudio, se evaluó el crecimiento diario a partir del grosor de los microincrementos (GM) y el radio del otolito (RO), generando una serie de tiempo con los datos obtenidos de todas las larvas a las cuales se les extrajo los otolitos. Se obtuvo un promedio del GM y del RO por edad (1-37 días) y se graficó la trayectoria de crecimiento por fecha de nacimiento de cada larva, separadas por cohortes mensuales en ambos periodos. Finalmente, mediante el programa SYSTAT 13 se realizó un análisis multivariado de medidas repetidas MANOVA para observar si hubo diferencias significativas en el GM y el RO entre cohortes dentro de un mismo periodo de las primeras dos semanas de vida de las larvas (día 1-5-10-15), y un ANOVA de 1 vía en el caso de encontrar diferencias. Para esto se eliminaron las cohortes que tuvieran un n muestral bajo, ya que estos valores pueden causar un sesgo en el estudio; en el caso del P1 se eliminó la cohorte de octubre y febrero, y para el P2 se eliminó la cohorte de febrero.

Con el fin de eliminar una posible sobreestimación en el análisis, se eliminó el valor del grosor que va desde el núcleo hasta el primer microincremento, ya que este corresponde a la marca de primera alimentación o ASV y no corresponde a un microincremento producto del crecimiento diario (Figura 6).

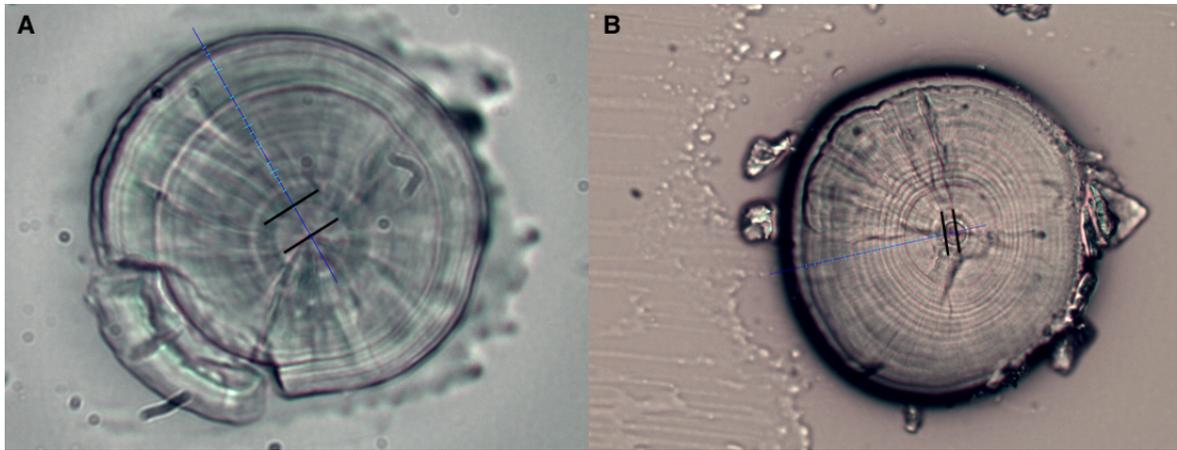


Figura 6. A y B: otolitos *sagitta* de larvas de diferente tamaño. Las líneas negras corresponden a la medición del grosor que va desde el núcleo hasta el primer microincremento (ASV).

RESULTADOS

Se midieron un total de 180 larvas de diferentes tamaños ($P1n = 90$; $P2n = 90$), a las cuales se les extrajo el par de otolitos *sagitta* ($n = 180$). La edad de las larvas varió entre 2 a 37 días y las longitudes oscilaron entre 4,03 a 18,26 mm. Solo se estimó la edad de 171 individuos, los otros 9 restantes fueron descartados debido a que los otolitos se encontraban dañados o era difícil su lectura. Las estimaciones de edad no variaron entre los otolitos *sagitta* derecho e izquierdo de cada individuo (Wilcoxon: $n = 145$, $W = 1558$, $p = 0,751$), de modo que ambos otolitos pueden utilizarse para pruebas posteriores. Sin embargo, en la mayoría de los casos se utilizó el otolito *sagitta* derecho. No hubo diferencias significativas en la media de las lecturas entre los 3 lectores (IPEP: $MAD = 5,08$), por lo tanto, de acuerdo con los valores entregados por el análisis, las lecturas no están sesgadas (Tabla 1).

Tabla 1. Reproducibilidad de lecturas entre 3 lectores (L1, L2 y L3). Se utilizó el otolito derecho para generar las lecturas. ABS corresponde al valor absoluto.

Otolito	L1	L2	L3	Media	DE	ABS 1	ABS 2	ABS 3	%
01	20	22	21	21,0	1,00	0,05	0,05	0,00	0,00
02	19	22	23	21,3	2,08	0,11	0,03	0,08	7,81
05	18	18	17	17,7	0,58	0,02	0,02	0,04	3,77
07	22	23	20	21,7	1,53	0,02	0,06	0,08	7,69
11	24	25	22	23,7	1,53	0,01	0,06	0,07	7,04
13	29	31	29	29,7	1,15	0,02	0,04	0,02	2,25
15	15	17	15	15,7	1,15	0,04	0,09	0,04	4,26
16	17	16	14	15,7	1,53	0,09	0,02	0,11	10,64
17	23	23	22	22,7	0,58	0,01	0,01	0,03	2,94
18	15	15	16	15,3	0,58	0,02	0,02	0,04	4,35

Tasas de crecimiento

Al comparar el valor de ajuste que entregaban ambos modelos de crecimiento, el modelo de Laird-Gompertz fue el que mejor se ajustó a los datos, debido a que arrojó un valor del CIA más bajo que el modelo Lineal (CIA Gompertz = 450,72; CIA Lineal = 470,16). Sin embargo, al comparar el CIA por cohorte mensual, en el P1 el modelo lineal fue el que mejor se ajustó a los datos, mientras que en el P2 en la mayoría de los casos fue el modelo de Gompertz (Tabla 2).

Tabla 2. Resumen de parámetros obtenidos para el ajuste de los modelos de crecimiento por cohorte mensual entre ambos periodos. CIA: Criterio de Información de Akaike.

Periodo	Mes	CIA Lineal	CIA Gompertz
P1	Dic	32,569	33,778
	Ene	46,778	49,024
	Feb	35,584	37,874
P2	Dic	78,823	63,900
	Ene	52,976	45,254
	Feb	53,721	56,572

Se decidió utilizar el modelo lineal para estimar las tasas de crecimiento de ambos periodos, ya que no se observó un patrón curvilíneo en el crecimiento, debido a que no se analizaron larvas grandes cercanas a la metamorfosis. Además, el CIA indica que es el mejor modelo para la mayoría de las cohortes (Tabla 2). El modelo de regresión lineal estimó las tasas de crecimiento poblacional en 0,48 mm día⁻¹ para el P1 y de 0,43 mm día⁻¹ para el P2 y estimó el tamaño al momento de la eclosión en 2,45 mm para el P1 y 4,67 mm

para el P2 (Figura 7). Los periodos no mostraron diferencias significativas en las tasas de crecimiento, pero si en los tamaños a la misma edad, siendo el P2 el que mostró tamaños más grandes con respecto al P1 (ANCOVA de 1 vía: *media ajustada* P1 = 10,44; *media ajustada* P2 = 11,65) (Tabla 3).

En cuanto a las tasas de crecimiento por cohorte mensual, durante el P1 hubo diferencias significativas en las TC entre meses (ANCOVA de 1 vía: $F = 4,32$, $p = 0,01$), estas variaron de 0,42 a 0,63 mm día⁻¹, siendo el mes de enero el que alcanzó la TC más alta generando la diferencia en el periodo (Figura 8, Tabla 4). En cambio, durante el P2 no hubo diferencias significativas en las TC entre meses (ANCOVA de 1 vía: $F = 0,32$, $p = 0,73$), estas variaron de 0,41 a 0,46 mm día⁻¹ (Figura 9, Tabla 5). Sin embargo, no hubo diferencias significativas en los tamaños a la edad entre meses dentro de cada periodo (Tabla 4 y 5).

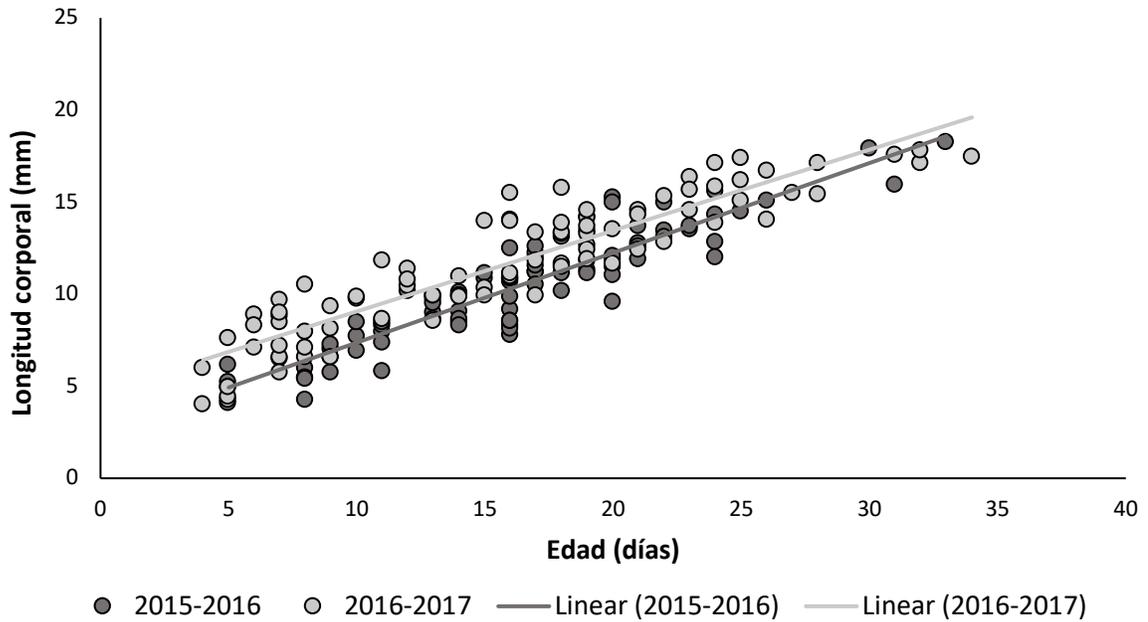


Figura 7. Modelo de regresión lineal (longitud corporal/Edad) entre P1 y P2. Las líneas representan las rectas de los modelos ajustados para cada periodo.

Tabla 3. Test de igualdad de medias ajustadas y homogeneidad de pendientes (ANCOVA de 1 vía) para las tasas de crecimiento poblacional entre P1 y P2.

	Suma de cuadrados	DF	F	p
Media ajustada:	83,057	1	47,33	0
Error ajustado:	294,805	168		
Total ajustado:	377,862	169		
Homogeneidad de pendientes				
<i>F:</i>	2,409			
<i>p:</i>	0,123			

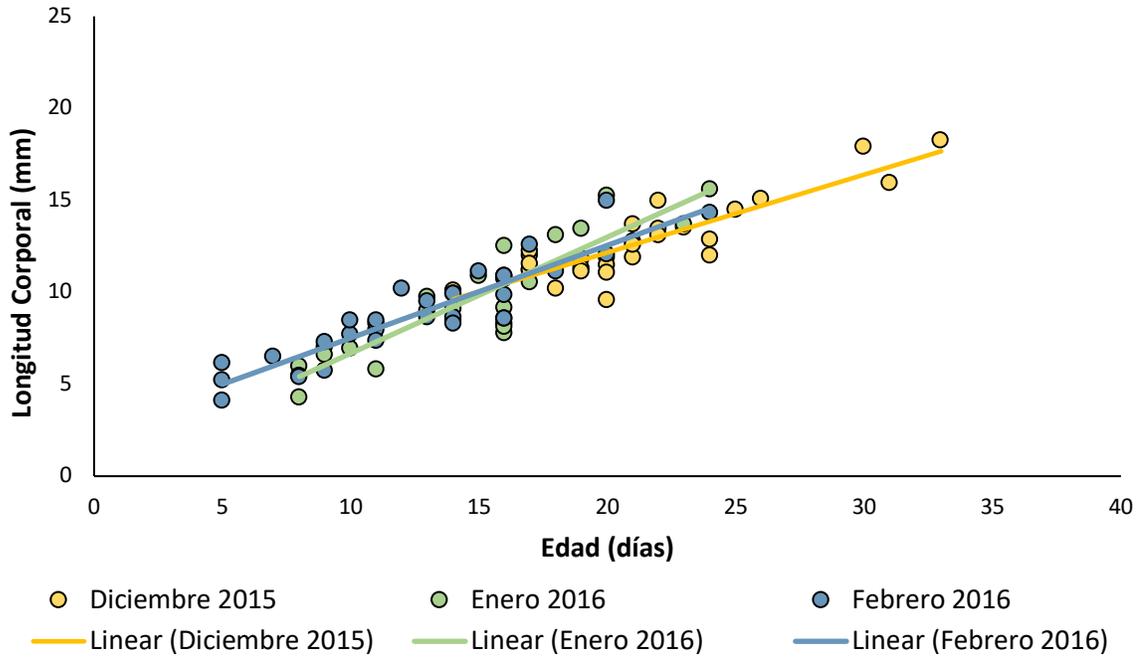


Figura 8. Modelo de regresión lineal (longitud corporal/Edad) entre los meses del P1. Las líneas representan las rectas de los modelos ajustados para cada mes.

Tabla 4. Test de igualdad de medias ajustadas y homogeneidad de pendientes (ANCOVA de 1 vía) para las tasas de crecimiento entre los meses del P1.

	Suma de cuadrados	DF	F	p
Media ajustada:	3,106	2	1,117	0,332
Error ajustado:	112,599	81		
Total ajustado:	115,705	83		
Homogeneidad de pendientes				
F:	4,316			
p:	0,017			

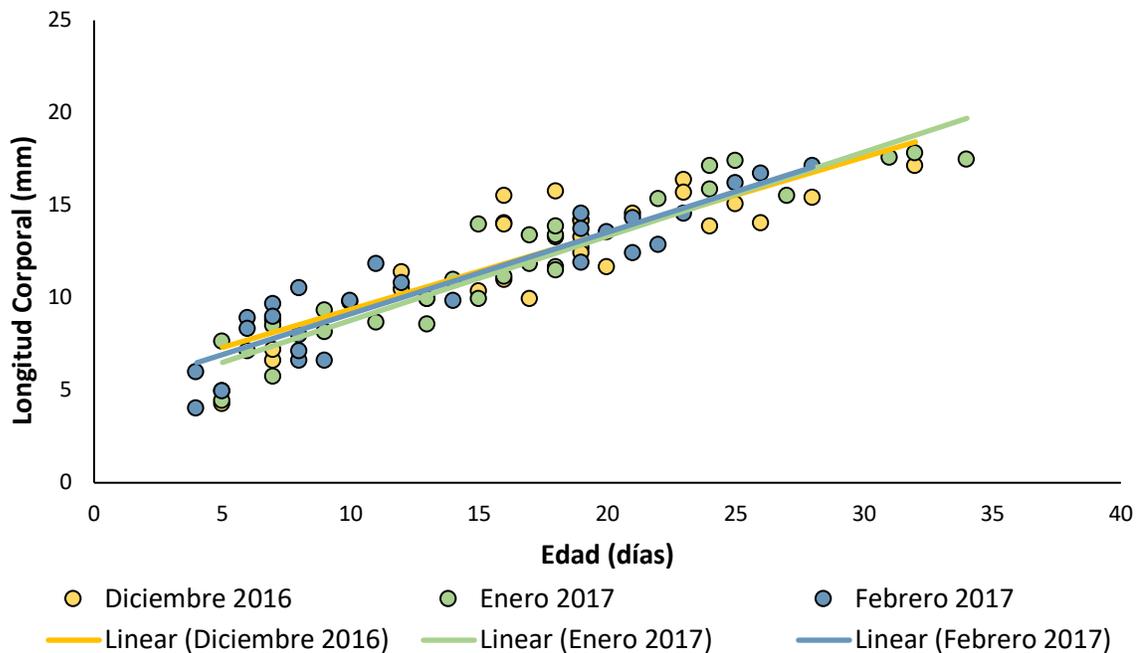


Figura 9. Modelo de regresión lineal (longitud corporal/Edad) entre los meses del P2. Las líneas representan las rectas de los modelos ajustados para cada mes.

Tabla 5. Test de igualdad de medias ajustadas y homogeneidad de pendientes (ANCOVA de 1 vía) para las tasas de crecimiento entre los meses del P2.

	Suma de cuadrados	DF	F	p
Media ajustada:	1,414	2	0,334	0,717
Error ajustado:	173,494	82		
Total ajustado:	174,908	84		
Homogeneidad de pendientes				
<i>F:</i>	0,320			
<i>p:</i>	0,727			

Tabla 6. Parámetros obtenidos de los modelos de regresión lineal (longitud corporal/Edad) por cohorte mensual de cada periodo. EE corresponde al error estándar.

Periodo	Cohorte	N	Intercepto (mm)	EE	TC (mm*día⁻¹)	EE	R²	F	p
P1	Diciembre	29	3,69	0,96	0,42	0,04	0,78	93,10	0
	Enero	27	0,36	0,91	0,63	0,06	0,82	112,12	0
	Febrero	29	2,48	0,58	0,50	0,04	0,84	136,86	0
P2	Diciembre	29	5,26	0,91	0,41	0,05	0,73	71,60	0
	Enero	29	4,23	0,56	0,46	0,03	0,89	225,41	0
	Febrero	28	4,72	0,55	0,44	0,04	0,86	157,11	0

Al realizar la comparación entre años y entre cohortes mensuales (diciembre-diciembre, enero-enero y febrero-febrero) solo hubo diferencias significativas en las TC entre periodos en enero, no así entre los demás meses. Con respecto a los tamaños a la edad, hubo diferencias significativas entre los meses descritos anteriormente (Figura 10, Tabla 7).

Tabla 7. Test de igualdad de medias ajustadas y homogeneidad de pendientes (ANCOVA de 1 vía) para las tasas de crecimiento entre meses de ambos periodos.

Meses	Tasas de crecimiento		Tamaños a la edad	
	F	p	F	p
dic-dic	0,03	0,87	12,30	0,0009
ene-ene	7,50	0,01	10,23	0,002
feb-feb	1,20	0,29	19,05	0

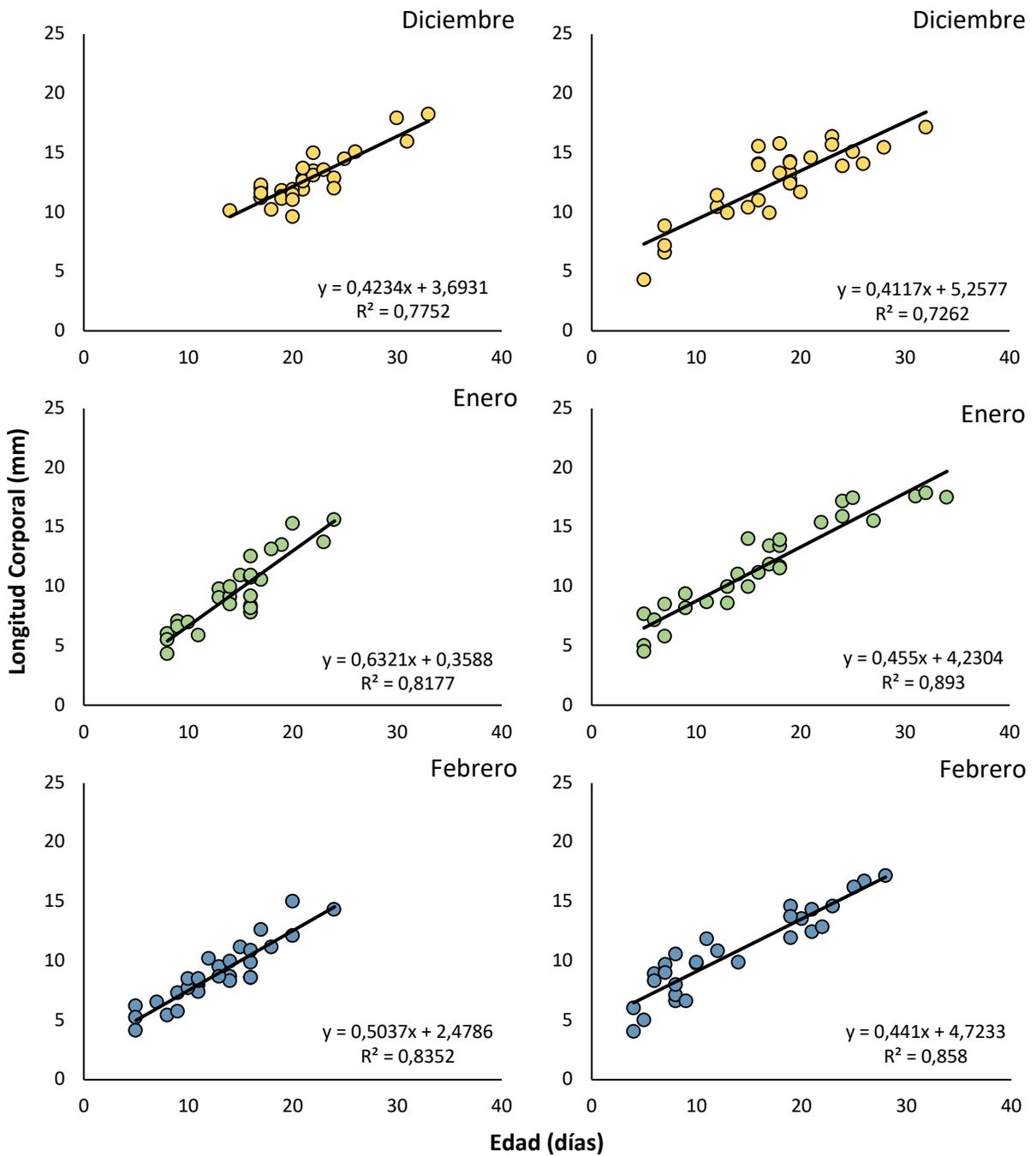


Figura 10. Modelos de regresión lineal (longitud corporal/Edad) entre los meses de ambos periodos. Las líneas representan las rectas de los modelos ajustados para cada mes. Los modelos de crecimiento del lado izquierdo corresponden al P1 y los del lado derecho al P2.

Tasa de crecimiento absoluta

Las TCA variaron entre 0,20 a 0,90 mm día⁻¹ con una media y desviación estándar de $0,48 \pm 0,05$ mm día⁻¹ durante el P1 y entre 0,23 a 1,04 mm día⁻¹ con una media y desviación estándar de $0,55 \pm 0,08$ mm día⁻¹ durante el P2. Ambos periodos no mostraron una distribución normal (Shapiro-Wilk: $W = 0,928, p < 0,05$; $W = 0,924, p < 0,05$), por lo tanto, se utilizó la mediana para generar los gráficos de las TCA. No hubo diferencias significativas en las TCA entre los meses de nacimiento del P1 (Kruskal-Wallis: $n = 80, H = 4,038, p = 0,132$) y entre los meses de nacimiento del P2 (Kruskal-Wallis: $n = 83, H = 1,393, p = 0,497$). Durante ambos periodos las TCA se mantuvieron constantes, sin embargo, las TCA de P2 mostraron valores más altos que el P1 (Figura 11, Tabla 8).

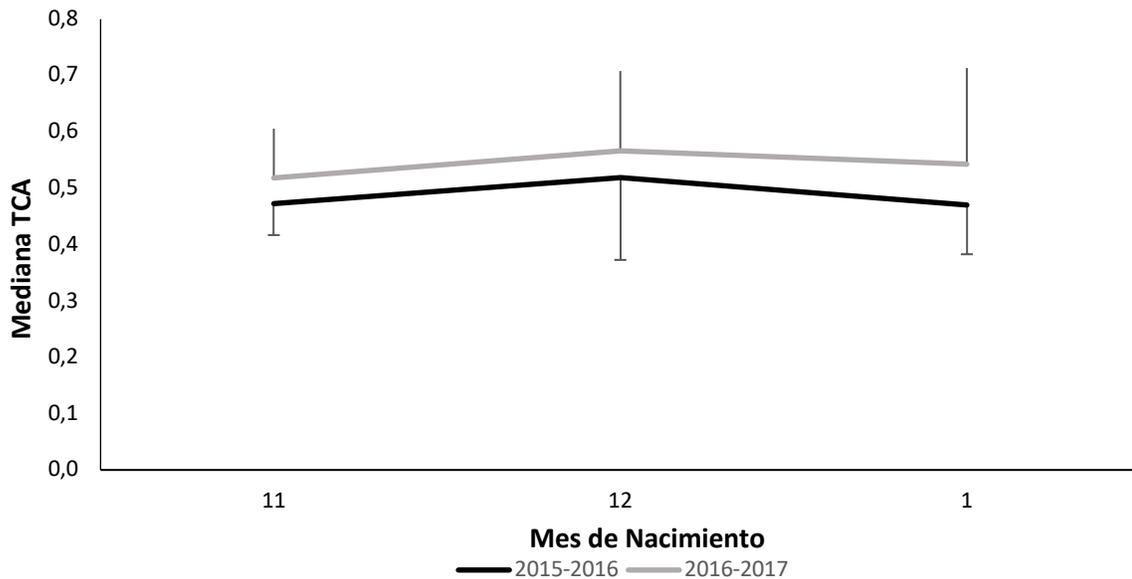


Figura 11. Mediana de las tasas de crecimiento absoluta por mes de nacimiento de ambos periodos. Las líneas perpendiculares a la recta corresponden a la desviación absoluta de la mediana.

Tabla 8. Parámetros obtenidos de las tasas de crecimiento absoluta por mes de nacimiento de ambos periodos. DAM corresponde a la desviación absoluta de la mediana.

Periodo	Mes de Nacimiento	N	Mediana TCA (mm*día⁻¹)	DAM
P1	Noviembre	28	0,472	0,056
	Diciembre	15	0,519	0,146
	Enero	37	0,470	0,087
P2	Noviembre	5	0,518	0,088
	Diciembre	41	0,566	0,142
	Enero	37	0,543	0,170

Retrocálculo de las fechas de eclosión

El análisis del retrocálculo permitió detectar la presencia de fechas de eclosión entre el 26 de octubre de 2015 hasta el 3 de febrero de 2016 para el P1, y entre el 26 de noviembre de 2016 hasta el 4 de febrero de 2017 para el P2. Durante el P1 se observaron 4 máximos de frecuencias de eclosión, las cuales ocurrieron el 16 de noviembre, 26 de diciembre, 9 y 23 de enero, en cambio, durante el P2 solo se observaron 2 máximos, ocurridos el 10 de diciembre de 2016 y el 26 de enero de 2017 (Figura 12).

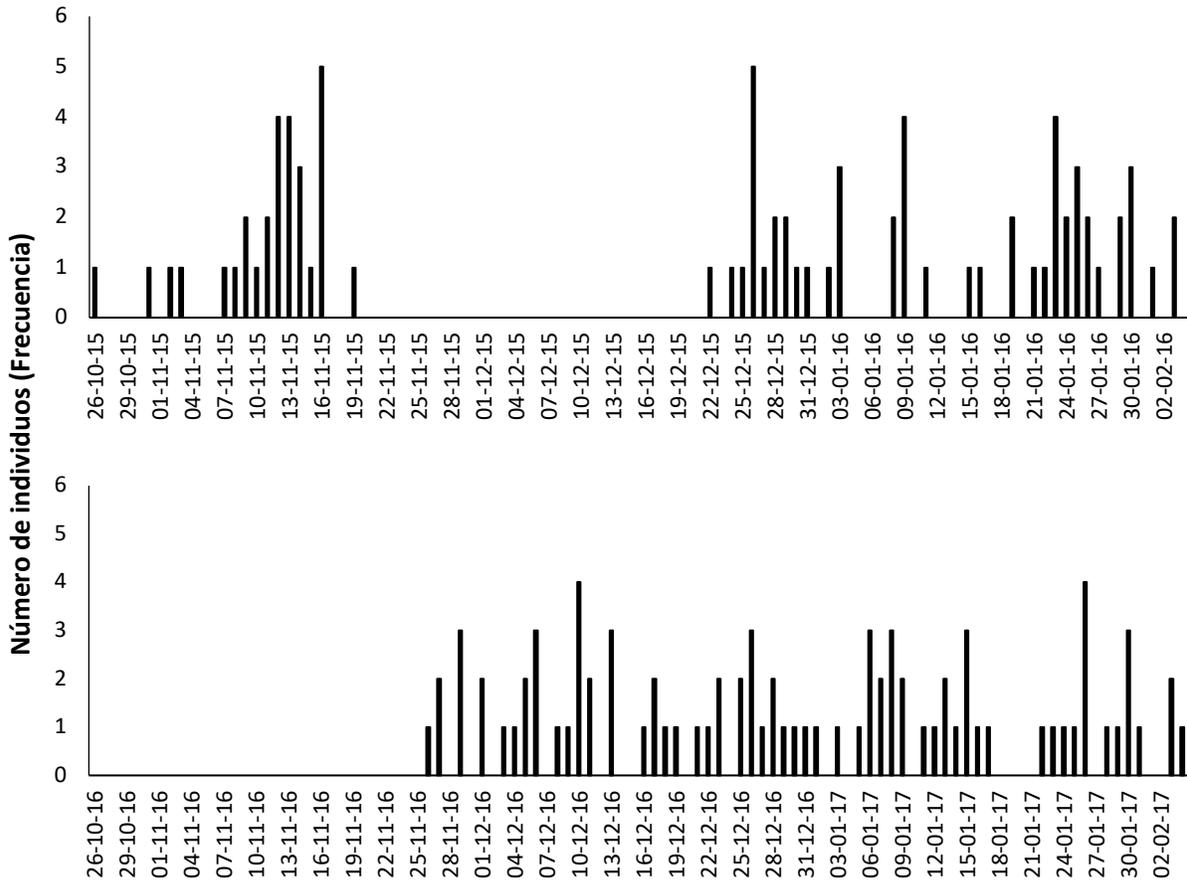


Figura 12. Distribución de frecuencias de eclosión durante los periodos de estudio. El gráfico superior corresponde al P1 y el gráfico inferior corresponde al P2.

Trayectoria de crecimiento

El crecimiento evaluado a partir del promedio del GM y del RO fue diferente en cada periodo. Durante el P1 hubo diferencias significativas en los grosores (RM-MANOVA: Wilks's Lambda; $F = 2,271$, $p < 0,05$) y en los radios (RM-MANOVA: Wilks's Lambda; $F = 2,745$, $p < 0,05$) entre cohortes mensuales. Sin embargo, durante el P2 no hubo diferencias en los grosores (RM-MANOVA: Wilks's Lambda; $F = 1,032$, $p > 0,05$) ni en los radios (RM-MANOVA: Wilks's Lambda; $F = 0,910$, $p > 0,05$), por lo tanto, los valores de GM y RO se mantuvieron homogéneos. Los GM para el P1, mostraron diferencias a partir del día 11 en adelante, mientras que el RO mostró diferencias en el día 1 y luego del día 15 (Tabla 9).

Tabla 9. ANOVA de 1 vía para el radio del otolito (RO) y grosor del microincremento (GO) en los días 1, 5, 10, 15 y 2, 6, 11, 16 respectivamente, durante el P1.

		Días de vida			
Estadísticos		1-2	5-6	10-11	15-16
RO	F	1,690	0,320	1,926	12,190
	p	0,172	0,807	0,150	<0,05
	Test Levene (p)	<0,05	0,05	0,259	0,356
	Test Welch F (p)	<0,05	0,303	0,130	<0,05
GM	F	0,381	0,003	15,140	7,939
	p	0,684	0,996	<0,05	<0,05
	Test Levene (p)	0,990	0,516	0,738	0,06
	Test Welch F (p)	0,696	0,995	<0,05	<0,05

Durante ambos periodos se pudo observar que las variaciones en el GM comenzaron luego de los primeros 13 a 15 días de vida y el RO aumento a medida que la larva crecía en edad (Figura 13, 14 y 15).

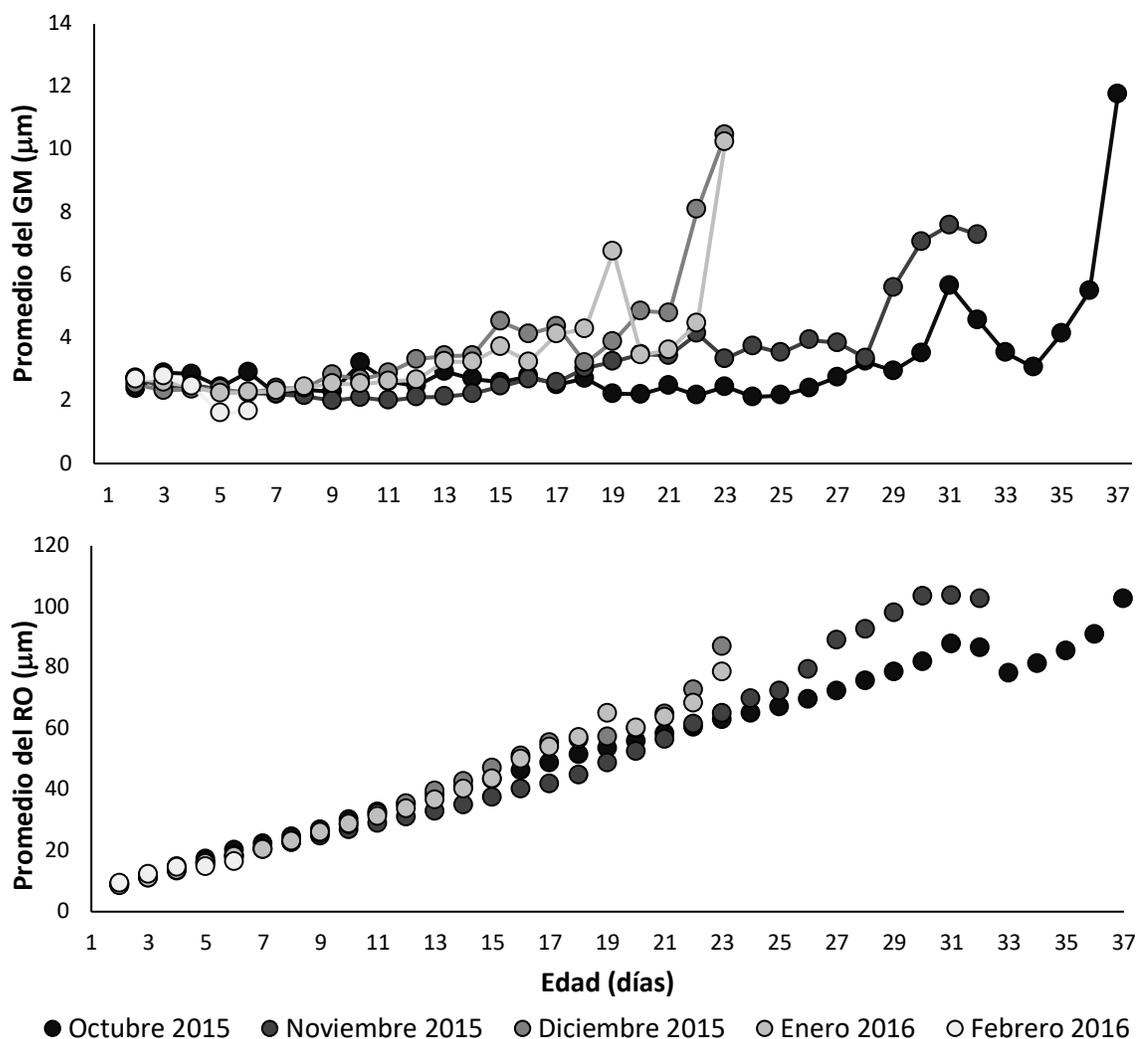


Figura 13. Relación entre el GM y RO con la edad. Para este gráfico se utilizaron todas las cohortes obtenidas en el P1.

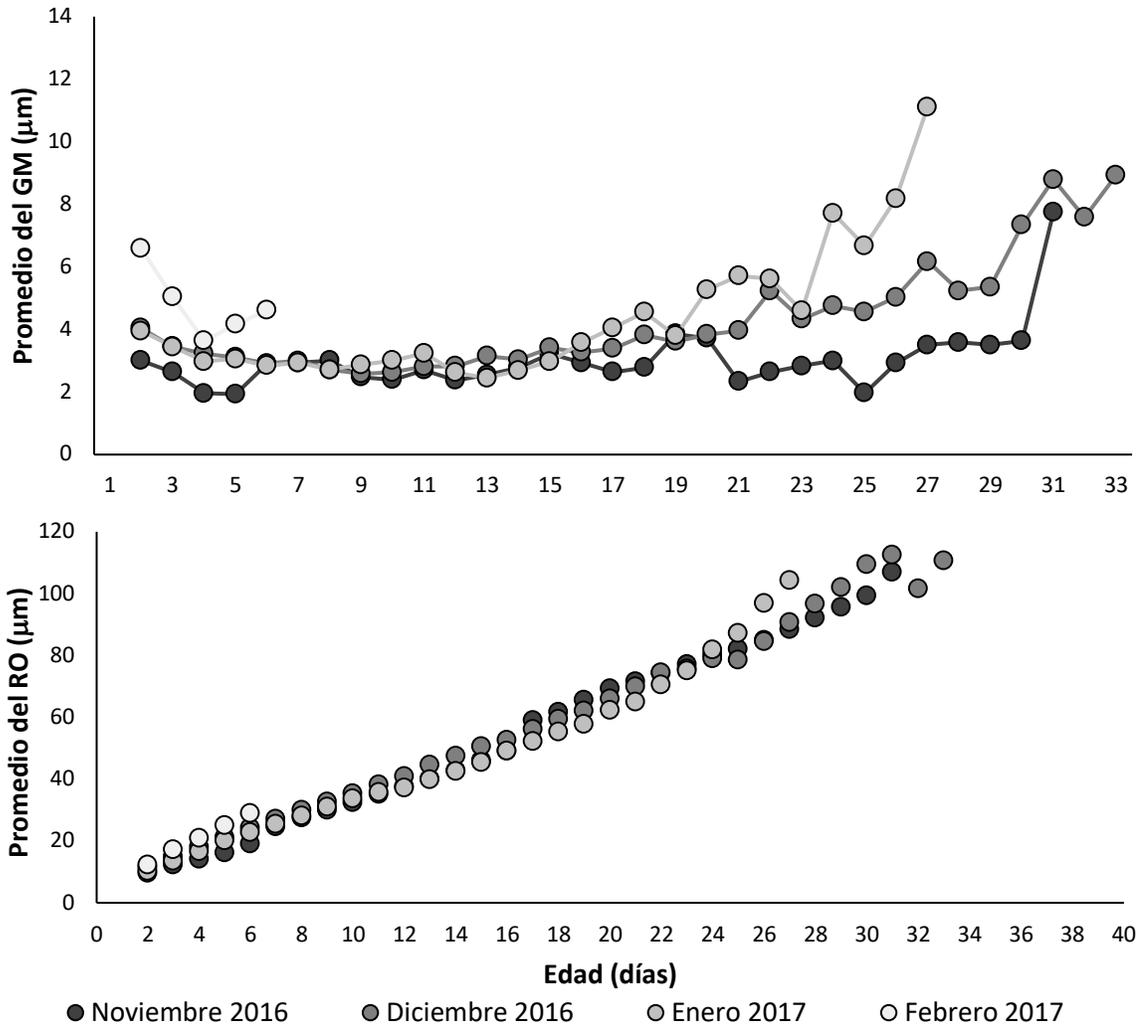


Figura 14. Relación entre el GM y RO con la edad. Para este gráfico se utilizaron todas las cohortes obtenidas en el P2.

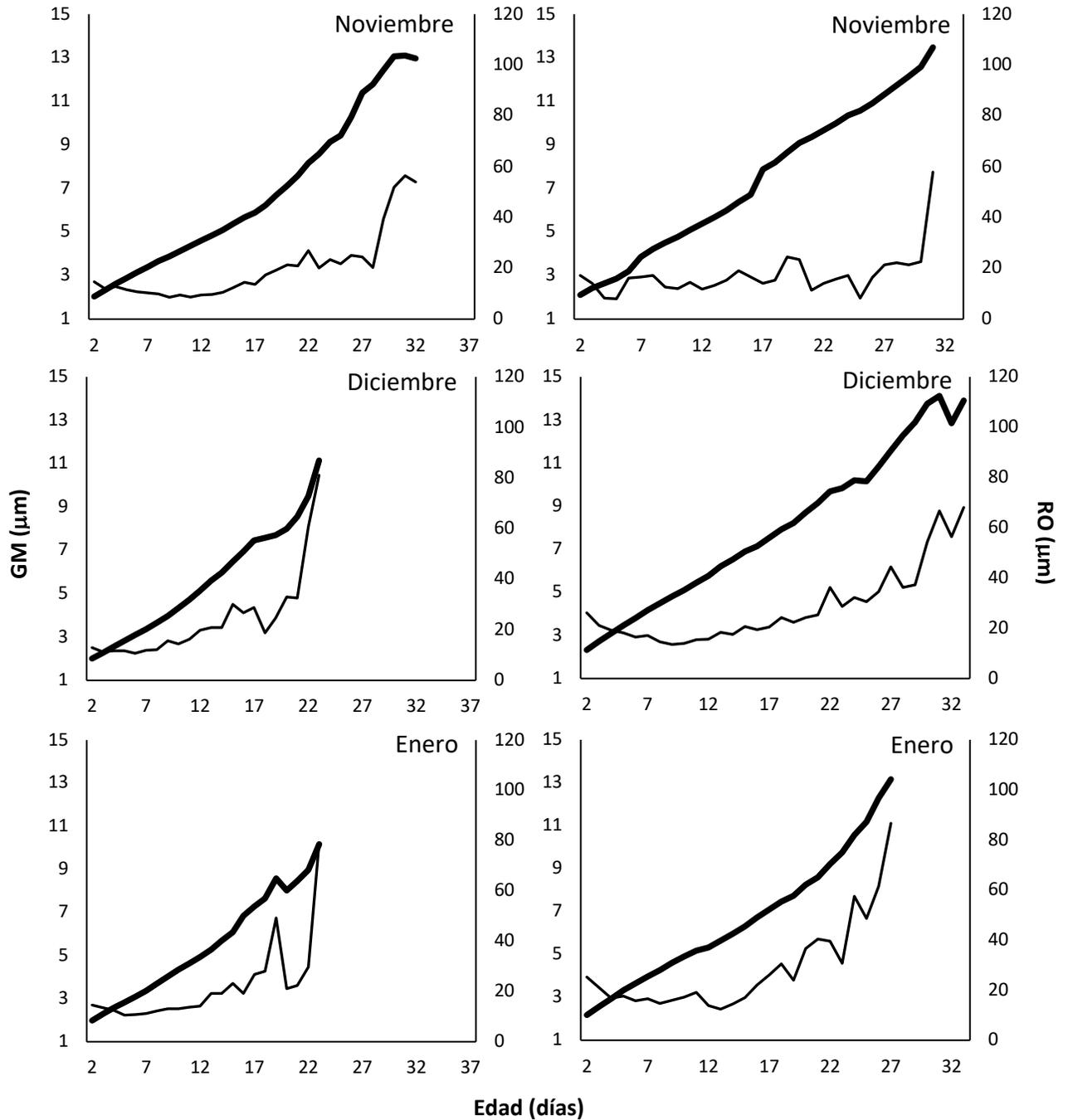


Figura 15. Trayectorias de crecimiento entre los meses de nacimiento de ambos periodos. Las líneas gruesas representan el promedio del RO y las delgadas el promedio del GM. Los gráficos del lado izquierdo corresponden al P1 y los del lado derecho al P2.

DISCUSIÓN

Las frecuencias de eclosión de las larvas de *E. ringens* muestran un desacople entre ambos periodos. En el P1 las fechas de eclosión tuvieron comienzo en octubre, mientras que en el P2 comenzaron durante noviembre, concentrándose ambos periodos a mediados de primavera. Con respecto a las tasas de crecimiento poblacional, los dos periodos tuvieron un crecimiento similar ($P1 = 0,48 \text{ mm día}^{-1}$; $P2 = 0,43 \text{ mm día}^{-1}$), aunque los tamaños al momento de la eclosión fueron diferentes, donde las larvas del P1 eclosionaron a los 2,45 mm y en el P2 a los 4,67 mm. En este caso, los tamaños a una misma edad también mostraron diferencias, siendo el P2 el que presentó mayores longitudes a una misma edad y, por lo tanto, larvas más grandes que en el P1. Sin embargo, al comparar las tasas de crecimiento por cohorte mensual (fechas de captura) dentro de un mismo periodo, se pudo observar diferencias. En el P1, la tasa de crecimiento más alta y los tamaños a la eclosión más bajos se estimaron durante el mes de enero ($0,63 \text{ mm día}^{-1}$ y $0,36 \text{ mm}$, respectivamente), en cambio, durante el P2 las tasas de crecimiento se mantuvieron constantes y no hubo diferencias en los tamaños a la eclosión. Al analizar los datos entre años y entre cohortes mensuales se observó que solo hubo diferencias significativas en las tasas de crecimiento entre los meses de enero ($P1 = 0,63 \text{ mm día}^{-1}$; $P2 = 0,45 \text{ mm día}^{-1}$) y no hubo diferencias en los tamaños a la edad entre los meses de estudio. En cuanto a las tasas de crecimiento absoluta de *E. ringens*, para ambos periodos el crecimiento se mantuvo constante durante todo el verano ($P1 = 0,20 \text{ a } 0,90 \text{ mm día}^{-1}$; $P2 = 0,23 \text{ a } 1,04 \text{ mm día}^{-1}$), cabe señalar que se eliminó el mes de febrero de este análisis ya que posee un n muestral bajo, produciendo que se sobrestimaran las TCA de ambos periodos. El retrocálculo de las

fechas de eclosión mostró un retraso de aproximadamente 1 mes durante el P2 respecto al P1 (noviembre y octubre). En el P1 se observaron diferencias entre el GM y el RO entre meses; estas diferencias se empezaron a notar luego de los 15 días de vida aproximadamente y durante el primer día de vida, respectivamente. Sin embargo, durante el P2 no se encontraron diferencias en ninguno de los casos.

En este estudio se observaron algunas diferencias en las tasas de crecimiento poblacional entre las cohortes de anchoveta entre periodos; estas diferencias pueden estar asociadas principalmente a las condiciones ambientales ocurridas durante cada verano. Díaz-Astudillo *et al.* (2019) describieron las condiciones oceanográficas en la Bahía El Quisco durante los mismos periodos analizados en el presente trabajo. Se encontraron diferencias interanuales notorias en toda el área de estudio. En el P1 se observó una ventana térmica de aproximadamente 20 °C durante enero y febrero, la cual no fue evidente en el P2. Además, el P1 mostró un calentamiento a finales de octubre con temperaturas medias más altas en verano (~1,5 °C), el cual coincide con la fase cálida del ENOS (El Niño – Oscilación del Sur), mientras que el P2 muestra un calentamiento a mediados de noviembre, con temperaturas más bajas durante verano ($T^{\circ}_{P1} = 18$ a 22 °C; $T^{\circ}_{P2} = 15$ a 18 °C) (Figura 16).

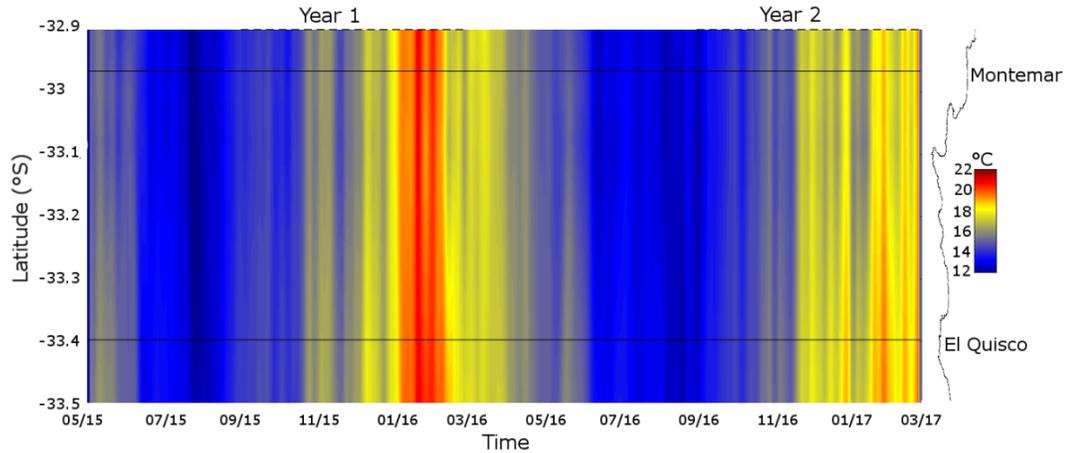


Figura 16. Diagrama de Hovmöller del promedio de TSM para los periodos de estudio. Figura extraída de Díaz-Astudillo *et al.* (2019).

Las variaciones de las condiciones ambientales son importantes en la vida de los peces, ya que pueden influir en muchos rasgos de la historia de vida temprana, por ejemplo, en el crecimiento, la sobrevivencia, en el tamaño del huevo y la eclosión, entre otras (Castro *et al.* 2001; Llanos-Rivera & Castro 2004, 2006; Landaeta *et al.* 2015; Contreras *et al.* 2017). Tarifeño *et al.* (2008) realizaron un estudio sobre el efecto de la temperatura en el desarrollo de los huevos de *E. ringens* en dos localidades, Antofagasta y Talcahuano. En este estudio se observó que el tiempo de eclosión disminuía con el aumento de la temperatura, sugiriendo que un aumento de esta acelera el desarrollo del embrión y, en consecuencia, eclosionarían más rápido, induciendo un efecto ecológico significativo cuando ocurren eventos de calentamiento en el medio ambiente (Cubillos *et al.* 2007; Tarifeño *et al.* 2008). Por lo tanto, los resultados sugieren que una disminución (P1) o un

aumento (P2) en el tiempo de desarrollo de los embriones podría afectar el éxito de la eclosión, la sobrevivencia y el reclutamiento de las larvas.

Como se ha descrito anteriormente, la temperatura también puede influir en el crecimiento de los peces. Varios autores han encontrado una estrecha relación entre el crecimiento somático y el ambiente, siendo la temperatura superficial del mar (TSM) y la disponibilidad del alimento los factores más discutidos (Heath 1992; Takasuka & Aoki 2006; Hwang *et al.* 2006; Contreras *et al.* 2017). En un estudio realizado con larvas de anchoveta japonesa *E. japonicus* al oeste del Pacífico Nororiental, se encontró que un aumento progresivo en la TSM promueve el crecimiento somático de los individuos hasta un cierto punto (condiciones óptimas). Sin embargo, al superar este óptimo se llega a un punto de ruptura (condiciones hiper-óptimas), donde el crecimiento somático disminuye debido a una tasa metabólica creciente (Takasuka & Aoki 2006). Al analizar el crecimiento poblacional de *E. ringens* durante el presente estudio, estos tuvieron un crecimiento similar a lo descrito por otros autores en pelágicos pequeños dentro del SCH durante otras estaciones (Tabla 10). No obstante, al comparar el crecimiento por cohorte mensual, se encontró un aumento en las tasas de crecimiento durante el P1, el cual alcanzó su máximo en enero ($0,63 \text{ mm día}^{-1}$) con una disminución al mes siguiente ($0,50 \text{ mm día}^{-1}$). Este resultado concuerda con el aumento de las temperaturas durante las fechas descritas por Díaz-Astudillo *et al.* (2019) y con lo planteado por Takasuka & Aoki (2006). Por lo tanto, el aumento en las TC de ese mes pudo haber ocurrido principalmente por las altas temperaturas registradas, generando condiciones óptimas para el crecimiento de la anchoveta y, al superar estas temperaturas, se ocasionó una disminución en el crecimiento

(condiciones hiper-óptimas). A pesar de que el P1 haya sido el verano con mayores temperaturas registradas durante enero y febrero, no fueron lo suficientemente grandes para alterar las tasas de crecimiento poblacional, siendo similares entre el P1 y el P2 (0,48 mm día⁻¹ y 0,43 mm día⁻¹, respectivamente). Sin embargo, además de la temperatura hay otras variables no descritas en este estudio que pueden afectar las tasas de crecimiento y las condiciones fisiológicas de las larvas, por ejemplo, la disponibilidad de alimento, la salinidad, el oxígeno disuelto y los contaminantes (Takasuka & Aoki 2006; Takahashi *et al.* 2012; Fernández-General 2018). Para dilucidar estos resultados se debería realizar un análisis exhaustivo de las variables anteriormente mencionadas durante los periodos de estudio.

Tabla 10. Comparación de las tasas de crecimiento larval encontradas para peces pelágicos en el Sistema de Corrientes de Humboldt. MC corresponde al modelo de crecimiento.

Zona	Localidad	Estudio	Especie	TC (mm*día ⁻¹)	MC
Norte	Antofagasta	Contreras <i>et al.</i> 2017	<i>E. ringens</i>	0,50 – 0,85	Gompertz
	Antofagasta	Plaza <i>et al.</i> 2018	<i>E. ringens</i>	0,56	Gompertz
	Talcahuano	Herrera <i>et al.</i> 1985	<i>E. ringens</i>	0,45	Gompertz
	Talcahuano	Hernández & Castro 2000	<i>E. ringens</i>	0,47	Lineal
Centro-Sur	El Quisco	Molina-Valdivia 2018	<i>E. ringens</i>	0,34 – 0,98	Lineal
	El Quisco	Este estudio	<i>E. ringens</i>	0,41 – 0,63	Lineal
	El Quisco	Rodríguez-Valentino 2016	<i>S. bentincki</i>	0,31 – 0,42	Lineal
	El Quisco	Molina-Valdivia 2018	<i>S. bentincki</i>	0,13 – 0,43	Lineal

Las TCA indicaron que las larvas crecen de manera similar en ambos periodos. Esto coincide con la TC poblacional descrita anteriormente, en la cual tampoco se encontraron diferencias. En ambos periodos las TCA se mantienen constantes durante todo el verano. Sin embargo, el P2 mostró valores más altos que el P1.

Durante el P1, la fase cálida del ENOS ocasionó una disminución en el estrés del viento, lo que generó altas temperaturas, una marcada estratificación térmica y una reducción en la intensidad de la surgencia costera. Por el contrario, durante el P2 ocurrió todo lo inverso; menores temperaturas, mezcla de la columna de agua y fuertes eventos de surgencia (Díaz-Astudillo *et al.* 2019). Estas condiciones y en especial la surgencia son determinantes sobre los patrones de distribución del zooplancton (Márquez *et al.* 2009), aumentando la abundancia de copépodos y eufáusidos, principales ítems-presa de la anchoveta (Medina *et al.* 2015). Por lo tanto, se esperaría que durante el verano menos cálido (P2) haya una mayor disponibilidad de alimento en el medio, lo que favorecería a la anchoveta y provocara que su crecimiento se mantuviera durante el periodo a pesar de las menores temperaturas.

Los tamaños al momento de la eclosión, estimados desde el ajuste de crecimiento, fueron diferentes entre periodos y entre meses de cada periodo, siendo el P2 el que mostró mayores longitudes que el P1. Llanos-Rivera & Castro (2006) mediante experimentos con larvas de anchoveta con saco vitelino, encontraron que a mayores temperaturas las larvas eclosionaban con tamaños más pequeños y que a temperaturas intermedias estas alcanzaban longitudes de eclosión máximos. Esto concuerda con los resultados de este estudio, ya que durante el P1 se registraron las mayores temperaturas, lo que ocasionó tamaños de eclosión

más pequeños, y a su vez, durante el P2 se registraron temperaturas más bajas y tamaños de eclosión más grandes. Es importante señalar que las larvas que eclosionan más grandes poseen mayor resistencia a la inanición (periodo crítico) y muestran mayor flexibilidad en la selección de presas al momento de la primera alimentación, lo que beneficiaría su sobrevivencia (Llanos & Castro 2004, 2006). Esta propuesta se asimila a la hipótesis del mecanismo “más grandes es mejor” (*bigger is better mechanism*) la que considera que la mortalidad es selectiva por tamaño (Anderson 1988; Fernández-General 2018) y, por lo tanto, se esperaría que durante el P1 hubiera más mortalidad respecto al P2. Aunque este resultado es coherente con la evidencia existente, es recomendable que sea verificado con cultivos experimentales *in situ*. Ya que los tamaños al momento de la eclosión fueron estimados en este estudio desde el modelo lineal de crecimiento, con lo cual el tamaño es dependiente de las tasas de crecimiento. En este caso, según el modelo lineal, las larvas que muestran un crecimiento rápido (pendiente pronunciada) tendrán tamaños a la eclosión más pequeños, mientras que los de crecimiento lento tendrán tamaños más grandes.

En cuanto a la trayectoria de crecimiento, en el P1 se encontraron diferencias en el RO durante el primer día de vida y después a los 15 días de vida, por lo tanto, entre este rango de edades (5 y 10 días) no hubo variaciones en el RO. Por otra parte, también se encontraron diferencias en el GM, aunque este solo se vio afectado luego de la primera semana de vida (10 y 15 días). Durante el P2 no hubo diferencias en el RO y en el GM durante los meses de estudio. Las diferencias del RO durante el día 1, pueden estar asociadas principalmente a un efecto parental. Varios estudios han enfatizado el potencial de la fisiología materna para influir en la descendencia y mantener la variabilidad en la

morfología de la población, este mecanismo tiene como resultado final comunicar las condiciones ambientales de la madre a la descendencia (McCormick 1998; Marteinsdottir & Steinarsson 1998; Berkeley *et al.* 2004). Las contribuciones maternas adoptan muchas formas que influyen directamente en las reservas nutricionales endógenas (vitelo) y en el desarrollo de las larvas (Green & McCormick 2005), ya sea favoreciendo o no a estas. La cantidad o calidad del vitelo proporcionado depende de la condición, el nivel de estrés y las hormonas de la madre; un estudio realizado en un pez de arrecifes de coral explicó que una elevación en la concentración de cortisol da lugar a tasas de crecimiento y larvas más pequeñas y, en contraste, elevaciones en las concentraciones de testosterona materna da lugar a mayores reservas nutricionales. Estas concentraciones pueden variar por muchos factores que estresan a la madre; disputas territoriales, competencia, densidad poblacional, variables ambientales, etcétera (McCormick 1998, 1999). Por lo tanto, las diferencias en el RO entre los meses del P1 se pueden atribuir al efecto parental descrito anteriormente, y a un efecto de la temperatura sobre las madres durante los meses descritos.

En cuanto a las diferencias en el RO y GM encontradas durante los meses del P1, estas se pueden atribuir a las condiciones ambientales descritas en dicho periodo. Varios estudios han señalado una influencia de los factores ambientales como la temperatura y la disponibilidad de alimento en el crecimiento del otolito (Hare & Cowen 1995; Otterlei *et al.* 2002; Stormer & Juanes 2016). La respuesta del crecimiento del otolito frente a estos cambios puede presentar retrasos prolongados (3 a 7 días) o cortos (de 1 a 3 días) (Hare & Cowen 1995; Plaza *et al.* 2006), aunque esto varía según la especie y las condiciones en las que se presente. En este caso, la temperatura también puede influir en la productividad del

plancton, generando más efectos sobre el crecimiento del pez y del otolito, al haber mayores o menores cantidades de alimento. Durante los meses descritos se observaron fluctuaciones en las temperaturas de aproximadamente 2 °C, esto pudo haber generado la diferencia en las trayectorias de crecimiento. Fey (2006) explicó que un aumento en las temperaturas, hasta un óptimo, eleva las tasas de crecimiento del otolito y a su vez el perímetro de este. Sin embargo, cuando la temperatura sobrepasa este óptimo, ocurre un aumento en la tasa metabólica del pez, reduciendo su crecimiento somático y el tamaño del otolito si es que estos ocurrieran en una proporción constante (acoplamiento), aunque la tasa de crecimiento del otolito se controla más por la temperatura que por el crecimiento somático (Mosegaard *et al.* 1988; Fey 2006). No obstante, algunos estudios han indicado una respuesta compensatoria en el tamaño del otolito y el crecimiento somático cuando las temperaturas vuelven a las óptimas para la especie (Stormer & Juanes 2016). Los resultados de este estudio indican que, en un enfoque global, ambos periodos no muestran diferencias significativas en los parámetros descritos entre años. No obstante, en un enfoque de modelos se observa que el P1 fue mucho más heterogéneo con respecto a los rasgos de historia de vida temprana, que los estimados en el P2. Esto indicaría que la escala temporal de las forzantes ambientales descritas anteriormente podría condicionar la variabilidad en el crecimiento larval. Finalmente, estos resultados dan cuenta de como el crecimiento, la fisiología y el comportamiento de los peces están influidos por las variables ambientales desde el estado larval. Dada la utilidad de la microestructura de otolitos como un registro individual del tamaño y el crecimiento diario, es importante examinar a fondo los factores que podrían afectar su crecimiento mediante cultivos experimentales en condiciones similares a su ambiente.

CONCLUSIONES

- En un enfoque global las larvas de anchoveta presentaron un crecimiento poblacional similar entre ambos periodos (verano 2015-2016 y 2016-2017).
- En un enfoque de modelos las larvas de anchoveta presentaron diferencias en el crecimiento por cohortes, siendo el verano 2015-2016 el año más variable entre cohortes.
- Los tamaños al momento de la eclosión fueron mas pequeños durante el verano 2015-2015 con respecto al verano siguiente, probablemente a causa de las diferentes temperaturas de cada año.
- Durante el verano del 2015-2016 el crecimiento y el tamaño del otolito presentaron mayores fluctuaciones, mientras que en el verano siguiente hubo menos variabilidad.

Por lo tanto, según los resultados descritos anteriormente, se acepta la hipótesis de este estudio, ya que los rasgos de historia de vida temprana de la anchoveta presentaron alta variabilidad que pudo haber estado determinado por las condiciones ambientales de dichos periodos.

LITERATURA CITADA

Anderson J. 1988. A Review of Size Dependent Survival During Pre-Recruit Stages of Fishes in Relation to Recruitment. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 8: 55-66.

Araya M & L Cubillos. 2002. El análisis retrospectivo del crecimiento en peces y sus problemas asociados. *Gayana* 66(2): 161-179.

Balza M, M Lemus & B Marín. 2007. Tasa de crecimiento en larvas de *Sardinella aurita* Valenciennes, 1847 (Pisces: Clupeidae) del morro de Puerto Santo, Venezuela. *Interciencia* 32(5): 333-338.

Beamish RJ & DDA Fournier. 1981. A method for comparing the precision of a set of age determinations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38(8): 982-983.

Berkeley S, C Chapman & S Sogard. 2004. Maternal age as a determinant of larval growth and survival in a marine fish, *Sebastes melanops*. *Ecology* 85(5): 1258-1264.

Bernal P, F Robles & O Rojas. 1983. Variabilidad física y biológica en la región meridional del sistema de corrientes Chile-Perú. *FAO Fish* 291: 683-711.

Brown CA & SH Gruber. 1988. Age assessment of the lemon shark, *Negaprion brevirostris*, using tetracycline validated vertebral centra. *Copeia* 3: 747-753.

Campana S & D Neilson. 1985. Microstructure of fish otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42: 1014-1032.

Campana SE. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of Fish Biology* 59: 197-242.

Canales T & E Leal. 2009. Parámetros de historia de vida de la anchoveta *Engraulis ringens* Jenyns, 1842, en la zona centro norte de Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 44(1): 173-179.

Castro L & E Hernández. 2000. Early Life Survival of the Anchoveta *Engraulis ringens* Off Central Chile during the 1995 and 1996 Winter Spawning Seasons. *Transactions of the American Fisheries Society* 129: 1107-1117.

Castro L, A Llanos-Rivera, J Blanco, E Tarifeño, R Escribano & MF Landaeta. 2001. Influence of latitude variations in spawning habitat characteristics on the early life history traits of the anchoveta, *Engraulis ringens*, off northern and central Chile. *Globec Report* 16: 42-45.

Castro L, G Salinas & E Hernández. 2000. Environmental influences on winter spawning of the anchoveta *Engraulis ringens* off central Chile. *Marine Ecology Progress Series* 197: 247-258.

Contreras J, C Rodríguez-Valentino, M Landaeta, G Plaza, M Castillo & M Alvarado-Niño. 2017. Growth and mortality of larval anchoveta *Engraulis ringens*, in northern Chile during winter and their relationship with coastal hydrographic conditions. *Fisheries Oceanography* 23: 603-614.

Cubillos L, C Alarcón, C Castillo-Jordán, G Claramunt, C Oyarzún & S Gacitúa. 2011. Spatial and temporal changes in batch fecundity of common sardine and anchovy off central and southern Chile (2002-2007). *Ciencias Marinas* 37(4B): 547-564.

Cubillos L, M Canales, D Bucarey, A Rojas & R Alarcón. 1999. Época reproductiva y talla media de primera madurez sexual de *Strangomera bentincki* y *Engraulis ringens* en el período 1993-1997, en la zona centro-sur de Chile. *Investigaciones Marinas* 27: 73-85.

Cubillos L, P Ruiz, G Claramunt, S Gacitúa, S Núñez, L Castro, K Riquelme, C Alarcón, C Oyarzún & A Sepúlveda. 2007. Spawning, daily egg production, and spawning stock biomass estimation for common sardine (*Strangomera bentincki*) and anchovy (*Engraulis ringens*) off central southern Chile in 2002. *Fisheries Research* 86: 228-240.

Díaz-Astudillo M, MF Landaeta, V Bernal-Durán, MI Castillo, M Alvarado-Niño & D Alarcón. 2019. The influence of regional and local oceanography in early stages of marine fishes from temperate rocky reefs. *Marine Biology Research* 166:42.

Díaz-Astudillo M, MI Castillo, MA Cáceres, G Plaza & MF Landaeta. 2017. Oceanographic and lunar forcing affects nearshore larval fish assemblages from temperate rocky reefs. *Marine Biology Research* 13(10):1015-1026.

FAO. 1991. Determinación del crecimiento de peces óseos en base a la microestructura de los otolitos. <<http://www.fao.org/docrep/006/t0529s/T0529S01.htm#ch1>>.

Fernández-General B. 2018. Influencia de la variabilidad ambiental costera sobre la historia de vida temprana del tramboyo *Auchenionchus crinitus* (Jenyns 1842) frente a

Chile Central, utilizando microestructura de los otolitos. Tesis de pregrado, Facultad de Ciencias del Mar y de Recursos Naturales, Universidad de Valparaíso, Valparaíso, 81 pp.

Fey DP. 2006. The effect of temperature and somatic growth on otolith growth: the discrepancy between two clupeid species from a similar environment. *Journal of Fish Biology* 69: 794-806.

García I & G Nevada. 2001. Patrones morfológicos del otolito *sagitta* de algunos peces óseos del mar peruano. *Boletín* 20(1-2): 1-83.

Goicochea C, J Mostacero, P Moquillaza, T Dioses, Y Topiño & R Guevara-Carrasco. 2013. Validación del ritmo de formación de los anillos de crecimiento en otolitos del jurel *Trachurus murphyi* Nichols 1920. *Revista Peruana de Biología* 20(1): 53-60.

Graco M, J Ledesma, G Flores & M Girón. 2007. Nutrientes, oxígeno y procesos biogeoquímicos en el sistema de surgencias de la corriente de Humboldt frente a Perú. *Revista Peruana de Biología* 14(1): 117-128.

Green B & M McCormick. 2005. Maternal and paternal effects determine size, growth and performance in larvae of a tropical reef fish. *Marine Ecology Progress Series* 289: 263-272.

Hare J & R Cowen. 1995. Effect of age, growth rate, and ontogeny on the otolith size – fish size relationship in bluefish, *Pomatomus saltatrix*, and the implications for back-calculation of size in fish early life history stages. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52: 1909-1922.

Heath MR. 1992. Field investigations of the early life stages of marine fish. *Advances in Marine Biology*. 28:1–174.

Hernandez E & L Castro. 2000. Larval growth of the anchoveta *Engraulis ringens* during the winter spawning season off central Chile. *Fishery Bulletin* 98: 704-710.

Hernández-Miranda E, AT Palma & FP Ojeda. 2003. Larval fish assemblages in nearshore coastal waters off central Chile: temporal and spatial patterns. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 56: 1074-1092.

Herrera G, E Aguilera, G Castillo & P Bernal. 1985. Growth of anchovy larvae *Engraulis ringens* in central Chile, determined by daily increment counts in otoliths. *Biología Pesquera* 14: 11-15.

Hwang SD, MH Song, TW Lee, GA McFarlane & JR king. 2006. Growth of larval Pacific anchovy *Engraulis japonicus* in the Yellow Sea as indicated by otolith microstructure analysis. *Journal of Fish Biology* 69: 1756-1769.

Landaeta MF, J Contreras, C Bustos & A Pérez-Matus. 2015. Growth and condition of larval rockfish in a Patagonian fiord-type in let: role of hydrographic conditions and food availability. *Aquatic Ecology* 49: 573-584.

Llanos-Rivera A & L Castro. 2004. Latitudinal and seasonal egg-size variation of the anchoveta (*Engraulis ringens*) off the Chilean coast. *Fishery Bulletin* 102(1): 207-212.

Llanos-Rivera A & L Castro. 2006. Inter-population differences in temperature effects on *Engraulis ringens* yolk-sac larvae. *Marine Ecology Progress Series* 312: 245-253.

Márquez B, J Díaz-Ramos, L Troccoli, B Marín & R Varela. 2009. Densidad, biomasa y composición del zooplancton, en el estrato superficial de la cuenca de Cariaco, Venezuela. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 44(3): 739-749.

Marteinsdottir G & A Steinarsson. 1998. Maternal Influence on the size and viability of Iceland cod *Gadus morhua* eggs and larvae. *Journal of Fish Biology* 52: 1241-1258.

Martínez J, M Chávez, J Tello & A Morales. 2007. Utilización de otolitos como herramienta en la determinación de especies. *Revista de Zoología* 18: 13-18.

McCormick M. 1998. Behaviorally induced maternal stress in a fish influences progeny quality by a hormonal mechanism. *Ecology* 79(6): 1873-1883.

McCormick M. 1999. Experimental test of the effect of maternal hormones on larval quality of a coral reef fish. *Oecología* 118: 412-422.

Medina M, L Herrera, J Castillo, J Jaque & N Pizarro. 2015. Alimentación de la anchoveta (*Engraulis ringens*) en el norte de Chile (18°25'-25°40'S) en diciembre de 2010. *Latin American Journal of Aquatic Research* 43(1): 46-58.

Molina-Valdivia V. 2018. Crecimiento y sobrevivencia larval de la sardina común *Strangomera bentincki* (Norman, 1936) y de la anchoveta *Engraulis ringens* (Jenyns, 1942) durante el ciclo lunar en la bahía El Quisco, Chile Central. Tesis de pregrado, Facultad de Ciencias del Mar y de Recursos Naturales, Universidad de Valparaíso, Valparaíso, 77 pp.

Morales-Nin B. 2000. Review of the growth regulation processes of otolith daily increment formation. *Fisheries Research* 46: 53-67.

Mosegaard H., H. Svedäng & K. Taberman. 1988. Uncoupling of somatic and otolith growth rates in Arctic char (*Salvelinus alpinus*) as an effect of differences in temperature response. *Journal of Fisheries Aquatic Science* 45:1514-1524.

Muñoz D. 1992. Estimación de edad y crecimiento de la “pacora” (*Plagioscion surinamensis* Bleeker, 1873) por medio de la comparación de los métodos de análisis de distribución de frecuencias y las marcas en escamas y otolitos. *Acta amazonica* 22(3): 396-380.

Narváez D, E Poulin, G Leiva, E Hernández, J Castilla & S Navarrete. 2004. Seasonal and spatial variation of nearshore hydrographic conditions in central Chile. *Continental Shelf Research* 24: 279-292.

Niklitschek E, C Garcés, P Toledo. 2018. Determinación de unidades poblacionales de anchoveta (*Engraulis ringens*) en Chile. Proyecto FIPA 2015-22, Centro i-mar, Universidad de Los Lagos, Puerto Montt, 224 pp.

Orellana M & F Balbontín. 1983. Estudio comparativo de las larvas de Clupeiformes de la costa de Chile. *Revista de Biología Marina* 19(1): 1-46.

Otterlei E, A Folkvord & G Nyhammer. 2002. Temperature dependent otolith growth of larval and early juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Journal of Marine Science* 59: 401-410.

Pannella G. 1971. Fish otoliths: daily growth layers and periodical patterns. *Science* 173(4002): 1124-1127.

Peñailillo J & M Araya. 1996. Momento de formación y periodicidad de los microincrementos de crecimiento en otolitos de larvas de pejerrey (*Austromenidia regia*) mantenidas en laboratorio. *Investigaciones Marinas* 24: 31-38.

Plaza G, F Cerna, MF Landaeta, A Hernández & J Contreras. 2018. Daily growth patterns and age-at-recruitment of the anchoveta *Engraulis ringens* as indicated by a multi-annual analysis of otolith microstructure across developmental stages. *Journal of Fish Biology* 93: 370-381.

Plaza G, H Honda, H Sakaji & K Nashida. 2006. Patterns of growth in the early life history of the round herring *Etrumeus teres*. *Journal of Fish Biology* 68: 1421-1435.

Ramírez T & B Marín. 2006. Edad y crecimiento en larvas de *Sardinella aurita* (Pisces: Clupeidae) del nororiente de Venezuela, mediante el análisis de sus otolitos. *Ciencias Marinas* 32(3): 559-567.

Rodríguez-Valentino C. 2016. Crecimiento larval de la sardina común *Strangomera bentincki* (Norman, 1936) de la zona central de Chile: Variabilidad 2010-2013. Tesis de pregrado, Facultad de Ciencias del Mar y de Recursos Naturales, Universidad de Valparaíso, Valparaíso, 60 pp.

SERNAPESCA. 2018. Anuarios estadísticos; desembarques totales por región y año. <<http://www.sernapesca.cl/informes/estadisticas>>.

Stomer D & F Juanes. 2016. Effects of temperature and ration on the otolith-to-somatic size relationship in juvenile Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*): a test of the direct proportionality assumption. *Marine and Freshwater Research* 67: 913-924.

Takahashi M, M McCormick, P Munday & G Jones. 2012. Influence of seasonal and latitudinal temperature variation on early life-history traits of a coral reef fish. *Marine and Freshwater Research* 63 (10): 856-864.

Takasuka A & I Aoki. 2006. Environmental determinants of growth rates for larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in different waters. *Fisheries Oceanography* 15(2): 139-149.

Tarifeño E, M Carmona, A Llanos-Rivera & LR Castro. 2008. Temperature effects on the anchoveta *Engraulis ringens* egg development: do latitudinal differences occur? *Environmental Biology of Fishes* 81: 387-395.

Yáñez E, M Barbieri & C Silva. 2003. Fluctuaciones ambientales de baja frecuencia y principales pesquerías pelágicas chilenas. <
https://www.researchgate.net/publication/267799119_Fluctuaciones_Ambientales_de_Baja_Frecuencia_y_Principales_Pesquerias_Pelagicas_Chilenas>.