

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

CARRERA DE BIOLOGÍA MARINA

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

VICTOR ALEXANDER MOLINA VALDIVIA

2018

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

COMISIÓN DE TÍTULO

Dr. Mauricio Landaeta Díaz

Director

Universidad de Valparaíso

Dr. Guido Plaza Pastene

Miembro de la comisión

Pontificia Universidad Católica de Valparaíso

Fernando Balbontín Cavada

Miembro de la comisión

Universidad de Valparaíso

TABLA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS	4
ÍNDICE DE TABLAS	5
ÍNDICE DE FIGURAS.....	6
RESUMEN	78
INTRODUCCIÓN	89
OBJETIVOS	16
HIPÓTESIS	17
MATERIALES Y MÉTODOS	18
Área de estudio	18
Muestreo en terreno	19
Laboratorio.....	20
Lectura de otolitos.....	21
Tasas de crecimiento	22
Tasas de Mortalidad	24
Relación entre crecimiento somático y el tamaño del otolito	25
Retrocálculo de fechas agotamiento del saco vitelino	28
RESULTADOS.....	30
Abundancia larval	30
Morfología de los otolitos	35
Crecimiento.....	37
Mortalidad.....	43
Fechas de primera alimentación	46
Tasas de Crecimiento Individual	49
Efecto del crecimiento.....	52
Trayectoria del Crecimiento	55
DISCUSION	57
LITERATURA CITADA.....	69

AGRADECIMIENTOS

Primero que todo quiero agradecer a mi familia, mis padres Víctor y María Ines, y a mis hermanos Luciano, Agustín y Lucas por todo el cariño y apoyo incondicional desde siempre y sobre todo en la extensa realización y desarrollo de esta tesis. Además de siempre motivar mi crecimiento personal y como un profesional integro siempre dispuesto a ayudar en un equipo de trabajo.

También debo agradecer a mi comisión y en especial a mi director de tesis, el Dr. Mauricio Landaeta, por su paciencia y por la disposición constante a ayudar en mi formación profesional e incentivar mi curiosidad científica desde la realización de mi seminario de investigación y todo el tiempo que conllevó esta tesis. Agradezco al equipo LABITI por el apoyo y sobre todo por la paciencia ante “apacible” personalidad del día a día, de la cual también se vieron influenciados mis compañeros Rodrigo Alarcón, Javiera Veloso, Diego Bravo, Pía León, Beatriz Salgado y María José Jeneral que estuvieron presentes desde el comienzo y formaron parte importante en el desarrollo de esta carrera.

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla		Pag.
1	Parámetros comparativos entre el modelo lineal y el modelo de Gompertz. AIC corresponde al valor del criterio de Akaike.	39
2	Test de igualdad de medias ajustadas y homogeneidad de pendientes (ANCOVA de una vía) para las tasas de crecimiento de larvas de <i>Strangomera bentincki</i> estimadas para cada fecha.....	39
3	Test de igualdad de medias ajustadas y homogeneidad de pendientes, (ANCOVA de una vía) para las tasas de crecimiento de larvas de <i>Engraulis ringens</i> estimadas para cada fecha.....	40
4	Resumen de los parámetros obtenidos de la regresión lineal para la relación entre longitud larval (mm) y microincrementos (días) de larvas de <i>Strangomera bentincki</i> . EE corresponde al error estándar y TC a tasa de crecimiento.....	41
5	Resumen de los parámetros obtenidos de la regresión lineal para la relación entre longitud larval (mm) y microincrementos (días) de larvas de <i>Engraulis ringens</i> . EE corresponde al error estándar y TC a tasa de crecimiento.....	42
6	Test de igualdad de medias ajustadas y homogeneidad de pendientes (ANCOVA de una vía) para las tasas de crecimiento de <i>Strangomera bentincki</i> y <i>Engraulis ringens</i> para todo el periodo de estudio.....	42
7	Parámetros estimados a partir de los modelos exponenciales negativos ajustados para cada fase lunar. Z: Coeficiente Z de mortalidad; S: Supervivencia, porcentaje de individuos que sobreviven por día; A: mortalidad, porcentaje de individuos que mueren por día; DI: datos insuficientes para ajustar modelo.....	43
8	Crecimiento larval de varias especies que habitan el ecosistema de la Corriente de Humboldt.....	63

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura		Pag.
1	Esquema del efecto del ciclo lunar sobre la distribución de los migrantes nictimerales (Hernández-León 2008).....	10
2	Fotografía e ilustración de ejemplares adultos de <i>Strangomera bentincki</i> y <i>Engraulis ringens</i>	12
3	Distribución geográfica de <i>Strangomera bentincki</i> y <i>Engraulis ringens</i>	13
4	Área de estudio dentro de la bahía de El Quisco, Chile central	18
5	A: Larva en post-flexión de <i>Strangomera bentincki</i> . B: Larva en post-flexión de <i>Engraulis ringens</i> . La línea blanca corresponde a la longitud estándar.....	20
6	Variabilidad de la abundancia larval (ind. 100 m ⁻³) de <i>S. bentincki</i> durante el ciclo lunar. Las letras indican diferencias significativas a $P < 0,05$	31
7	Variabilidad de la abundancia larval (ind. 100 m ⁻³) de <i>S. bentincki</i> durante el periodo de estudio. Las letras indican diferencias significativas a $P < 0,05$	32
8	Variabilidad de la abundancia larval (ind. 1000 m ⁻³) de <i>E. ringens</i> durante el ciclo lunar. Las letras indican diferencias significativas a $P < 0,05$	33
9	Variabilidad de la abundancia larval (ind. 1000 m ⁻³) de <i>E. ringens</i> durante el periodo de estudio. Las letras indican diferencias significativas a $P < 0,05$	34
10	Relaciones morfométricas entre la longitud del radio del otolito sagittae (En rojo el radio del otolito izquierdo y en azul el otolito derecho) y la longitud corporal de las larvas de <i>Strangomera bentincki</i>	35
11	Relaciones morfométricas entre la longitud del radio del otolito sagittae (En rojo el radio del otolito izquierdo y en azul el otolito derecho) y la longitud corporal de las larvas de <i>Engraulis ringens</i>	36
12	Relación entre la longitud corporal y la edad en larvas de <i>Strangomera bentincki</i> para cada fase lunar. Las líneas corresponden a las rectas de los modelos ajustados para el conjunto de datos en cada fase lunar.....	40
13	Relación entre la longitud corporal y la edad en larvas de <i>Engraulis ringens</i> para cada fase lunar. Las líneas corresponden a las rectas de los modelos ajustados para el conjunto de datos en cada fase lunar.....	41
14	Curvas de mortalidad en cada fase lunar. En la columna izquierda se muestran las curvas para <i>Strangomera bentincki</i> y a la derecha las curvas de <i>Engraulis ringens</i>	45
15	Distribución de frecuencias de agotamiento del saco vitelino (ASV).....	47

16	Distribución de fechas de primera alimentación dentro del ciclo lunar. (<i>Strangomera bentincki</i> : Rayleigh = 0,310; $P = 0$; Rao = 0,3; $P < 0,001$. <i>Engraulis ringens</i> : Rayleigh = 349,3; $P < 0,001$; Rao = 0,07; $P < 0,001$).....	48
17	Modelo linear Smoothing LOESS ajustado para la relación entre las tasas de crecimiento individuales (TCI) y la edad de <i>Strangomera bentincki</i> . La línea negra corresponde a los valores estimados por el modelo mientras que las líneas rojas corresponden al rango de valores dentro un 95% de confianza.....	50
18	Modelo linear Smoothing LOESS ajustado para la relación entre las tasas de crecimiento individuales (TCI) y la edad de <i>Engraulis ringens</i> . La línea negra corresponde a los valores estimados por el modelo mientras que las líneas rojas corresponden al rango de valores dentro un 95% de confianza.....	51
19	A: Relación entre el radio del otolito y la longitud larval. B: Relación del Índice de Tamaño Relativo del Otolito (ITRO) y la tasa de crecimiento individual (TCI) de <i>S. bentincki</i>	53
20	A: Relación entre el radio del otolito y la longitud larval. B: Relación del Índice de Tamaño Relativo del Otolito (ITRO) y la tasa de crecimiento individual (TCI) de <i>E. ringens</i>	54
21	Serie de tiempo del crecimiento de <i>S. bentincki</i> a partir de los residuos de los microincrementos retrocalculados. Cada punto representa el promedio del residuo y las barras representan el error estándar de cada promedio.....	55
22	Serie de tiempo del crecimiento <i>E. ringens</i> a partir de los residuos de los microincrementos retrocalculados. Cada punto representa el promedio del residuo y las barras representan el error estándar de cada promedio.....	56
23	Comparación de las tasas de crecimiento (línea azul) y mortalidad (rojo) estimadas para cada fase lunar. Arriba: <i>Strangomera bentincki</i> ; Abajo: <i>Engraulis ringens</i>	59

RESUMEN

El ciclo lunar influye en la distribución de los organismos planctónicos, gatillando migraciones nictiemerales que potencian o desfavorecen el crecimiento y la sobrevivencia del ictioplancton. Según la hipótesis de “iluminación lunar” de Hernández-León (2008), durante la luna nueva los depredadores ascienden a capas más superficiales mientras que el ictioplancton baja a capas más profundas para evadir la depredación, disminuyendo sus posibilidades de alimentación. En oposición, durante la luna llena los depredadores del ictioplancton descienden a capas más profundas y las larvas de peces ascienden a las capas más superficiales para aumentar sus posibilidades de alimentación y sobrevivencia. El objetivo de este estudio fue evaluar el crecimiento y la sobrevivencia de larvas de *Strangomera bentincki* y *Engraulis ringens* durante un ciclo lunar. La estimación de edad se realizó a través del análisis de la microestructura de otolitos sagittae de 370 larvas, a partir del cual se estimaron tasas de crecimiento, mortalidad y fechas de agotamiento del saco vitelino (ASV). Las larvas de *S. bentincki* (n = 214) tuvieron tasas de crecimiento similares (0,13–0,43 mm día⁻¹), mientras que en larvas de *E. ringens* (n = 156) varió ampliamente su crecimiento durante el ciclo lunar (0,34–0,98 mm día⁻¹), considerando que ambas especies compartieron hábitat con las mismas condiciones ambientales. Ambas especies mostraron un patrón de ASV coincidente con la luna nueva, aunque hubo un desacople temporal entre ambas especies. Los resultados sugieren que esto último reduce la competencia interespecífica por alimento, y que la ocurrencia durante luna nueva podría reducir la depredación sobre estados tempranos de estos pelágicos pequeños.

INTRODUCCIÓN

Las fases lunares son una variable importante en la distribución de organismos marinos como el zooplancton y peces, tanto adultos como larvas, llegando incluso a intervenir en las migraciones nictimerales de éstos (Hernández-León 2008). En los océanos, estos migrantes nictimerales (MN) compuestos principalmente por crustáceos como copépodos y eufáusidos (Roe 1974), migran con el objetivo de disminuir las probabilidades de ser depredados, de tal manera que permanecen en las zonas más oscuras o profundas durante el día, para luego ascender a aguas superficiales durante la noche con menor riesgo de ser depredados, y poder depredar sobre el ictio y zooplancton (Gliwicz 1986). Se ha demostrado que estos migrantes nictimerales evaden las fases iluminadas del ciclo lunar y no emergen a la superficie como usualmente lo hacen (Boden & Kampa 1967; Blaxter 1974). La ausencia de migrantes nictimerales durante la fase iluminada permite que el zooplancton aumente tanto en abundancia como en biomasa, seguido por las larvas de peces las cuales buscan huir de los MN y alimentarse de los pulsos del mesozooplancton (Hernández-León 2008) (Fig. 1), es decir, durante la luna llena se potencia la alimentación y la ausencia de depredadores. En cambio, lo opuesto ocurre durante la luna nueva, los MN aprovechan la oscuridad ascendiendo a aguas más superficiales a depredar sobre el zooplancton más pequeño y el ictioplancton. Por lo tanto, este comportamiento durante el ciclo lunar podría afectar directamente el crecimiento y la sobrevivencia de las larvas de peces.

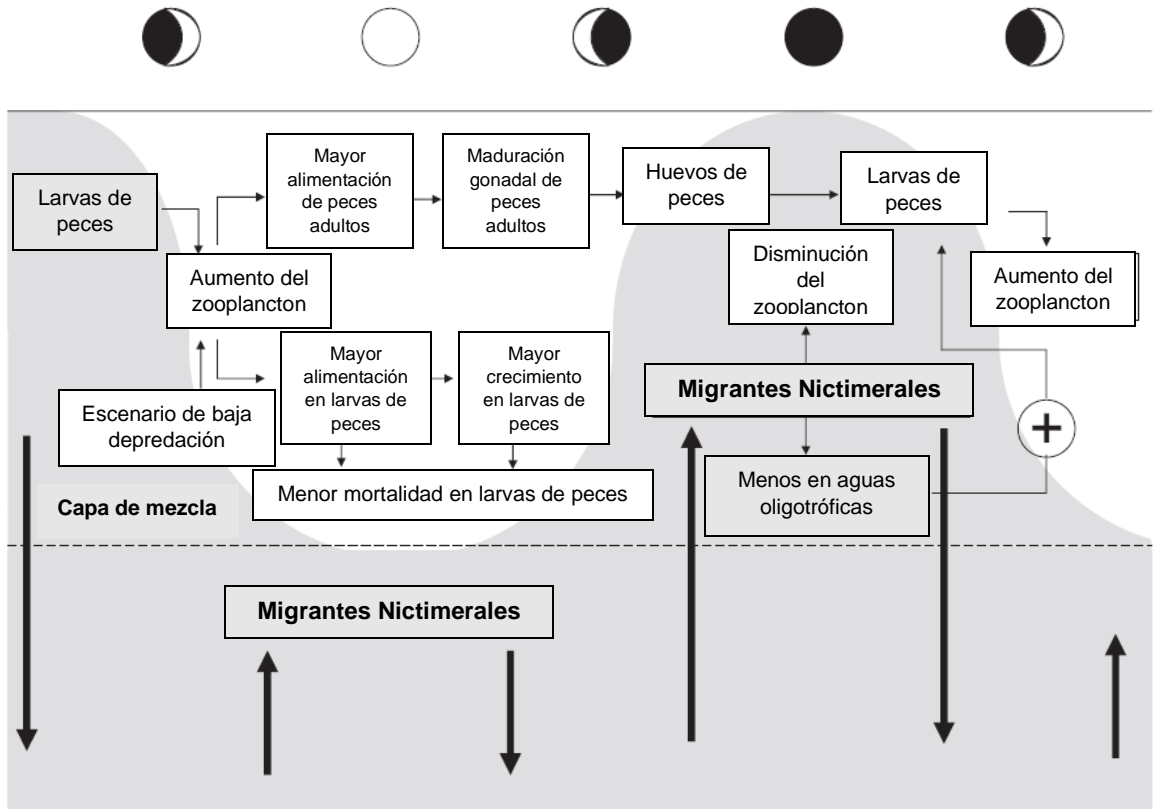


Figura 1. Esquema del efecto del ciclo lunar en la alimentación y mortalidad de larvas de peces. Las diferencias en la luminosidad producen variaciones en la distribución de los migrantes nictimerales (MN) (modificado de Hernández-León 2008).

Existen estudios sobre varios grupos de peces de las familias Epinephelinae, Labridae, Pomacentridae y Siganidae, donde éstos sincronizan ritmos reproductivos como el desarrollo gonadal y el desove al ciclo lunar (Takemura *et al.* 2010). Los peces adultos sincronizan el desove en luna nueva, y de esta forma se asegura que los estadios tempranos de su progenie estén el mayor tiempo posible en la fase iluminada del ciclo lunar para así evadir la depredación sobre las larvas y asegurar una fuente de alimento que permita aumentar las tasas de crecimiento (Hernández-León 2008), lo que implica nuevamente

menos tiempo de exposición frente a depredadores durante los estadios tempranos y por lo tanto mayores probabilidades de sobrevivencia, coincidiendo la hipótesis de acople-desacople propuesta por Cushing (1974). Esta hipótesis explica el acople de los desoves de distintas especies con momentos específicos del año en los cuales se dan condiciones hidrográficas y de productividad que promueven el crecimiento y la sobrevivencia, como las zonas de surgencia. En latitudes altas, la estacionalidad de los desoves es más marcada debido a las diferentes condiciones ambientales que se dan en cada estación, mientras que en las latitudes bajas, la radiación solar y las condiciones oceanográficas varían muy poco durante el año (Cushing 1974). Por lo tanto, además de influir en la distribución de los organismos planctónicos, el ciclo lunar también podría afectar la tasa de crecimiento y el éxito reproductivo, mediante mecanismos ecológicos y fisiológicos como secreción de hormonas que regulan la madurez de gónadas y células reproductivas acopladas a una fase lunar en particular (ciclo lunar completo), y a mareas de sicigias (ciclo semi lunar) (Takemura *et al.* 2010).

En esta investigación se analizará la influencia del ciclo lunar sobre larvas de dos especies de peces Clupeiformes, presentes a lo largo del centro y sur de Chile, la sardina común *Strangomera bentincki* y la anchoveta *Engraulis ringens* (Fig. 2). Éstos son dos recursos hidrobiológicos importantes en las pesquerías chilenas, siendo utilizados principalmente para la elaboración de harina de pescado (Cubillos *et al.* 1999). Estos pequeños pelágicos han aportado con capturas mensuales promedio que alcanzan las 135 mil toneladas en el caso de la sardina común y 60 mil toneladas de anchoveta en el periodo 2001-2015 (IFOP 2017). Al igual que otros pelágicos menores, la sardina común y la anchoveta son especies

de crecimiento rápido, pero de vida relativamente corta (Aguayo & Soto 1978, Cubillos *et al.* 2001), maduración temprana al final de su primer año de vida, desovantes parciales de fecundidad indeterminada, y una mayor tasa de mortalidad natural (Cubillos *et al.* 2011).

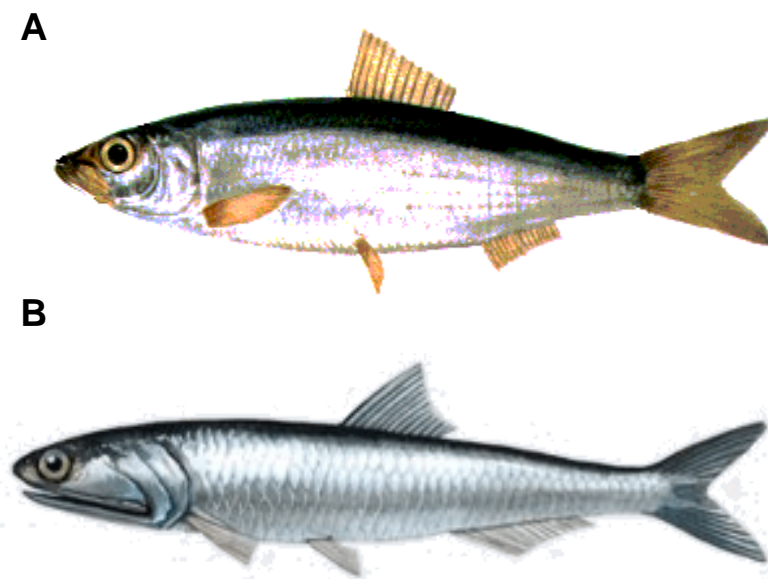


Figura 2. A: Fotografía de un ejemplar de sardina común adulto (*Strangomera bentincki*).
B: Ilustración de un ejemplar de anchoveta adulto (*Engraulis ringens*).

Engraulis ringens se distribuye a lo largo del Sistema de la Corriente de Humboldt, específicamente desde los 4°S a los 42°S. Dentro de esta área existen 3 stocks, el más grande se encuentra a las afueras del centro-norte de Perú, uno de tamaño medio frente al sur de Perú y el norte de Chile, y el más pequeño se encuentra frente a Chile central (Valdivia *et al.* 2007; Castro *et al.* 2009). En esta zona la estación de desove para la anchoveta es en invierno, a finales de esta estación se produce una alternancia entre vientos noreste que favorecen la retención larval, y vientos suroeste que favorecen eventos de

surgencia y la tasa de encuentro entre las larvas de peces y sus presas, (Castro *et al.* 2000; 2009).

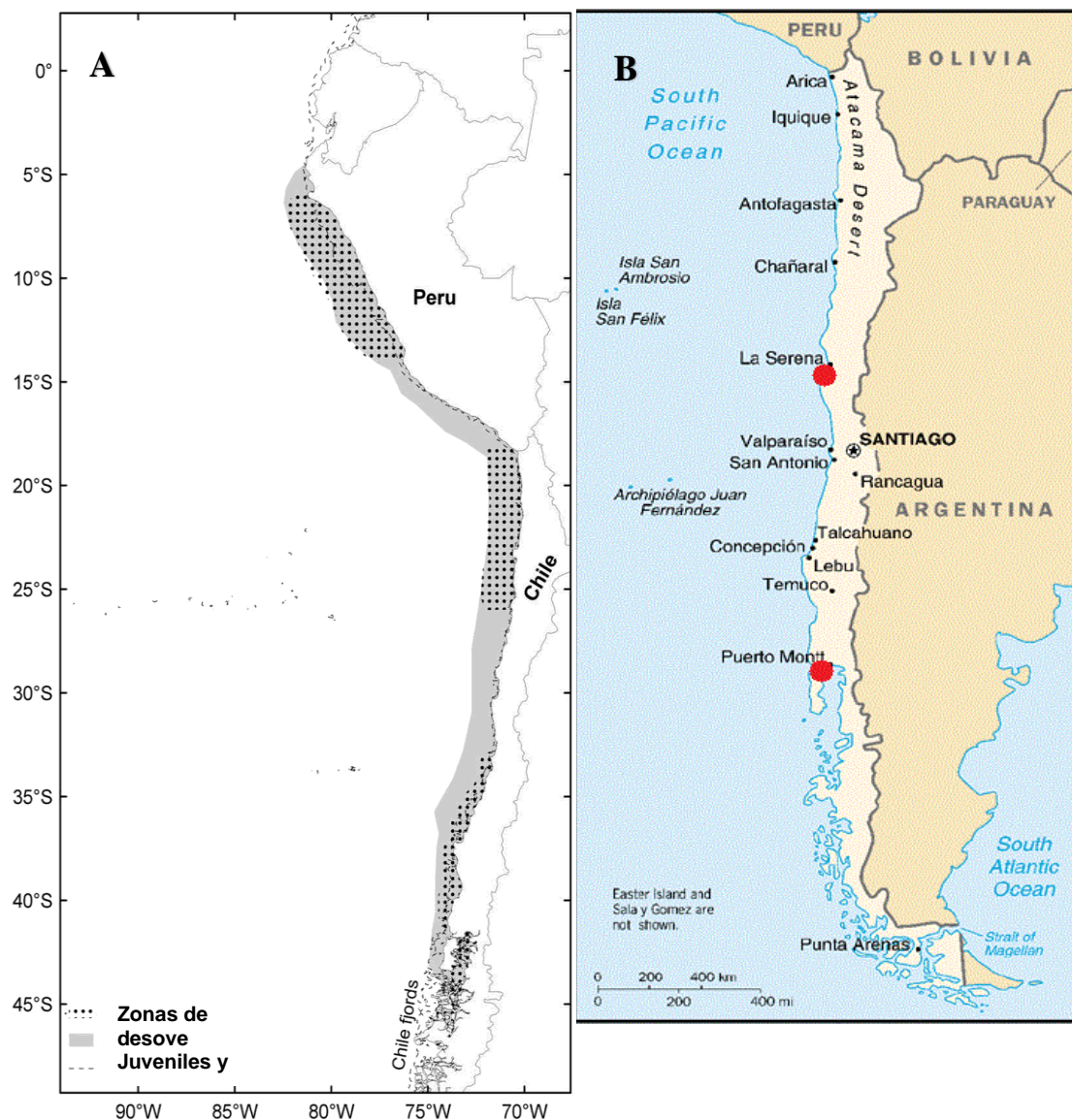


Figura 3. A: Distribución geográfica de *Engraulis ringens*, a lo largo del Sistema la Corriente de Humbolt desde los 4°S a los 42°S (Castro *et al.* 2009; Valdivia *et al.* 2007; mapa modificado de Lujan 2016); **B:** Distribución geográfica de *Strangomera bentincki*, desde Coquimbo (29°S) hasta Puerto Montt (42°S) (Cubillos *et al.* 1999; mapa modificado de Rodríguez-Valentino 2016).

Por otro lado, *S. bentincki*, al igual que la mayoría de los clupeidos, es un pez pequeño, que alcanza una longitud que varía entre 15 a 20 cm. Es una especie endémica de Chile que constituye un solo stock. Se distribuye desde Coquimbo (29°S) hasta Puerto Montt (42°S), y su máxima actividad reproductiva se centra entre julio y septiembre (Galleguillos *et al.* 1997, Cubillos *et al.* 1999).

Para la determinar la influencia del ciclo lunar sobre la sobrevivencia y las tasas de crecimiento de las larvas, se realizarán lecturas de microincrementos en los otolitos. Los otolitos son estructuras calcáreas constituidas principalmente por aragonita (carbonato de calcio) y calcita (fosfato de calcio) ubicadas en las capsulas óticas dentro del neurocráneo, cumpliendo funciones auditivas (línea lateral y oído) y de equilibrio (Merchant *et al.* 2008) En los peces teleósteos existen 3 pares de otolitos, el par más pequeño ubicado en la cavidad ótica lagena se denomina *asteriscus*. Dentro del utrículo está el par *lapillus* y el par de mayor tamaño alojado en el sáculo se denomina *sagitta* (Martinez *et al.* 2007). Este último par es el más ampliamente utilizado, no solo en las estimaciones de edad y crecimiento, sino también en estudios sobre la historia de vida tales como la metamorfosis, asentamiento, migraciones y agotamiento del saco vitelino (Brothers *et al.* 1976, Palomera *et al.* 1988, Hernández & Castro 2000). Es así como las lecturas de estas estructuras han permitido un gran progreso en estudios sobre las dinámicas de crecimiento en peces. La determinación de la edad de las larvas puede ser realizada mediante conteo de microincrementos presentes en los otolitos, los anillos o microincrementos se forman por la adición periódica de carbonato de calcio y proteínas formando microincrementos que según la cantidad de aragonita presente pueden formar una banda clara o una banda oscura. Las

bandas claras están compuestas principalmente por cristales de carbonato de calcio mientras que las bandas oscuras se componen mayoritariamente de proteínas (Quiñonez-Velázquez *et al.* 2002). Esto se debe a momentos en los cuales se deposita poca cantidad de carbonato de calcio y el espacio restante es ocupado por proteínas (FAO 1982). La periodicidad de la formación de estas bandas concéntricas puede deberse a varios factores tanto ambientales como particulares de cada especie, por lo tanto, la periodicidad de los anillos anuales o diarios en el caso de las larvas de peces deben ser previamente validados antes de realizar estimaciones de edad (Mansur *et al.* 2013).

OBJETIVOS

Objetivo general.

Determinar la variación de las tasas de crecimiento y mortalidad de *Engraulis ringens* y *Strangomera bentincki* durante el ciclo lunar, en la Bahía El Quisco, Chile central.

Objetivos específicos.

1. Determinar la edad larval de *S. bentincki* y *E. ringens* utilizando lectura de microincrementos diarios en sus otolitos.
2. Estimar las tasas de crecimiento instantáneas de *S. bentincki* y *E. ringens*, y la variabilidad durante el ciclo lunar.
3. Estimar las tasas de mortalidad de las larvas de *S. bentincki* y *E. ringens*, y la variabilidad durante el ciclo lunar.
4. Determinar las fechas de agotamiento del saco vitelino, mediante retrocálculo de la edad relativa.

HIPÓTESIS

Los rasgos de historia de vida temprana de *Strangomera bentincki* y *Engraulis ringens*, son afectados por el ciclo lunar debido a las diferencias en intensidad lumínica y ciclos mareales los cuales producen cambios en la distribución y comportamiento de los organismos en la columna de agua. Por lo tanto, se espera que:

Crecimiento: Las tasas de crecimiento larvales de *Strangomera bentincki* serán significativamente más altas durante las fases de luna llena debido a la mayor disponibilidad de alimento y a la ausencia de depredadores (Hernandez-León 2008). Por otro lado, las larvas de *Engraulis ringens* tendrán un crecimiento más rápido durante la luna nueva, ya que se ha descrito para Engráulidos la capacidad de alimentarse en plena oscuridad (Bagarinao & Hunter 1985), evadiendo la competencia por alimento entre las larvas presentes en la columna de agua.

Mortalidad: Las tasas de mortalidad para *Strangomera bentincki* serán más altas durante la luna nueva debido a la baja disponibilidad de alimento y presencia de depredadores y más bajas durante luna llena. Lo opuesto sucederá con *Engraulis ringens*, durante la luna llena la mortalidad será más alta debido a la mayor competencia por alimento entre las larvas de peces en la columna de agua.

Agotamiento del saco vitelino (ASV): Las frecuencias de ASV serán más altas durante luna menguante y nueva, permitiendo un mayor tiempo de alimentación en las fases iluminadas del ciclo lunar (luna creciente y llena) durante los pulsos de zooplancton epipelágico en las capas más superficiales de la columna de agua.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Las aguas templadas de Chile central se caracterizan por fuertes vientos suroeste durante el invierno austral los cuales generan eventos de surgencia. Estos eventos causan el ascenso de aguas frías con bajo contenido de oxígeno disuelto pero ricas en nutrientes (nitratos, fosfatos y silicatos) fertilizando las capas superficiales llegando a ser zonas altamente productivas, las cuales sustentan áreas de desove de varias especies de peces (Silva & Valdenegro 2003; Montecinos & Balbontin 1993). La Bahía El Quisco se encuentra entre dos zonas de surgencia importantes, al norte se encuentra Punta Curaumilla y hacia el sur se encuentra Punta Toro. Estas áreas de surgencia son sustentadas por vientos suroeste presentes durante todo el año que se intensifican en primavera y a comienzos del verano.

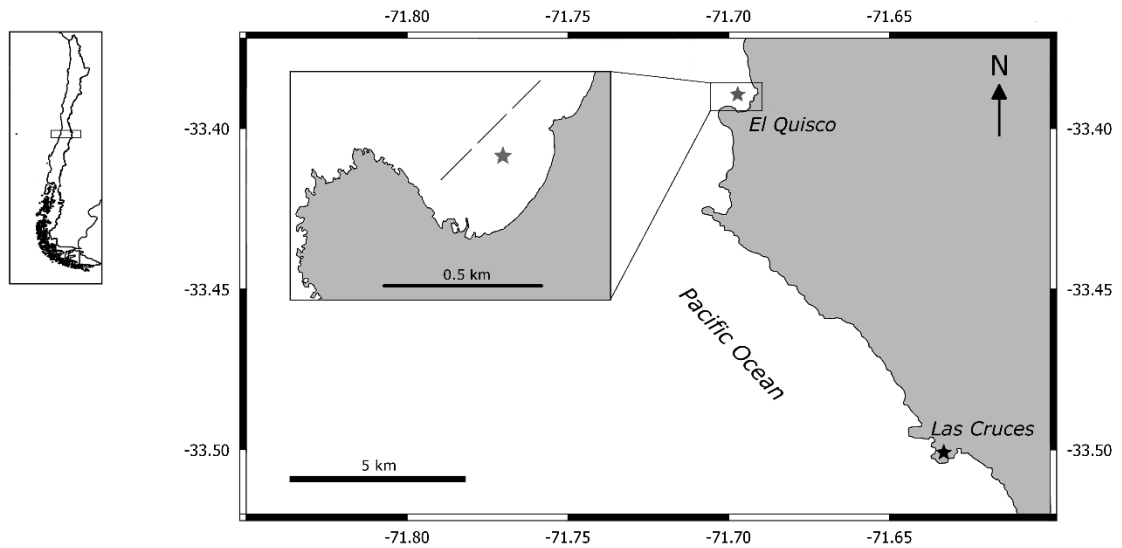


Figura 4. Área de Estudio dentro de la bahía de El Quisco. Las líneas rectas corresponden a los arrastres realizados en las fechas de muestreo.

Las condiciones hidrográficas de Bahía El Quisco durante la primavera se caracterizan por una fuerte estratificación y una marcada termoclina producida por la radiación solar. Sin embargo, estas condiciones son interrumpidas por eventos de surgencia cuando la intensidad del viento se mantiene constante sobre los 5 m s^{-1} por al menos 1-2 días (Narváez *et al.* 2004). Dada estas condiciones oceanográficas, es que esta bahía es utilizada como área de desove y reclutamiento por muchas especies de peces pelágicos y bentónicos (Hernández-Miranda *et al.* 2003, Contreras *et al.* 2013, Palacio-Fuentes *et al.* 2014, Rodríguez-Valentino 2013, Díaz-Astudillo *et al.* 2017).

Muestreo en terreno

Las larvas de *Engraulis ringens* y de *Strangomera bentincki* provienen de muestreos realizados en el proyecto de investigación Fondecyt 1150296. Los muestreos se llevaron a cabo a bordo de una embarcación artesanal durante la noche dentro de la bahía El Quisco, región de Valparaíso, Chile central ($33^{\circ}24'S - 71^{\circ}43'W$), entre el 28 de septiembre y el 23 de noviembre del 2015, abarcando todas las fases lunares. Las larvas fueron recolectadas mediante tres lances oblicuos sucesivos de una red bongo a 20 m de profundidad, en una zona con ~30 m de profundidad. El diámetro de la red fue de 60 cm, con una malla de 300 μm , equipada con un flujómetro TSK para estimar el volumen filtrado de la red.

Las muestras recolectadas fueron sometidas primariamente a una sobredosis de benzocaína al 20% (BZ-20), y luego fijadas a bordo de la embarcación en formalina al 5% tamponada con borato de sodio, y antes de 24 h fueron preservadas en etanol al 96%. Este último proceso no afecta a los bordes de los

Laboratorio

Las muestras analizadas corresponden a las 7 primeras fechas (28 de septiembre a 23 noviembre del 2015) de un total de 16. Estas 7 fechas abarcan la fase fría del periodo de estudio y fueron analizadas en el Laboratorio de Ictioplancton (LABITI) de la Facultad de Ciencias del Mar y de Recursos Naturales de la Universidad de Valparaíso. Las larvas de *S. bentincki* y *E. ringens* fueron identificadas según Orellana & Balbontín (1983), posteriormente fueron fotografiadas en una lupa Motic equipada con una cámara Moticam 2500 de 5.0 MP. Luego fueron medidas utilizando el programa Motic Images Plus 2.0. Las mediciones se realizaron considerando el estado de desarrollo de las larvas. Para las larvas en preflexión se utilizó la longitud notocordal (LN), y la longitud estándar (LE) para larvas en flexión y postflexión.

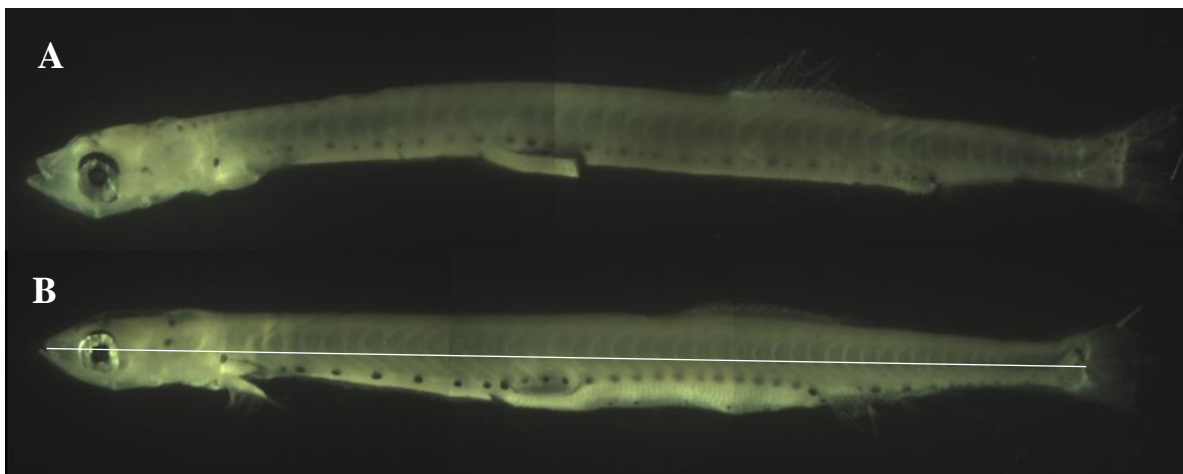


Figura 5. A: Larva en post-flexión de *Strangomera bentincki*. B: Larva en Post-flexión de *Engraulis ringens*, la línea blanca corresponde a la longitud estándar.

Del total de larvas recolectadas en cada fecha de muestreo se usaron aleatoriamente 40 larvas de diferentes tamaños para la extracción de otolitos. En este caso los otolitos que se utilizaron para la estimación de edad corresponden al par sagitta y se extrajeron mediante agujas de disección bajo una lupa Olympus SZ61 equipada con un filtro de luz polarizada para distinguir de mejor forma el otolito del resto de los tejidos de la larva. Posteriormente, se fijaron en un portaobjeto con resina epóxica. Para la observación y análisis de los otolitos fijados, estos fueron fotografiados con un microscopio Zeiss AXIO Lab.A1A equipado con una cámara ARTRAY y las mediciones realizadas en el software RATOOC. De cada otolito se midieron tres veces el radio (R), y 3 veces la distancia desde el núcleo hasta el primer anillo de crecimiento o primordio (Pm), además este software permite la medición en tiempo real del grosor de los microincrementos, para posteriormente determinar las trayectorias de crecimiento a partir del grosor de los microincrementos. Finalmente, se determinó el número de los microincrementos diarios.

Lectura de otolitos

Una vez realizadas las tres lecturas de los microincrementos, se trabajó con el valor siempre y cuando este se repitiera en las 3 mediciones. Cuando esta condición no fue cumplida se utilizó la moda en los casos con dos lecturas iguales y la media en el caso de que ningunas de las 3 lecturas fueran iguales. Las mediciones fueron verificadas con un Coeficiente de Variación (CV), que corresponde a la razón de la desviación estándar (DS) y el promedio de las lecturas multiplicado por 100. Cuando el CV obtenido fue menor a 5% se consideró una lectura adecuada para la estimación de edad, mientras que cuando el CV fue mayor al

5%, se adicionaron 2 lecturas extras para disminuir el valor, si aun así el valor de CV no disminuía la lectura fue descartada. Para evitar el sesgo en individuos jóvenes con otolitos que posean un número de microincrementos menor a 12, se aumentara el valor de descarte del CV a 10%, ya que el CV es altamente sensible a valores pequeños. Para determinar si hubo diferencias significativas entre las lecturas del otolito izquierdo y derecho, se aplicó un test de Wilcoxon debido a la naturaleza (sin distribución normal) de los datos.

Tasas de crecimiento

Una vez medidas todas las larvas y determinadas las edades, se estimaron las tasas de crecimiento para cada especie en cada fase lunar. Esta estimación fue realizada a partir de la relación entre el número de microincrementos y la longitud larval, para la cual se ajustaron dos modelos:

Modelo Lineal

$$\mathbf{L(t) = m \times t + b}$$

donde:

L(t): Longitud de la larva (mm) al tiempo t

m: pendiente, es decir, la tasa de crecimiento larval (mm día⁻¹)

t: número de microincrementos (edad)

b: intercepto, longitud al momento del agotamiento del saco vitelino

Una vez calculada la tasa de crecimiento, se podrá establecer una clave longitud-edad a partir de la cual se estimará la edad de cada uno de los individuos muestreados de acuerdo a su longitud, mediante una regresión inversa:

$$\mathbf{E} = (\mathbf{L} - \mathbf{b})/\mathbf{m}$$

donde:

E: Edad (número de microincrementos)

L(t): Longitud de la larva (mm) al tiempo t

m: pendiente, es decir, la tasa de crecimiento (mm día⁻¹)

b: intercepto, longitud larval (mm) al momento de eclosión

Modelo de Laird-Gompertz

$$\mathbf{Lc(t)} = \mathbf{Lx} \exp\{\mathbf{a} [\mathbf{1} - \exp(-\mathbf{a} * \mathbf{t})]\}$$

donde:

Lc(t): Longitud corporal a la edad t

Lx: Tamaño de eclosión

T: Edad

a: Tasa de crecimiento exponencial

Los supuestos de este modelo son una tasa de crecimiento postnatal con incremento monótono hasta llegar a un máximo, posterior a ese máximo el crecimiento decrece en forma monótona asintóticamente (Casas *et al.* 2010). Este modelo ha sido ocupado para estudios en crecimiento en larvas de peces de *Syacium guntheri*, *Gobiesox marmoratus* y *Sicyases sanguineus* (Sánchez Iturbe *et al.* 2006, Contreras 2013).

Tasas de Mortalidad

Las tasas de mortalidad instantánea (M) para cada especie en cada fase lunar, serán estimadas según Houde (2002). Esta se obtiene a partir de una “curva de captura” en la cual la pendiente del log e de las abundancias de los individuos sobrevivientes versus la edad en días, será la tasa de mortalidad a la edad específica o la mortalidad instantánea. La abundancia larval se estandarizó a 100 m³; ésta se estimó para cada arrastre a partir del volumen filtrado siendo la abundancia estandarizada igual a la razón entre el producto del número de larvas recolectadas en el arrastre y 100 m³, y el volumen filtrado en el arrastre.

Este modelo trabaja bajo los siguientes supuestos: 1) la mortalidad es constante en todas las edades, 2) las cohortes de larvas reclutan inicialmente al mismo tamaño en el equipo de muestreo, 3) todos los grupos de edad muestreados tienen las mismas probabilidades de ser capturados por las redes del equipo de muestreo.

Modelo exponencial negativo

$$N(t) = N_0 * e^{-ZT}$$

donde:

N: Número de individuos en 100m³ al tiempo **t**

N₀: Número de individuos en 100m³ al tiempo **0**

Z: Coeficiente de Mortalidad

El porcentaje de mortalidad o pérdida diaria estimada se calculará de acuerdo a Houde (2002):

$$A = (1 - e^{-z t}) * 100$$

Donde:

A = porcentaje de pérdida total por día.

Para comparar las pendientes o tasas de crecimiento instantánea y mortalidad entre las fases del ciclo lunar de cada especie, se aplicó un análisis de covarianza ANCOVA de 1 vía, que permite comparar pendientes múltiples y elevaciones múltiples, además permitirá determinar diferencias en el tamaño a la edad entre fases lunares y entre especies.

Relación entre crecimiento somático y el tamaño del otolito

Existen ocasiones en que el crecimiento somático y el crecimiento del otolito no están acoplados, por lo que las longitudes y tasas de crecimiento estimadas a partir de esta relación pueden estar sub o sobre estimados, dependiendo de qué variable sea la que posee

un crecimiento más acelerado en relación a la otra variable (Casselman 1990, Hare & Cowen 1995, Takasuka *et al.* 2008). Este desacople tiene directa incidencia sobre estudios que evalúan la relación entre el crecimiento somático y la microestructura de los otolitos, por ejemplo, en estudios sobre la interacción depredador-presa, en donde el análisis de la microestructura de los otolitos encontrados en los estómagos de los depredadores permite la estimación de tamaños, y la evaluación de la relación entre las tasas de crecimiento y la mortalidad por depredación (Takasuka *et al.* 2003). Por lo tanto, si este efecto está presente en los especímenes evaluados en este estudio, podría ser una fuente de error en los retrocálculos y estimación de tamaños al momento del agotamiento del saco vitelino.

Para estimar un potencial desacople entre el crecimiento somático y el crecimiento de los otolitos de *S. bentincki* y *E. ringens* (growth effect *sensu* Takasuka *et al.* 2008), se ajustaron fórmulas alométricas a la relación del radio del otolito (RO) con la longitud estándar (LE) para todas las larvas con otolitos extraídos, y una regresión lineal se ajustó para los ln-RO y ln-LE. Los residuos de ln-RO obtenidos por las regresiones lineales de ln-RO y ln-LE (ej. el valor observado de ln-RO menos el valor esperado de ln-RO por la regresión) fue utilizado como referencia para el tamaño relativo del otolito al mismo tamaño larval (Índice de Tamaño Relativo del Otolito, ITRO) para cada larva. Este índice utiliza los datos transformados a logaritmo natural para reducir sesgos debido a la mayor variación de tamaños en los otolitos más grandes (Takasuka *et al.* 2008). Un valor positivo de ITRO indica que el tamaño del otolito de una larva es mayor en relación al de sus conespecíficos al mismo tamaño o misma longitud estándar. Los valores de ITRO fueron graficados con relación a la Tasa de Crecimiento Individual (TCI, mm día⁻¹) desde el

momento de la eclosión hasta el momento de la captura, para cada larva. El TCI se estimó dividiendo la LE al momento de la captura menos la LE al momento de la eclosión por la edad de cada individuo. La edad en días fue estimada usando el número de microincrementos de cada otolito (Hernández & Castro 2000). En el caso de *E. ringens*, se ha determinado que la duración agotamiento del saco vitelino desde la eclosión es de 3 días por lo que al número de microincrementos determinados para cada larva se deberían adicionar 2 para determinar la edad desde la eclosión. Sin embargo, la duración del agotamiento del saco vitelino no está determinada para la sardina, por lo tanto en ambas especies se usará la fecha de agotamiento del saco vitelino (ASV) con el objetivo de hacer más comparable las edades estimadas en ambas especies.

Para evaluar si los individuos con ASV retrocalculado en luna nueva tuvieron TCI más altas que el resto de las larvas de peces con fechas de ASV en otras fases lunares, se aplicó un test de Shapiro-Wilk para determinar la normalidad de los datos y posteriormente se realizó un test Kruskal-Wallis entre las TCI estimadas para cada fase lunar. Para extraer el efecto del tamaño sobre las TCI se ajustó un modelo lineal Smoothing LOESS entre las TCI y la edad de las larvas, los residuos estimados para cada larva a partir de este modelo fueron relacionados con la fase lunar correspondiente e igualmente se aplicó un test de Kruskal-Wallis para determinar si hubo diferencias significativas. Finalmente, se realizó una serie de tiempo a partir de la edad y los microincrementos retrocalculados. A esta serie de tiempo se le ajustó un modelo polinomial de grado tres, los análisis estadísticos se realizaron a partir de los residuos obtenidos a partir del modelo polinomial

para extraer el efecto del tamaño, y así evaluar si hubo diferencias en el crecimiento diario entre fases lunares, y entre sicigias y cuadraturas.

Retrocálculo de fechas agotamiento del saco vitelino

En Clupeiformes, el otolito deposita su primer microincremento después del agotamiento del saco vitelino, al momento de su primera alimentación (Brothers *et al.* 1976, Palomera *et al.* 1988, Hernández & Castro 2000). Por lo tanto, una vez obtenida la edad larval en días y estimadas las tasas de crecimiento, de todos los individuos, de acuerdo al modelo lineal, se calculó la fecha de agotamiento del saco vitelino a partir de la fecha en que fue recolectado el individuo. Posteriormente, se graficaron las frecuencias de agotamiento del saco vitelino en función de los días en que las larvas agotaron sus sacos vitelinos, considerando los días julianos. Para esto el ciclo lunar (29 días) fue transformado a radianes para luego aplicar estadística circular.

La estadística circular es una herramienta que permite evaluar gráficamente en un círculo la distribución de los datos en condiciones donde las variables son cíclicas o en casos donde dos o más valores se repiten en un mismo punto (Lahoz *et al.* 1994). En este estudio, los días del ciclo lunar fueron transformados a radianes considerando la luna creciente como el comienzo del ciclo lunar (0°), luego se aplicaron los siguientes test de uniformidad:

Rayleigh: Este test supone que un valor del módulo medio más largo implica una mayor concentración en torno a la media y por lo tanto menos probabilidad de que los datos estén distribuidos uniformemente distribuidos (García & Pérez 2008). Aunque este asume que los

datos presentan una distribución uniforme o bimodal por lo que no es conveniente su uso en estos casos.

Rao: Este test es más robusto que el test de Rayleigh frente a distribuciones bimodales o multimodales (Russell & Levitin 1995; García & Pérez 2008), ya que no asume distribuciones unimodales (von Mises). El valor P es obtenido a partir de una interpolación lineal de tablas de probabilidad publicadas por Russell & Levitin (1995).

RESULTADOS

Abundancia larval

Strangomera bentincki

La abundancia larval de la sardina tuvo una mediana de 17,70 ind. 100 m⁻³ y varió significativamente entre fases lunares (Kruskal-Wallis, $H = 13,03$; $P < 0,001$) (Fig. 6), siendo la luna creciente y nueva quienes generaron diferencias con respecto a las otras fases. Al comparar por fecha de muestreo (Fig. 7), la abundancia estandarizada del 27 de octubre fue significativamente mayor a la abundancia estandarizada registrada para el 11 de noviembre, pero ambas no tuvieron diferencias con el resto del periodo de estudio (Kruskal-Wallis, $H = 22,00$; $P < 0,001$).

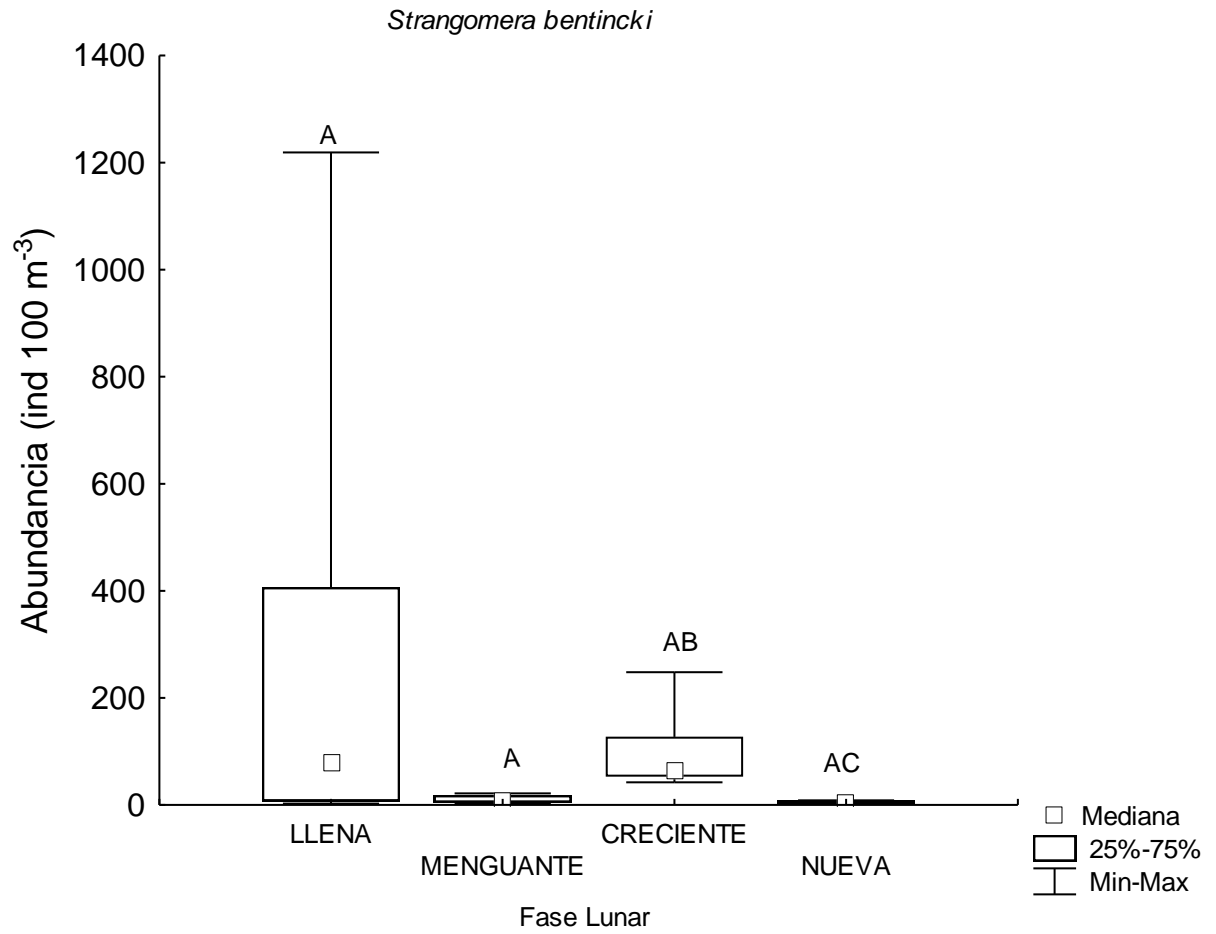


Figura 6. Variabilidad de la abundancia larval (ind. 100 m⁻³) de *S. bentincki* durante el ciclo lunar. Las letras indican diferencias significativas a $P < 0,05$.

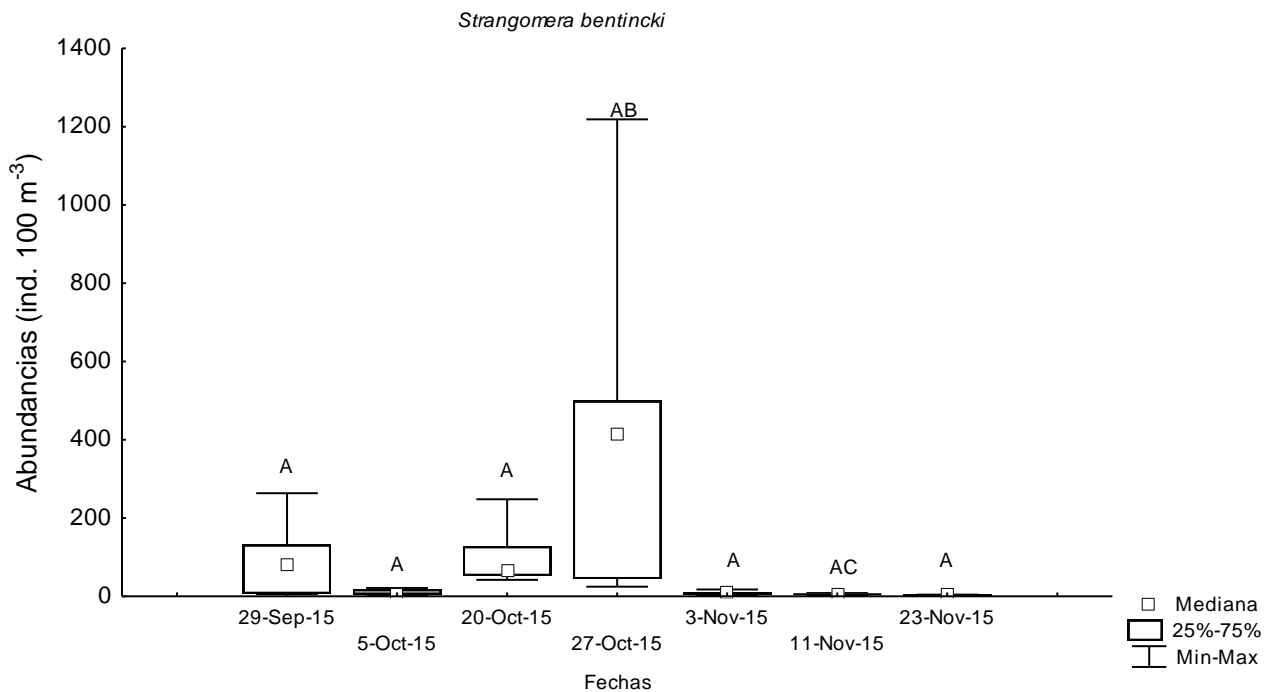


Figura 7. Variabilidad de la abundancia larval (ind. 100 m⁻³) de *S. bentincki* durante el periodo de estudio. Las letras indican diferencias significativas a $P < 0,05$.

Engraulis ringens

No se detectaron variaciones significativas en las abundancias tanto a lo largo del periodo de estudio ($H = 12,38$; $P = 0,053$), como entre fases lunares ($H = 5,18$; $P = 0,150$). El promedio (mediana) de larvas en el periodo de estudio fue de 5,71 ind. 100 m⁻³. Por lo tanto, la abundancia larval de la anchoveta se mantuvo constante durante el estudio y el ciclo lunar.

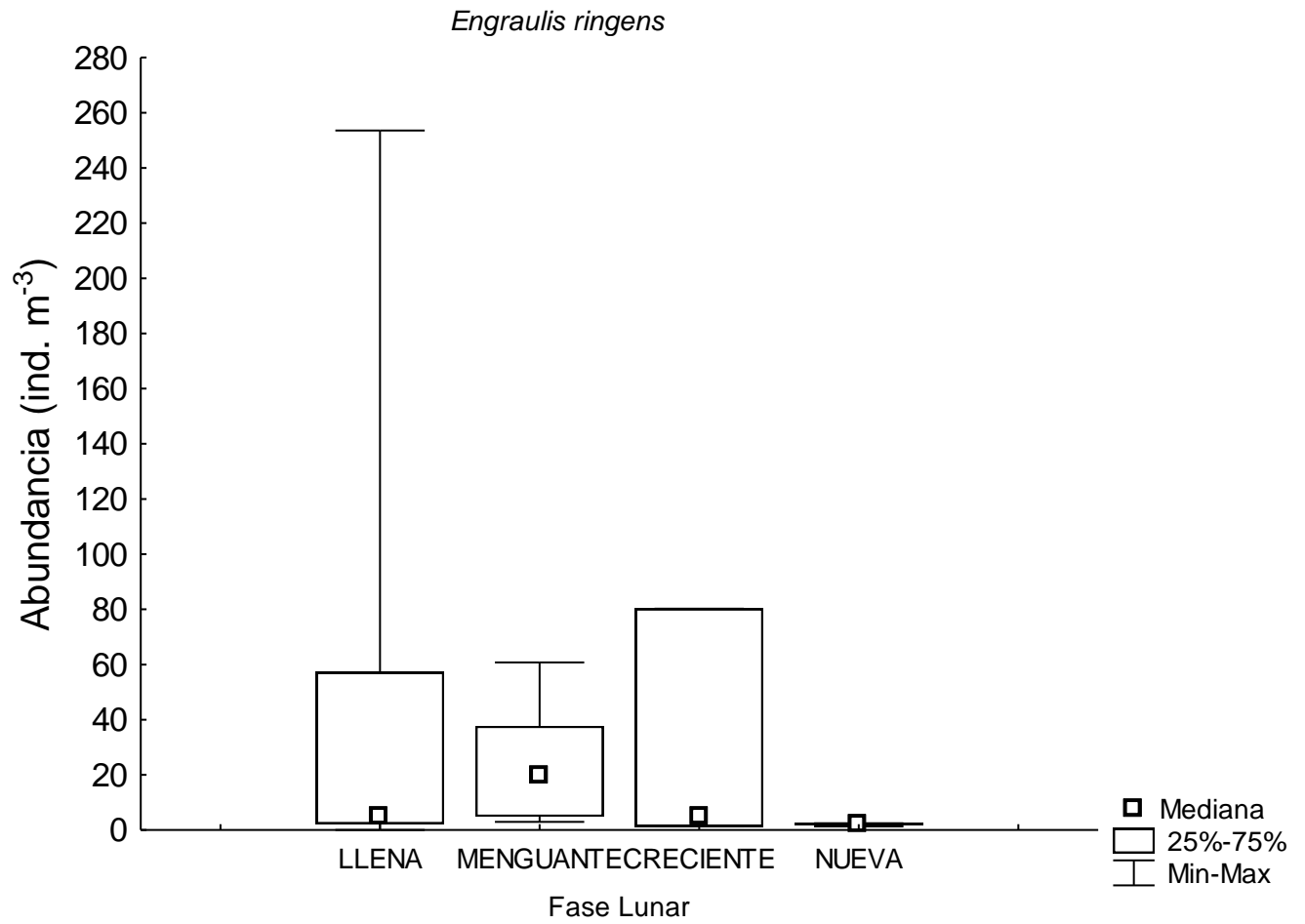


Figura 8. Variabilidad de la abundancia larval (ind. 1000 m⁻³) de *E. ringens* durante el ciclo lunar. Las letras indican diferencias significativas a $P < 0,05$.

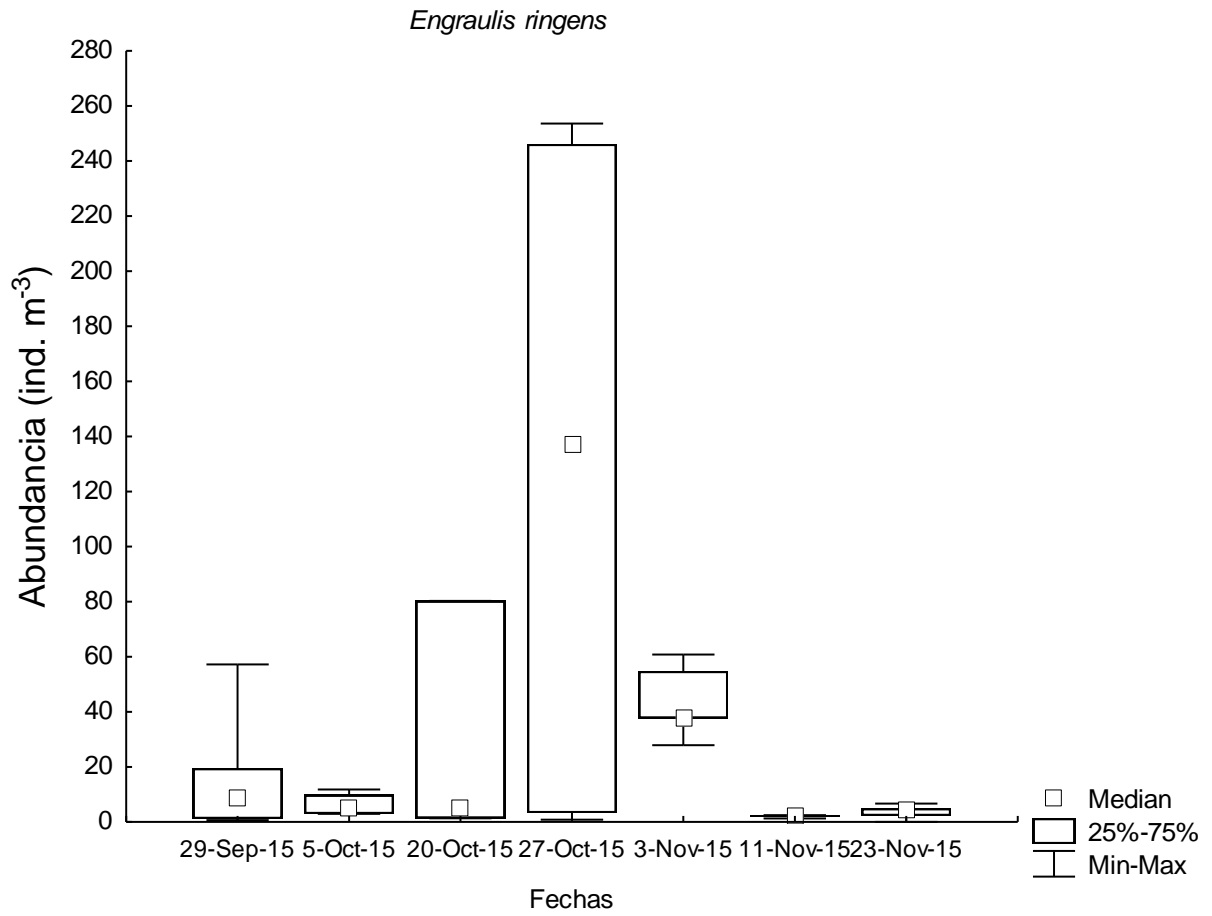


Figura 9. Variabilidad de la abundancia larval (ind. 100 m⁻³) de *E. ringens* durante el periodo de estudio. Las letras indican diferencias significativas a $P < 0,05$.

Morfología de los otolitos

Strangomera bentincki

El radio de los otolitos *sagittae* de sardina fue en promedio $47,84 \pm 17,87 \mu\text{m}$ con una mediana de $45,78 \mu\text{m}$ para los otolitos izquierdos. Para los otolitos derechos el promedio alcanzó $48,09 \pm 18,08 \mu\text{m}$ con una mediana de $45,48 \mu\text{m}$ el crecimiento. Los otolitos mostraron un crecimiento potencial en relación con la longitud corporal (otolito izquierdo: $Y = 0,789 \cdot x^{1,584}$, $R^2 = 0,65$; otolito derecho: $Y = 0,863 \cdot x^{1,550}$, $R^2 = 0,62$), sin mostrar diferencias significativas entre el crecimiento de ambos otolitos (ANCOVA de 1 vía, test de igualdad de medias, $P = 0,89$; igualdad de pendientes, $P = 0,76$).

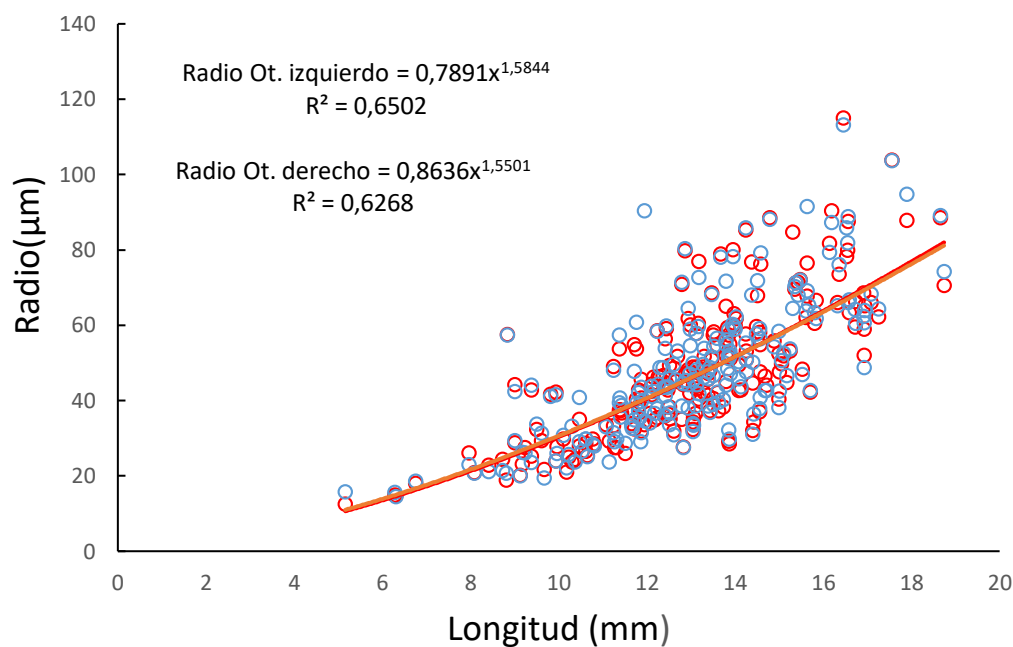


Figura 10. Relaciones morfométricas entre la longitud del radio del otolito sagittae y la longitud corporal de las larvas de *Strangomera bentincki*. En rojo el radio del otolito izquierdo y en azul el otolito derecho

Engraulis ringens

La relación entre el diámetro de los otolitos *sagittae* siguió un crecimiento potencial tanto en el otolito derecho como el izquierdo (otolito izquierdo: $Y = 1,340 * x^{1,351}$, $R^2 = 0,840$; otolito derecho: $Y = 1,337x^{1,345}$, $R^2 = 0,819$), sin diferencias significativas entre éstos (ANCOVA de una vía, test de igualdad de medias, $P = 0,548$; test de igualdad de pendientes, $P = 0,925$). El diámetro de los otolitos izquierdos midió en promedio $39,38 \pm 19,88\mu\text{m}$, con una mediana de $40,53 \mu\text{m}$, mientras que los otolitos derechos el diámetro alcanzó $39,01 \pm 20,13 \mu\text{m}$; con una mediana de $40,3 \mu\text{m}$.

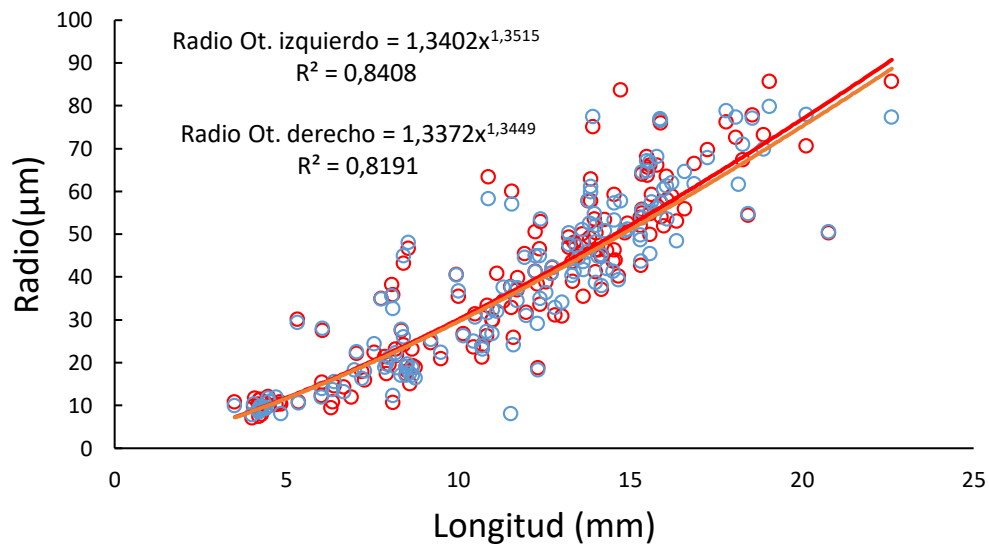


Figura 11. Relaciones morfométricas entre la longitud del radio del otolito sagittae y la longitud corporal de las larvas de *Engraulis ringens*. En rojo el radio del otolito izquierdo y en azul el otolito derecho

Crecimiento

Al comparar los ajustes de los modelos de Gompertz y lineales de cada especie para cada fase lunar, el modelo de Gompertz en la mayoría de los casos arrojó valores de Coeficiente de Información de Akaike (AIC) más bajos que el modelo lineal, es decir, se ajustó más al comportamiento de los datos (Tabla 1). Sin embargo, considerando que las larvas de sardina y anchoveta crecen mayormente en longitud corporal y no en otras dimensiones como por ejemplo si lo hacen las larvas de pejesapo (Contreras *et al.* 2013, Bernal-Durán *et al.* 2017) es que se decidió trabajar con el modelo lineal.

Strangomera bentincki

Las lecturas de los microincrementos de los otolitos variaron entre 1 a 32 días, para un rango de longitud larval que varió entre 5,16 hasta 18,74 mm (n = 214). No se encontraron diferencias significativas en las lecturas de los otolitos izquierdos y derechos para el periodo estudiado (Test de Wilcoxon N = 199; P = 0,30). En cuanto a las tasas de crecimiento instantánea estimadas a partir del modelo lineal, no hubo diferencias significativas (Tabla 2) y varió entre 0,13 y 0,43 mm día⁻¹, la tasa de crecimiento más alta fue estimada para la primera luna llena y la más baja se estimó para la sexta fecha durante la luna nueva (Tabla 4). El tamaño a la edad varió en un rango de 12,33 a 14,37 mm, pero no se encontraron diferencias en los tamaños entre las fechas de muestreo (Tabla 4).

Engraulis ringens

Las lecturas de los microincrementos de los otolitos variaron entre 1 y 29 días para un rango de longitud larval que varió entre 3,5 hasta 20,13 mm (n= 156). No se encontraron diferencias significativas en las lecturas de los otolitos izquierdos y derechos para el periodo estudiado (test de Wilcoxon, $P = 0,33$). En cuanto a las tasas de crecimiento instantáneas estimadas hubo diferencias significativas (Tabla 3) y varió entre 0,34 y 0,98 mm día⁻¹, la más altas se encontraron en la quinta fecha durante la luna menguante, y la más baja fue estimada en la cuarta fecha durante luna llena (Tabla 5). Además, presentaron diferencias significativas en el tamaño a la edad, variando entre 7,49 a 14,42 mm. Las tallas más grandes se registraron durante la cuarta fecha en luna llena y la más baja se registró en la séptima fecha también en luna llena. Esta tendencia opuesta en dos lunas llenas sugiere la ausencia de efecto de la iluminación lunar en el tamaño larval recolectado por la red Bongo.

Al analizar el crecimiento de ambas especies durante todo el periodo de estudio se encontraron diferencias en las tasas de crecimiento (Tabla 6), pero no en el tamaño a la edad. La sardina presentó un crecimiento más lento con respecto a la anchoveta (0,32 mm día⁻¹ *versus* 0,58 mm día⁻¹, respectivamente, Tabla 4 y 5).

Tabla 1. Parámetros comparativos entre el modelo lineal y el modelo de Gompertz. **AIC** corresponde al valor del criterio de Akaike.

Fecha	Luna	A	B	C	AIC GP	AIC lineal	A	B
29-09-15	Llena	21,095	-1,2768	-0,06475	56,397	54,521	0,41512	6,5127
05-10-15	Menguante	15,104	-1,6085	-0,30823	134,79	172,94	0,45534	7,2306
20-10-15	Creciente	153,85	-3,1499	-0,017959	85,369	84,435	0,53782	5,9186
27-10-15	Llena	33,86	-1,1893	-0,028919	162,08	159,83	0,34994	10,396
03-11-15	Menguante	44036	-9,3667	-0,013217	169,22	231,52	0,98026	2,8056
23-11-16	Llena	-	-	-	-	-	-	-

Tabla 2. Test de igualdad de medias ajustadas y homogeneidad de pendientes (ANCOVA de una vía) para las tasas de crecimiento de *Strangomera bentincki* estimadas para cada fecha.

Test igualdad de medias ajustadas

	Suma de cuadrados	Df	F	P
Media ajustada:	13,44	5	2,688	0,886
Error ajustado:	627,57	207	3,031	
Total ajustado:	641,01	213		
Homogeneidad de pendientes:				
F:	1,803			
P	0,113			

Tabla 3. Test de igualdad de medias ajustadas y homogeneidad de pendientes, (ANCOVA de una vía) para las tasas de crecimiento de *Engraulis ringens* estimadas para cada fecha.

Test igualdad de medias ajustadas

	Suma de cuadrados	DF	F	P	
Media ajustada:	279,91	5	55,983	9,571	0,00006
Error ajustado:	871,54	149	5,849		
Total ajustado:	1151,46	154			

Homogeneidad de pendientes

F:	7,575
P	0,00002

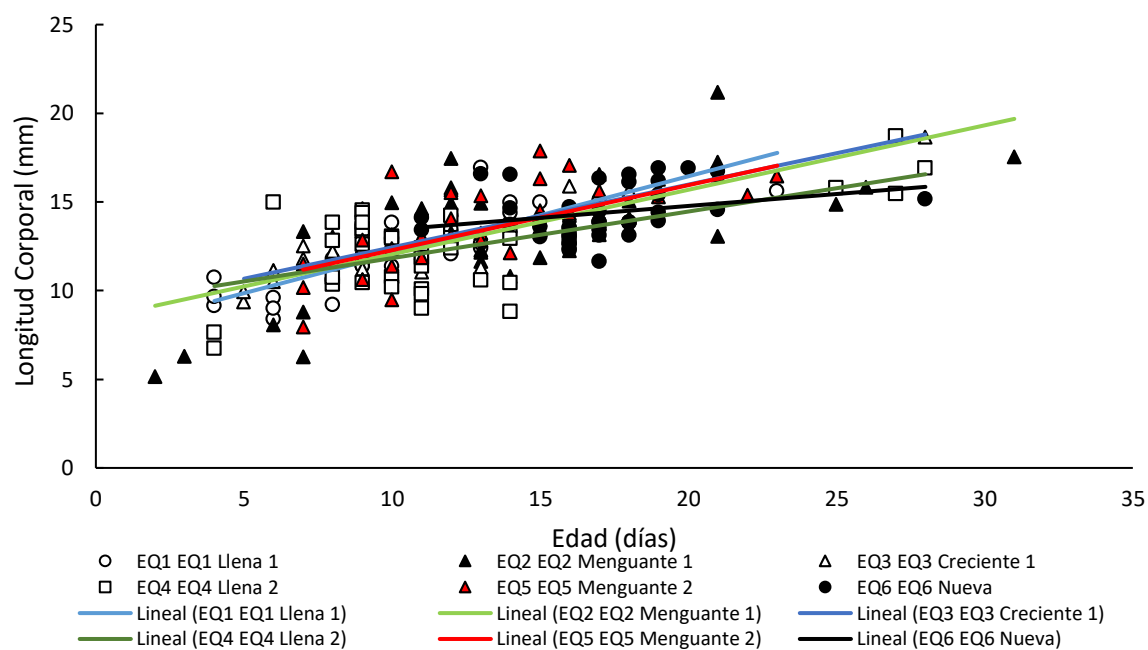


Figura 12. Relación entre la longitud corporal y la edad en larvas de *Strangomera bentincki* para cada fase lunar. Las líneas corresponden a las rectas de los modelos ajustados para el conjunto de datos en cada fase lunar.

Tabla 4. Resumen de los parámetros obtenidos de la regresión lineal para la relación entre longitud larval (mm) y microincrementos (días) de larvas de *Strangomera bentincki*. EE corresponde al error estándar y TC a tasa de crecimiento

Fecha	Luna	N	Media Ajustada	Intercepto (mm)	EE	TC (mm*día ⁻¹)	EE	R ²	F	P
29-09-15	Llena	33	12.39	7,65	0,58	0,43	1,15	0,70	73,87	0
05-10-15	Menguante	37	13.16	8,41	0,95	0,36	2,48	0,46	30,31	0
20-10-15	Creciente	29	12.64	8,90	0,46	0,35	1,03	0,74	78,58	0
27-10-15	Llena	36	12.33	9,20	0,77	0,26	2,03	0,37	20,20	0
03-11-15	Menguante	40	13.80	8,61	0,96	0,36	1,63	0,45	31,17	0
11-11-15	Nueva	39	14.37	12,08	1,32	0,13	1,38	0,07	3,05	0
23-11-15	Llena	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Total	-	214	13,17	8,86	0,32	0,32	1,73	0,49	208,28	0

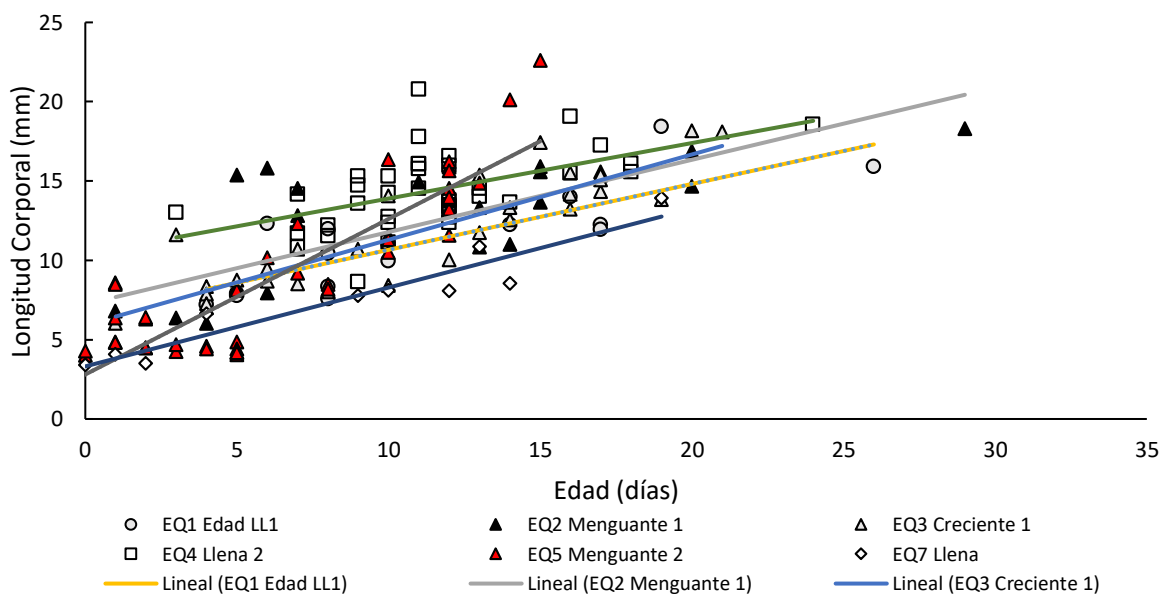


Figura 13. Relación entre la longitud corporal y la edad en larvas de *Engraulis ringens* para cada fase lunar. Las líneas corresponden a las rectas de los modelos ajustados para el conjunto de datos en cada fase lunar.

Tabla 5. Resumen de los parámetros obtenidos de la regresión lineal para la relación entre longitud larval (mm) y microincrementos (días) de larvas de *Engraulis ringen*. EE corresponde al error estándar y TC a tasa de crecimiento.

Fecha	Luna	N	Media	Intercepto (mm)	EE	TC (mm*día ⁻¹)	EE	R ²	F	P
29-09-15	Llena	16	11,209	6,51	1	0,415	1,88	0,66	28,087	0
05-10-15	Menguante	22	11,908	7,23	1,06	0,455	2,9	0,59	28,78	0
20-10-15	Creciente	31	11,783	5,91	0,65	0,537	1,66	0,77	101,14	0
27-10-15	Llena	39	14,425	10,39	1,08	0,349	2,05	0,29	15,144	0
03-11-15	Menguante	38	9,538	2,8	0,75	0,98	2,51	0,75	113,95	0
11-11-15	Nueva	-	-	-	-	-	-	-	-	-
23-11-15	Llena	10	7,492	3,31	0,58	0,49	1,08	0,9	76,45	0
Total	-	156	11,58	5,79	0,44	0,58	2,73	0,59	224,62	0

Tabla 6. Test de igualdad de medias ajustadas y homogeneidad de pendientes, (ANCOVA de una vía) para las tasas de crecimiento de *Strangomera bentincki* y *Engraulis ringens* para todo el periodo de estudio.

Test igualdad de medias ajustadas

	Suma de cuadrados	DF	F	P
Media ajustada:	1,80	1	1,803	0,336
Error ajustado:	1968,76	367	5,364	
Total ajustado:	1970,57	368		

Homogeneidad de pendientes

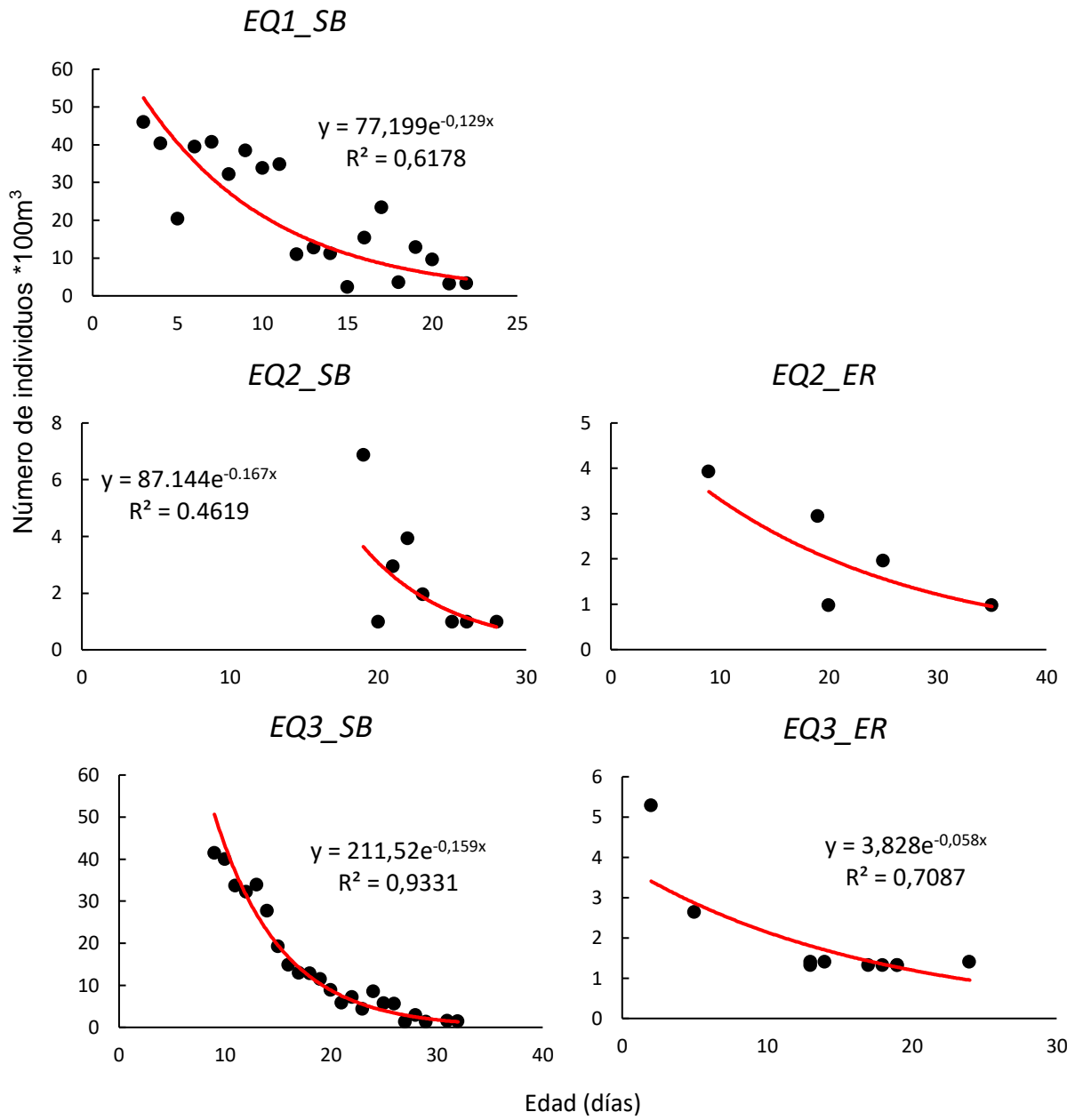
F:	36
P	0

Mortalidad

Las tasas de mortalidad de *Strangomera bentincki* variaron entre 9,6 a 23,3% de pérdida diaria entre las fases lunares (Tabla 7), siendo las más baja durante la quinta fecha en luna menguante y la más alta en la cuarta fecha durante luna llena. Si bien hubo diferencias significativas en las tasas de mortalidad entre las fechas no fue posible identificar un patrón con alguna fase lunar en particular o un patrón semi lunar (Tabla 7). *E. ringens* también mostró diferencias significativas en sus tasas de mortalidad (Tabla 9); estas variaron entre 3,5 y 23,3% de pérdida diaria (Tabla 4). La tasa de mortalidad más alta se registró durante luna menguante en el quinto muestreo y la más baja durante la luna creciente en el tercer muestreo. En este caso tampoco se pudo observar un patrón de las mortalidades a asociada a ninguna fase lunar en particular.

Tabla 7. Parámetros estimados a partir de los modelos exponenciales negativos ajustados para cada fase lunar. **Z:** Coeficiente Z de mortalidad; **S:** Supervivencia, porcentaje de individuos que sobreviven por día; **A:** mortalidad, porcentaje de individuos que mueren por día; **DI:** datos insuficientes para ajustar modelo

Fecha	Luna	Z SB	Z ER	S SB	S ER	A (%) SB	A (%) ER
29-09-15	Llena	0,129		0,878		12,102	
05-10-15	Menguante	0,167	0,054	0,846	0,947	15,380	5,256
20-10-15	Creciente	0,159	0,036	0,852	0,964	14,700	3,535
27-10-15	Llena	0,266	0,147	0,766	0,863	23,356	13,670
03-11-15	Menguante 2	0,101	0,266	0,903	0,766	9,606	23,356
11-11-15	Nueva						
23-11-16	Creciente 2						



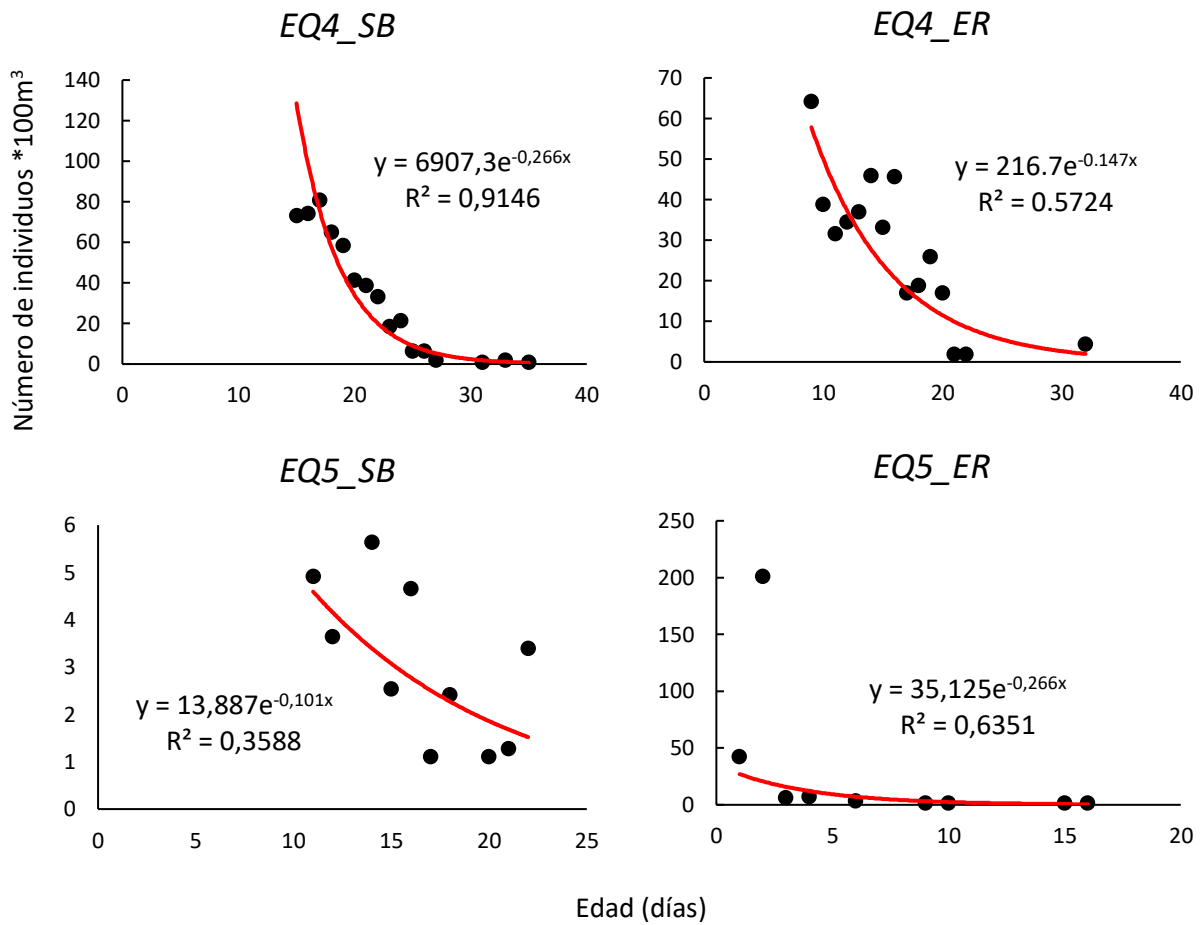


Figura 14. Curvas de Mortalidad en cada fase lunar. En la columna izquierda se muestran las curvas para *Strangomera bentincki* y a la derecha las curvas de *Engraulis ringens*.

Fechas de primera alimentación

Strangomera bentincki

Los pulsos reproductivos representados por las fechas de agotamiento de saco vitelino fueron más fuertes a medida que el periodo de estudio avanzó. Hubo tres pulsos de agotamiento de saco vitelino, el primero y más bajo fue el 24 de septiembre cercano a luna llena (día del ciclo lunar), el segundo y más grande ocurrió el 10 de octubre durante luna nueva (día de 14 del ciclo lunar) y el tercer pulso el 20 de octubre durante luna creciente (día 23 del ciclo lunar) (Fig. 15). Las fechas de agotamiento vitelino mostraron un patrón durante los días cercanos a la luna nueva en el caso del segundo y tercer pulso (Fig. 15). Los test de Rayleigh y Rao indicaron que los patrones de ASV de las larvas no fueron uniformes dentro del ciclo lunar (Rayleigh = 0,310; $P < 0,001$; Rao = 255,3; $P < 0,001$), teniendo una distribución unimodal en la luna nueva.

Engraulis ringens

Hubo dos pulsos, el primero y más extenso fue el 7 de octubre durante luna menguante (día del ciclo lunar), este pulso se mantiene constante hasta el 26 de octubre en luna llena. El segundo pulso es el más fuerte pero también el más corto, durante luna menguante el 1 de noviembre (Fig.15).

Las fechas de agotamiento del vitelino mostraron un patrón en luna nueva. Los test de Rayleigh y Rao indicaron que los patrones de eclosión de las larvas no fueron uniformes dentro del ciclo lunar (Rayleigh = 0,07; $P < 0,001$; Rao = 349,3; $P < 0,001$) con una distribución bimodal cercanos a las cuadraturas del ciclo lunar.

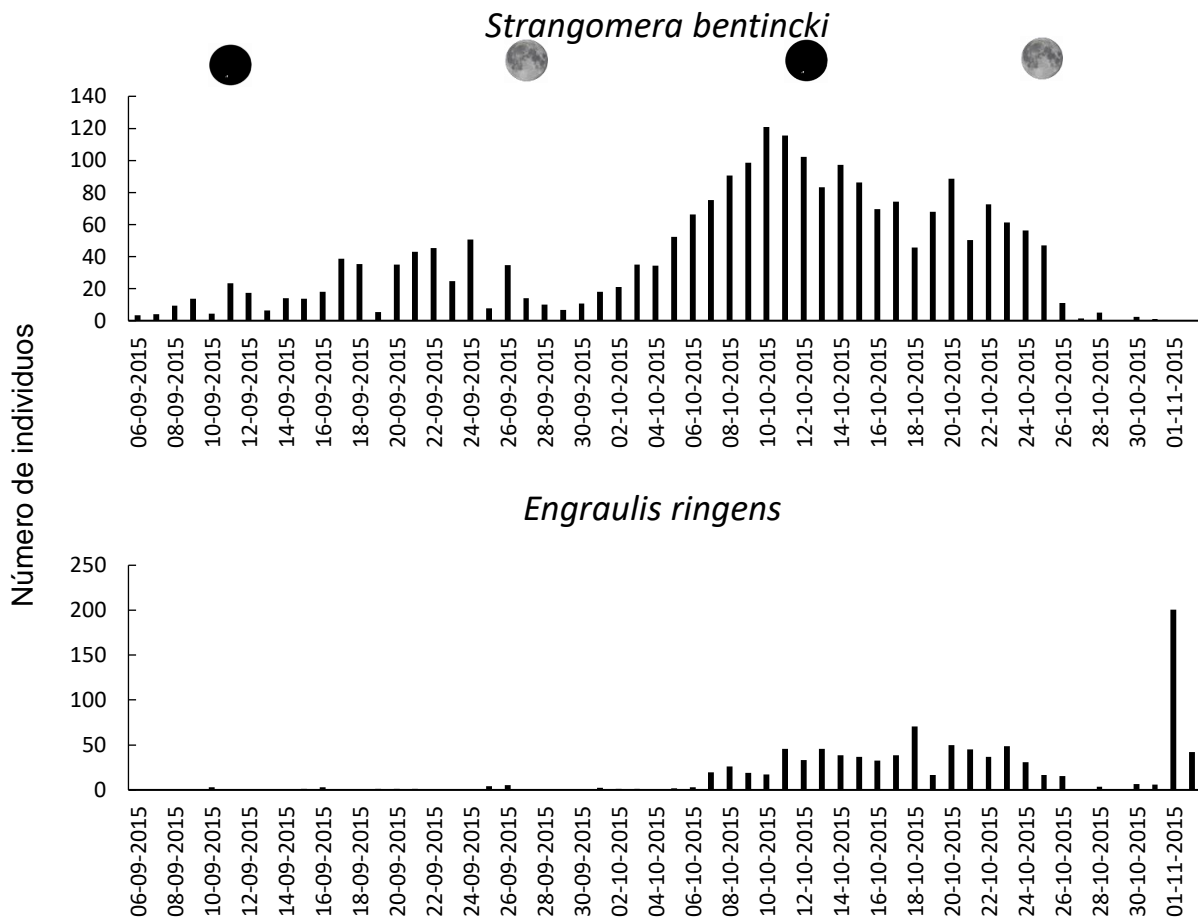
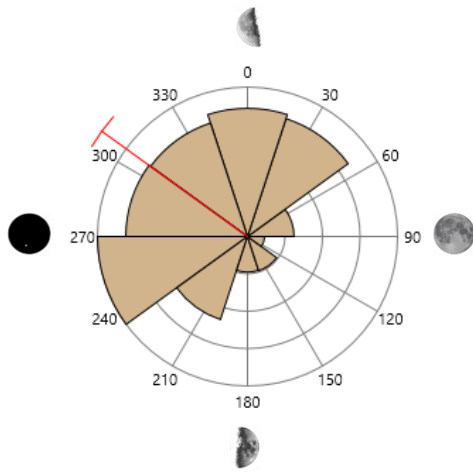
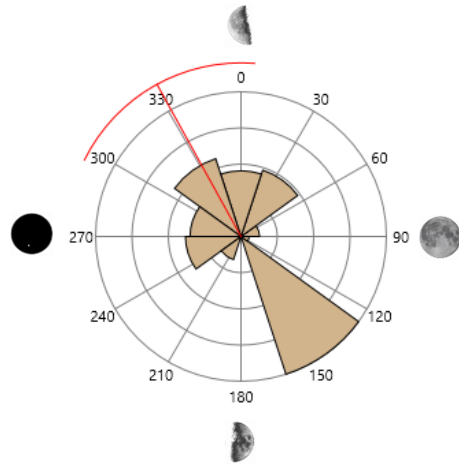


Figura 15. Distribución de frecuencias de agotamiento del saco vitelino (ASV).

Al comparar las distribuciones de los días de agotamiento de saco vitelino de cada especie mediante el test de Mardia-Watson-Wheeler se encontró que hubo diferencias entre éstas ($W = 68,75$; $P < 0,001$).



Strangomera bentincki



Engraulis ringens

Figura 16. Distribución de fechas de agotamiento del saco vitelino dentro del ciclo lunar.

(*Strangomera bentincki*: Rayleigh = 0,310 $p = 0$; y Rao = 0,3 $p = 0$. *Engraulis ringens*:

Rayleigh = 349,3 $P = 0$; y Rao = 0,07, $P = 0$).

Tasas de Crecimiento Individual

Strangomera bentincki

Las tasas de crecimiento variaron entre 0,4 a 1,7 mm día⁻¹, con un promedio de $0,70 \pm 0,21$ mm día⁻¹; y una mediana de 0,67 mm día⁻¹. Se encontraron diferencias significativas para las TCI estimadas para las larvas recolectadas en cada fase lunar, siendo la luna nueva donde se generó la diferencia (Kruskal-Wallis, $H = 8,748$; $P = 0,032$; Luna nueva, $P = 0,03$). Los residuos obtenidos a partir del modelo lineal LOESS smoothing, se relacionaron con las fases lunares para extraer el efecto del tamaño en las TCI. Sin embargo, al analizar la relación entre los residuos para cada fase lunar (Fig. 17), no se encontraron diferencias significativas (test de normalidad: Shapiro-Wilk, $W = 0,913$; $P < 0,001$; Kruskal-Wallis, $H = 1,127$; $P = 0,77$; $N = 214$).

Engraulis ringens

Las tasas de crecimiento individuales variaron en un rango de 0,25 a 2,5 mm día⁻¹, con un promedio de $0,96 \pm 0,37$ mm día⁻¹; mediana de 0,90 mm día⁻¹. Las TCI variaron significativamente entre las fases lunares, siendo la luna creciente la fase lunar que generó la diferencia (Kruskal-Wallis test: $N = 144$; $H = 20,16$; $P = 0,0002$, $LC < 0,001$). Para extraer el efecto del tamaño en las TCI, se analizaron los residuos obtenidos a partir del modelo lineal Smoothing LOESS en relación a las fases lunares (Fig. 18). Los residuos no mostraron una distribución normal (Shapiro-Wilk, $W = 0,941$; $P < 0,001$) posteriormente el test Kruskal-Wallis no encontró diferencias significativas entre los residuos entre las fases lunares ($H = 1,418635$; $P = 0,7012$; $N = 144$).

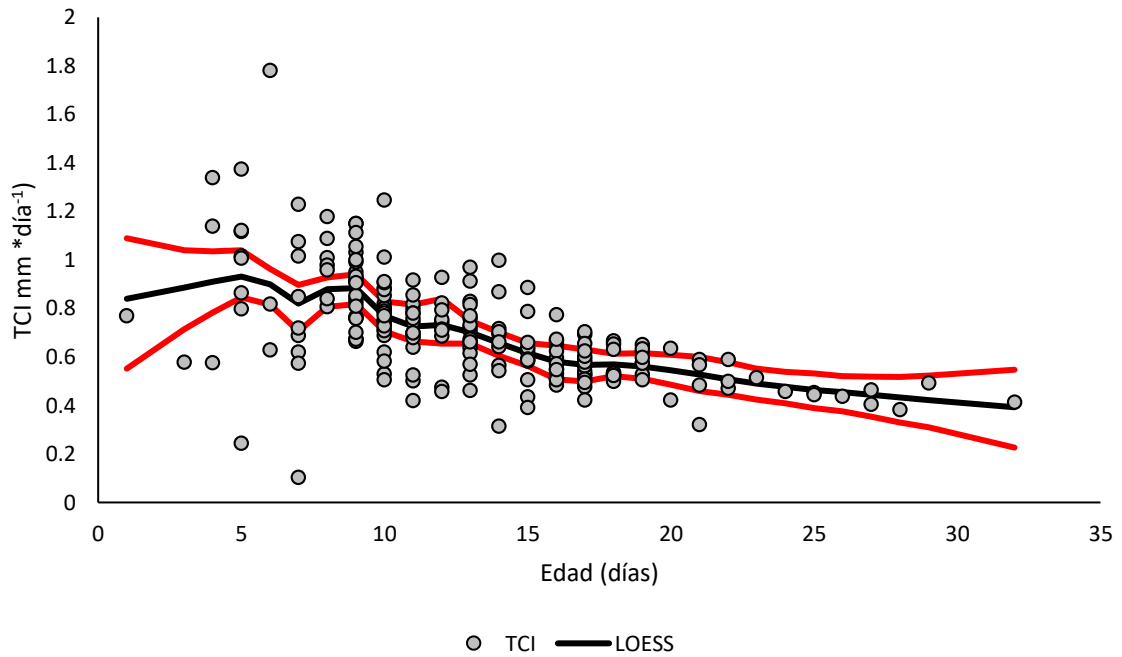


Figura 17. Modelo lineal Smoothing LOESS ajustado para la relación entre las tasas de crecimiento individuales (TCI) y la edad de *Strangomera bentincki*. La línea negra corresponde a los valores estimados por el modelo mientras que las líneas rojas corresponden al rango de valores dentro un 95% de confianza.

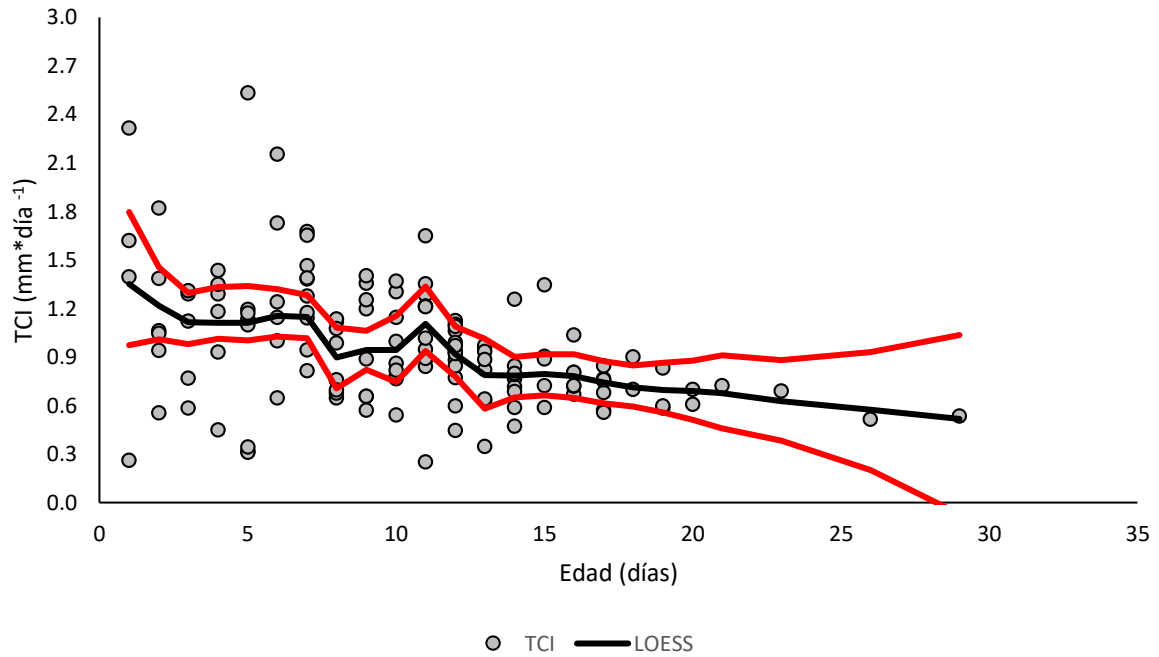


Figura 18. Modelo linear Smoothing LOESS ajustado para la relación entre las tasas de crecimiento individuales (TCI) y la edad de *Engraulis ringens*. La línea negra corresponde a los valores estimados por el modelo mientras que las líneas rojas corresponden al rango de valores dentro un 95% de confianza.

Efecto del crecimiento

Strangomera bentincki

Se ajustó un modelo potencial para el total de larvas con otolitos extraídos ($y = 1,096x^{0,631}$, $R^2 = 0,644$, $N = 214$, Fig. 19A) a partir de este se obtuvieron los residuos o ITRO para cada larva y se relacionó con las TCI, la correlación entre estas variables fue significativa y positiva (Spearman, $r_s = 0,397$, $P < 0,001$, $N = 214$), es decir, el crecimiento somático y el crecimiento del otolito no están desacoplados y por lo tanto las tasas de crecimiento instantáneas que se estimaron para cada fase lunar no están sesgadas, y no se vieron afectadas por larvas de crecimiento rápido o larvas de crecimiento lento.

Engraulis ringens

A partir del modelo potencial ajustado ($y = 1,216x^{0,622}$, $R^2 = 0,841$, $N = 153$) se obtuvieron los ITRO de cada larva. La relación entre el ITRO y las TCI se correlacionó positiva y significativamente ($r_s = 0,402$; $P < 0,05$; $N = 153$, Fig. 20A). Por lo tanto, al igual que en *S. bentincki*, el crecimiento somático y el del otolito están acoplados, y las tasas de crecimiento instantáneas estimadas para cada fase lunar no están sesgadas por individuos de crecimiento rápido o lento.

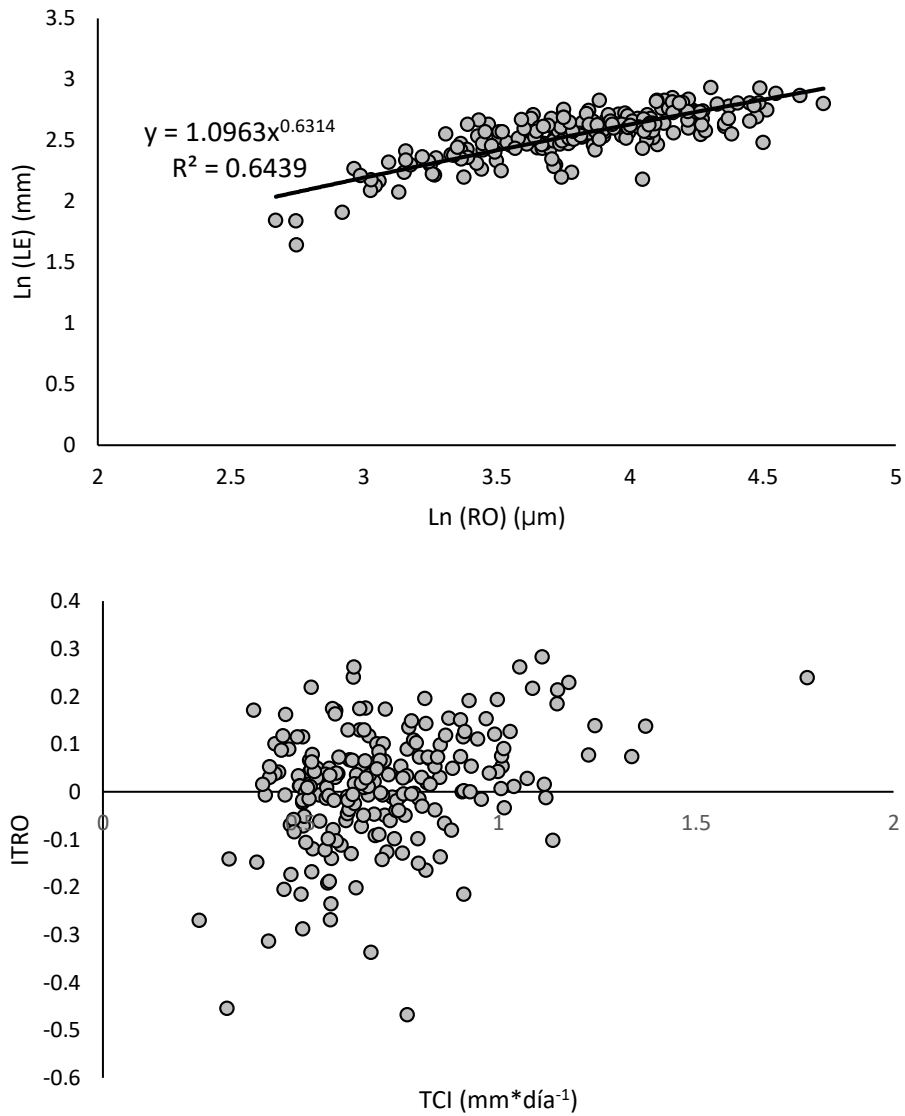


Figura 19. A: Relación entre el radio del otolito y la longitud larval. B: Relación del Índice de Tamaño Relativo del Otolito (ITRO) y la tasa de crecimiento individual (TCI) de *S. bentincki*.

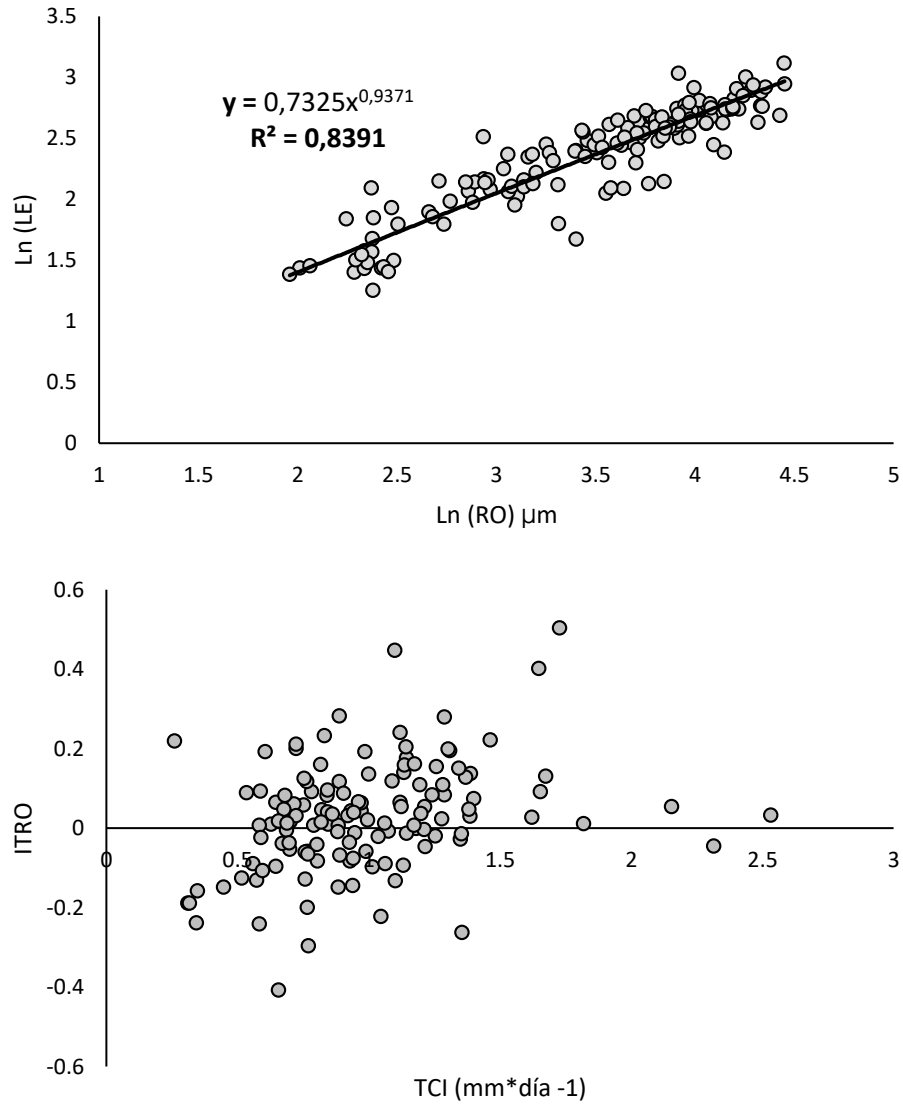


Figura 20. **A:** Relación entre el radio del otolito y la longitud larval. **B:** Relación del Índice de Tamaño Relativo del Otolito (ITRO) y la tasa de crecimiento individual (TCI) de *E. ringens*.

Trayectoria del Crecimiento

En el crecimiento individual estimado a partir de los residuos del modelo ajustado para la serie de tiempo de los microincrementos retrocalculados para cada día, ambas especies mostraron diferencias significativas entre las fases lunares (*Strangomera bentincki* ANOVA: test de Levene, $P = 0,01$; test Welch, $F = 9,16$; $gl = 233,9$; $P < 0,05$; *Engraulis ringens* ANOVA: test de Levene, $P = 0,0007$; test Welch, $F = 0,23$; $gl = 697,6$; $P < 0,05$). Sin embargo, al agrupar los microincrementos entre sicigias y cuadraturas no se encontraron diferencias significativas (*Strangomera bentincki* ANOVA: $gl = 1$; $F = 0,215$; $P = 0,643$; *Engraulis ringens* ANOVA: $gl = 1$; $F = 0,089$; $P = 0,765$). Por lo tanto, ninguna de las especies presenta un patrón lunar, semi lunar o mareal.

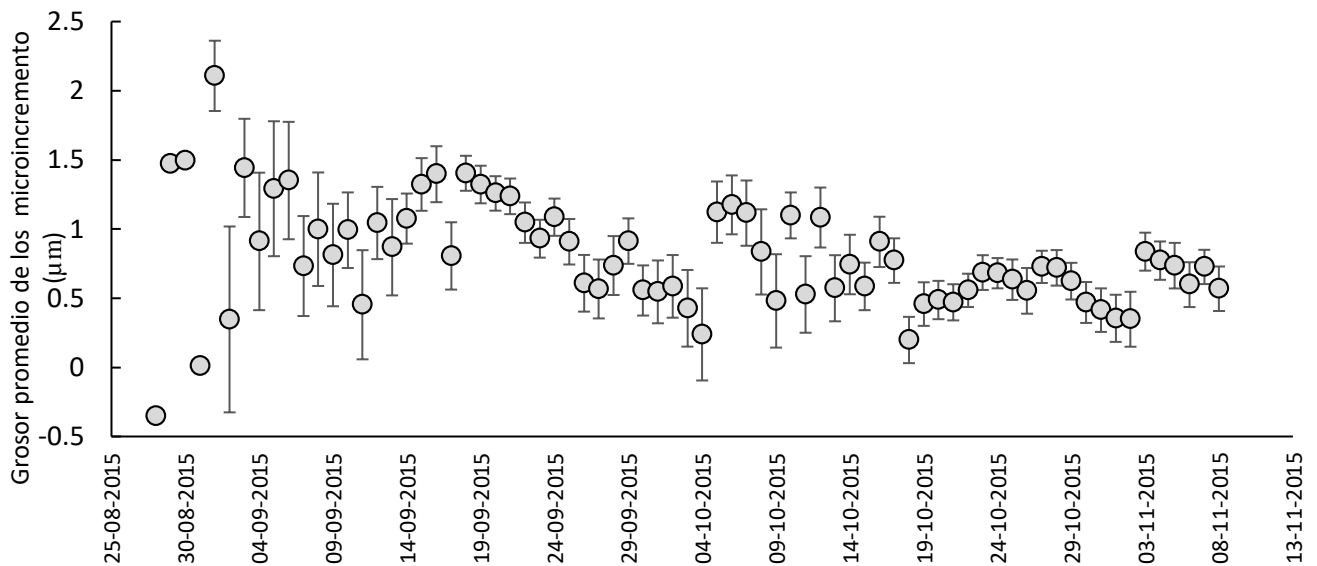


Figura 21. Serie de tiempo del crecimiento de *S. bentincki* a partir de los residuos de los microincrementos retrocalculados. Cada punto representa el promedio del residuo y las barras representan el error estándar de cada promedio.

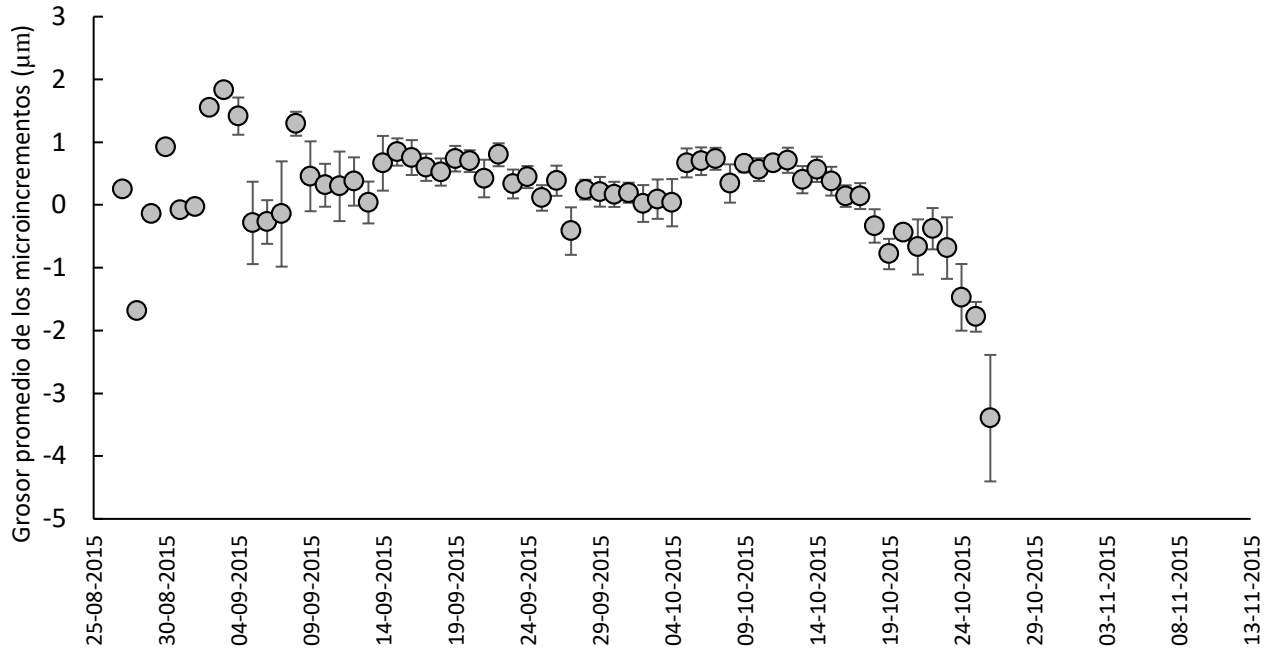


Figura 22. Serie de tiempo del crecimiento *E. ringens* a partir de los residuos de los microincrementos retrocalculados. Cada punto representa el promedio del residuo y las barras representan el error estándar de cada promedio.

DISCUSION

Los rasgos de historia de vida temprana de la anchoveta presentaron una alta variabilidad en un corto periodo de tiempo ($0,34 - 0,98 \text{ mm día}^{-1}$); la tasa de crecimiento más alta se estimó durante la luna menguante y los tamaños a la edad también variaron a lo largo del periodo de estudio ($7,4 - 14,4 \text{ mm}$) encontrando los tamaños más grandes durante luna nueva. Mientras que el crecimiento de la sardina se mantuvo constante durante el periodo de estudio ($0,13 - 0,43 \text{ mm día}^{-1}$) y los tamaños a la edad también se mantuvieron constantes ($12,33 - 14,37 \text{ mm}$). En cuanto al crecimiento individual tanto la sardina como la anchoveta mantuvieron un crecimiento constante entre las fases lunares ($0,4$ a $1,7 \text{ mm día}^{-1}$ y $0,25$ a $2,5 \text{ mm día}^{-1}$, respectivamente). Al evaluar el crecimiento de todo el periodo de estudio, se hallaron diferencias entre ambas especies, siendo la anchoveta quien presentó una tasa de crecimiento más rápida y tamaños larvales más grandes. Por otro lado, la mortalidad varió significativamente en ambas especies, la mortalidad de la sardina varió entre $9,6 - 15,3\%$ de pérdida diaria, la tasa de mortalidad más alta se encontró en la cuarta fecha en luna llena, mientras que en la anchoveta la tasa de mortalidad más alta se encontró en la sexta fecha en luna menguante y éstas variaron entre un $3,5 - 23,3\%$ de pérdida. Por lo tanto, no se encontró un patrón entre el crecimiento y la sobrevivencia de ambas especies con el ciclo lunar.

El crecimiento larval de la anchoveta estimado en este estudio coincide con el crecimiento de larvas recolectadas en el norte de Chile (Bahía de Antofagasta, $23^{\circ}410 \text{ S} - 70^{\circ}300 \text{ O}$) donde el crecimiento alcanzó $0,85 \text{ mm día}^{-1}$ durante el invierno y $0,5 \text{ mm día}^{-1}$ a principios de agosto en un rango de tamaños de $2,58-12,50 \text{ mm}$ y $2,41-11,18 \text{ mm}$,

respectivamente (Contreras *et al.* 2017). Otros estudios en la zona centro-sur de Chile (Talcahuano, 36°25 S - 73°03 O) han registrado tasas de crecimiento de 0,45 mm día⁻¹ durante el invierno (Hernández & Castro 2000). A pesar de la importancia pesquera de la especie, no hay estimaciones previas del crecimiento larval durante primavera en el Sistema de Corrientes de Humboldt. El crecimiento estimado de las larvas de sardina común también concuerda con lo descrito por Rodríguez-Valentino (2016) entre el 2010 y 2013 en la misma zona de estudio, con tasas de crecimiento de 0,31 – 0,42 mm día⁻¹.

En cuanto a la mortalidad, la anchoveta mostró una alta variabilidad temporal de escala corta; sin embargo no se observó un acople con las fases lunares o con el crecimiento larval. De forma similar, la sardina también mostró variaciones en la mortalidad larval, que no estuvieron relacionadas con el ciclo lunar. Al evaluar el crecimiento y la mortalidad en ambas especies durante el periodo de estudio (Fig. 23), se puede observar que *S. bentincki* y *E. ringens* presentan distintas tácticas: la sardina mantiene las tasas de crecimiento constantes a lo largo del periodo de estudio. En cambio, en *E. ringens* las tasas de crecimiento fluctúan en oposición a las estimaciones de mortalidad instantánea. Esto se podría explicar por la hipótesis de duración del estado larval (“Stage Duration”) de Houde (1987). La mortalidad durante la etapa larval pelágica es alta, debido a la depredación, y por lo tanto un periodo larval corto potencia la sobrevivencia, escapando de la depredación por tamaño. Teniendo en cuenta que no hay un acople con el ciclo lunar, los máximos en el crecimiento y sobre todo el máximo de mortalidad en ambas especies durante una luna llena y luna menguante en particular, podrían ser causados por procesos oceanográficos costeros. Por ejemplo, *E. ringens* desova durante invierno en áreas donde dominan procesos de convergencia costera de corta duración, los cuales favorecen la retención de larvas cerca

de la costa, donde el alimento disponible (i.e., microfito y microzooplancton) es abundante, permitiendo un mayor crecimiento y sobrevivencia (Castro & Hernández 2000; Hernández & Castro 2000).

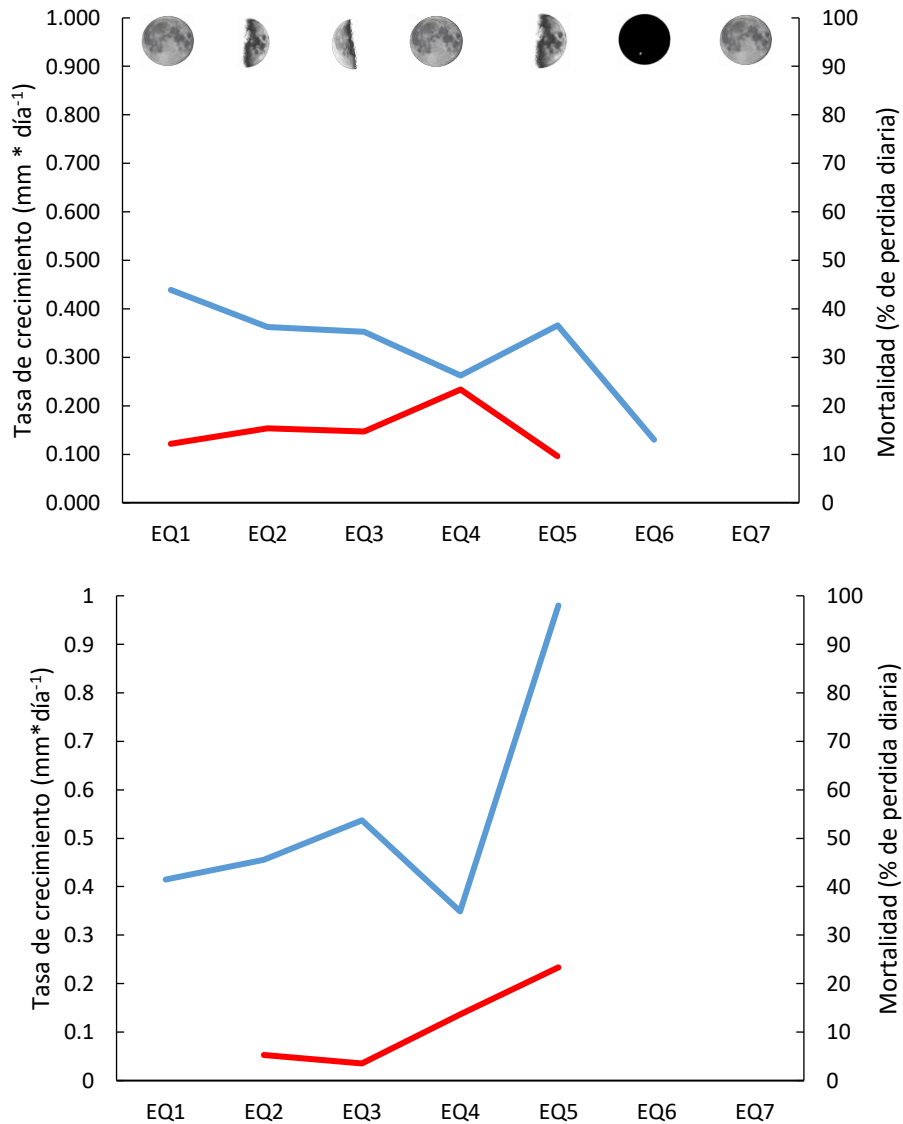


Figura 23. Comparación de las tasas de crecimiento (línea azul) y mortalidad (rojo) estimadas para cada fase lunar. Arriba: *Strangomera bentincki*; Abajo: *Engraulis ringens*.

Considerando que los estados larvales de ambas especies compartieron las mismas condiciones oceanográficas de las parcelas de agua en las que fueron recolectadas, es que la diferencia en las tasas de crecimiento y mortalidad cobra especial relevancia. La mayoría de los estudios sobre estas especies abarcan estrategias reproductivas en adultos; por ejemplo, estacionalidad y áreas de desove compartidas por estas especies, diferenciándose en que la sardina común distribuye sus áreas de desove más cerca de la costa y la anchoveta más lejos (Hernández & Castro 2000; Castillo-Jordán *et al.* 2007; Bustos *et al.* 2008), y variaciones en el índice gonadosomático (Mori *et al.* 2011). En síntesis, ambas especies comparten estrategias como el ser iteróparas, desarrollo ovocitario asincrónico, fecundidad indeterminada, y desoves parciales (Cubillos *et al.* 2011). A su vez, comparten características biológicas como tasa de crecimiento y mortalidad natural (Cubillos *et al.* 2001, Castillo-Jordán *et al.* 2007). Con tantas similitudes no es de extrañar que cohabiten las mismas áreas y constituyan cardúmenes mixtos (Gerlotto *et al.* 2004). Sin embargo, son escasos los trabajos que han descrito rasgos de historia de vida durante las etapas tempranas del desarrollo larval para estas especies. Por ejemplo, ya se ha descrito la variabilidad en adultos de *E. ringens* en términos de la adaptación de subpoblaciones a cada microhábitat asociados a plumas de surgencia durante un periodo específico del año (Mathisen 1989). Dentro de estas adaptaciones el “Natal homing”, es una estrategia reproductiva que se basa en el mecanismo de impresión de un registro de las condiciones ambientales, restringido a un breve período durante la primera etapa de la vida, que podría dar la señal a sucesivas generaciones para reproducirse en la misma ubicación geográfica también ha sido registrada en *E. ringens* (Brochier *et al.* 2009).

Este estudio sugiere que ambas especies presentan distintas tácticas durante el desarrollo larval. *Strangomera bentincki* es una especie endémica con tasas de crecimiento más lentas, pero constantes, incluso cuando la mortalidad instantánea aumentó; por otro lado, *Engraulis ringens* presentó tasas de crecimiento larvales más rápidas que la sardina, pero amplias variaciones temporales a escala corta, que podrían estar afectando la mortalidad larval.

Los resultados del efecto del crecimiento en ambas especies sugieren un acople entre el crecimiento somático y el crecimiento del otolito, por lo tanto, los retrocálculos de LE a partir del tamaño del otolito como la longitud al ASV, no están sesgadas. Por otro lado, Contreras *et al.* (2017), describieron una relación completamente distinta para las larvas de *E. ringens* de la zona costera de Antofagasta, norte de Chile. En ese caso, la relación fue negativa, atribuida principalmente a cambios ambientales que podrían gatillar una alta variación en las tasas de crecimiento y por lo tanto también en el tamaño de las larvas. La relación entre ITRO y TCI en *S. bentincki* concuerda con lo descrito por Rodríguez-Valentino (2016) para la misma zona de estudio entre 2010 y 2013.

Nuevamente, se observa la plasticidad de *E. ringens* para responder frente a las condiciones ambientales de zona. Ya se han descrito estas diferencias en la proporcionalidad entre crecimiento somático y del otolito dentro de una misma especie, estos desacoples se deben a factores ambientales como la temperatura. Mosegaard *et al.* (1988) describieron que por sobre una temperatura óptima de crecimiento somático, este disminuye o incluso se detiene, mientras que el crecimiento del otolito aumenta. La disponibilidad de alimento, según Molony & Choat (1990) también juega un rol importante en esta relación sumando el factor ontogenético; las larvas del pez *Ambassis vachelli* que

fueron expuestas a periodos de inanición, mostraron una disminución en el ancho de los micro-incrementos luego de 15 días de inanición; previo a este periodo, los incrementos no mostraron diferencias significativas, por lo tanto las larvas hicieron uso de sus reservas energéticas para mantener el crecimiento del otolito a costa del crecimiento somático. Este desacople se produce debido a las características de cada tipo de crecimiento. El crecimiento del otolito es un proceso químico extracelular opuesto al crecimiento somático que es un crecimiento en función del metabolismo. Es así como existe cierta independencia entre estas variables (Mosegaard *et al.* 1988, Casselman 1990, Hare & Cowen 1995). Por lo tanto, esta relación debe ser evaluada para cada estimación de tamaños pretéritos al tamaño de captura, donde se haga uso de retrocálculos a partir de regresiones lineales entre el tamaño del otolito y la longitud estándar teniendo en cuenta que estos modelos asumen una proporcionalidad entre el crecimiento somático y el crecimiento del otolito (Araya & Cubillos 2002), la cual como ya se ha reportado no siempre cumple esta condición. De esta forma, se puede verificar los resultados obtenidos y también obtener aproximaciones de las respuestas de los individuos frente a los factores ambientales.

Tabla 8. Crecimiento larval de varias especies que habitan el ecosistema de la Corriente de Humboldt.

Especie	TC (mm día ⁻¹)	Ambiente	Tipo de pez	Referencia
<i>Strangomera bentincki</i>	0,13-0,43	Corriente de Humboldt	Pequeño pelágico	Este estudio
<i>Strangomera bentincki</i>	0,31-0,42	Corriente de Humboldt	Pequeño pelágico	Rodríguez-Valentino 2016
<i>Engraulis ringens</i>	0,34-0,98	Corriente de Humboldt	Pequeño pelágico	Este estudio
<i>Engraulis ringens</i>	0,50-0,85	Corriente de Humboldt	Pequeño pelágico	Contreras <i>et al.</i> 2017
<i>Engraulis ringens</i>	0,45-0,47	Corriente de Humboldt	Pequeño pelágico	Herrera <i>et al.</i> 1985; Hernández & Castro 2000
<i>Sardinops sagax</i>	0,40-0,65	Corriente de Humboldt	Pequeño pelágico	Castillo <i>et al.</i> 1985
<i>Helcogramoides chilensis</i>	0,14-0,15	Corriente de Humboldt	Cripto-bentónico	Palacios-Fuentes <i>et al.</i> 2014
<i>Gobiesox marmoratus</i>	0,24	Corriente de Humboldt	Cripto-bentónico	Contreras <i>et al.</i> 2013
<i>Sicyases sanguineus</i>	0,14	Corriente de Humboldt	Cripto-bentónico	Contreras <i>et al.</i> 2013
<i>Sardinops sagax</i>	0,58-0,82	Gran Bahía Australiana	Pequeño pelágico	Strong & Ward 2009

Los ciclos lunares o semi-lunares son comunes en los peces y otros organismos, debido a que el ciclo lunar proporciona un conjunto sólido y predecible de señales ambientales para las especies marinas, a través de ciclos ambientales asociados, como los ciclos mareales, cambios en la intensidad de la luz de la luna, hora del amanecer, ciclo solar o simplemente la periodicidad de 1 mes (deBruyn & Meeuwig 2001, Hernández-León 2008, Takemura *et al.* 2010), que pueden aumentar el éxito en la alimentación, reproducción e incluso la dispersión de larvas de peces en condiciones favorables (deBruyn & Meeuwig 2001). Si bien no existe un patrón de crecimiento o mortalidad con el ciclo lunar, si lo hay en las fechas de agotamiento de saco vitelino. Ambas especies concentraron estas fechas durante la luna nueva o en días previos a este día y cercanos al cuarto menguante en el caso de la anchoveta, concordando con lo propuesto por Hernández-León (2008), durante esta fase en particular los huevos y larvas de peces se ven favorecidas una mayor dispersión larval y evasión de depredadores debido a la oscuridad (Robertson *et al.* 1990, Takemura *et al.* 2010). Al ser especies de vida adulta completamente pelágica, la dispersión podría estar jugando un rol secundario o incluso no ser un factor significativo para las larvas de las especies objeto de estudio como lo sería para larvas de peces bentónico y costeros como *Gobiesox marmoratus* y *Sicyases sanguineus* (familia Gobiesocidae); *Helcogramoides chilensis* (familia Tripterygiidae). Estos peces reclutan en los arrecifes rocosos, y prefieren las fases de cuadraturas en donde la amplitud de mareas y la dispersión es menor. (Contreras *et al.* 2013; Palacios-Fuentes *et al.* 2014).

S. bentincki y *E. ringens*, además de acoplar el ASV durante el periodo oscuro del ciclo lunar, también sincronizan sus desoves de manera tal que no se solapen entre especies, incluso la anchoveta también muestra un pulso importante en los días cercanos a la luna

creciente mostrando una distribución bimodal con la luna menguante en las frecuencias de ASV. El segundo pulso de ASV en la anchoveta comienza el 10 de noviembre precisamente cuando la sardina termina su tercer pulso de ASV, anterior a este desacople entre especies las frecuencias de ASV de *E. ringens* se mantienen bajos durante el primer y segundo pulso de *S. bentincki*. Posiblemente, esta conducta tenga el objetivo de disminuir la competencia entre las larvas de estas especies que comparten las mismas áreas de desove. Ambas especies marcan su primer anillo al momento del ASV que también es el comienzo de la alimentación exógena, y por lo tanto el comienzo de la competencia por el alimento disponible en la columna de agua (Brothers *et al.* 1976, Palomera *et al.* 1988, Hernández & Castro 2000). Cabe destacar que teniendo en cuenta que las larvas son depredadores netamente visuales, se vuelve especialmente interesante el patrón de la primera alimentación en un periodo de oscuridad, ya que este podría disminuir la probabilidad de encontrar alimento. Sin embargo, Llanos-Rivera *et al.* (2004; 2014) evaluaron el desarrollo de neuromastos en la historia de vida temprana de estas dos especies y también la sobreposición dietaria de estas especies y otros Clupeiformes de la zona centro-sur de Chile, encontrando que las larvas de *S. bentincki* tienen mayor capacidad de alimentarse de presas móviles que *E. ringens*. Si bien *E. ringens* eclosiona con la serie de neuromastos en la zona preótica ya desarrollados a diferencia de *S. bentincki* que se desarrollan posteriormente a la eclosión, pero *S. bentincki* al alcanzar los 11,2 mm comienza el desarrollo de invaginaciones de los neuromastos infraorbitales, a esta misma edad *E. ringens* posee mayor número de neuromastos en la región cefálica pero no compensan el desarrollo que alcanza *S. bentincki*.

Este estudio sugiere que *S. bentincki* y *E. ringens* poseen diferencias en sus rasgos de historia de vida temprana; las tácticas relacionadas el crecimiento poblacional, individual y la sobrevivencia no están relacionadas con el ciclo lunar, sin embargo, podrían obedecer a eventos oceanográficos de meso o pequeña escala. En cuanto a las frecuencias de ASV durante el ciclo lunar, la sardina muestra una tendencia hacia el periodo oscuro del ciclo lunar mientras que la anchoveta presenta una marcada bimodalidad en los días previos al cuarto creciente y el cuarto menguante, esto se traduce en un desacople entre especies generando tácticas de sobrevivencia específicas para los estadios tempranos de cada especie.

LITERATURA CITADA

Aguayo HM & SB Soto. 1978. Edad y crecimiento de la sardina común (*Clupea (Strangomera) bentincki*) en Coquimbo y Talcahuano. Investigaciones Pesqueras. 27: 1-55.

Araya M & L Cubillos. 2002. The retrospective analysis of the growth in fish and their associated problems. Gayana, 66(2): 161-179.

Bagarinao T & JR Hunter. 1985. The visual feeding threshold and action spectrum of northern anchovy (*Engraulis mordax*) larvae. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations (CalCOFI) Reports 14: 245–254.

Bernal-Durán V, N Jahnsen-Guzmán & MF Landaeta. 2017. Sharing morphospaces: early ontogenetic shape changes in two clingfish larvae (Pisces: Gobiesocidae) from the south-east Pacific Ocean. Journal of Fish Biology, 91(5): 1510–1516.

Blaxter JHS .1974. The role of light in the vertical migration of fish, a review. En: (eds. Evans G C, R Bainbridge & O Rackham. Light as an ecological factor, II. Blackwell scientific Publications. Oxford, pp. 189-210.

Boden BP & EM Kampa. 1967. The influence of natural light on the vertical migrations of an animal community in the sea. Symposium of the Zoological Society (London) 19: 15-26.

Brochier T, F. Colas, C. Lett, V. Echevin, L.A. Cubillos, J. Tam, M. Chlaida, C. Mullon & P. Fréon. 2009. Small pelagic fish reproductive strategies in upwelling systems:

A natal homing evolutionary model to study environmental constraints. Progress in Oceanography 83: 261–269.

Brothers EB, CP Mathews, R Lasker. 1976. Daily growth increments in otoliths from larval and adult fishes. Fishery Bulletin 74(1)

Bustos B & LA Cubillos. 2016. Cambios interanuales en la talla de madurez de sardina común, *Strangomera bentincki*, en la zona centro-sur de Chile (2007-2012). Revista de Biología Marina y Oceanografía 51(2): 317-325.

Casselman JM. 1990. Growth and Relative Size of Calcified Structures of Fish, Transactions of the American Fisheries Society 119(4): 673-688.

Castillo G, E Aguilera, G Herrera, PA Bernal, JL Butler, J Chong, C Oyarzún & C Veloso. 1985. Larval growth rates of the Pacific sardine *Sardinops sagax* off central Chile, determined by daily ring counts in otoliths. Biología Pesquera 14: 3–10.

Castillo-Jordán C, LA Cubillos & J Paramo. 2007. The spawning spatial structure of two co-occurring small pelagic fish off central southern Chile in 2005. Aquatic Living Resources. 20: 77-84.

Castro LR, G Claramunt, MC Krautz, A Llanos-Rivera & P Moreno. 2009. Egg trait variation in anchoveta *Engraulis ringens*: a maternal response to changing environmental conditions in contrasting spawning habitats. Marine Ecology Progress Series 381: 237-248.

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

Contreras JE, C Rodríguez-Valentino, MF Landaeta, G Plaza, MI 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 00:1–12.

Contreras JE, MF Landaeta, G Plaza, FP Ojeda & CA Bustos. 2013. The contrasting larval hatching patterns and larval growth of two sympatric clingfishes inferred by otolith microstructure analysis. Marine and Freshwater Research 64: 157-167.

Cubillos L, M Canales, D Bucarey, A Rojas & R Alarcón. 1999. Epoca reproductiva y talla media de primera madurez sexual de *Strangomera bentincki* y *Engraulis ringens* en el período 1993-1997, zona centro-sur de Chile (1993-97). Investigaciones Marinas, Valparaíso: 28, 73-85.

Cubillos LA, 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 LA, DF Arcos, DA Bucarey, & M Canales. 2001. Seasonal growth of small pelagic fish off Talcahuano (37°S-73°W), Chile: a consequence of their reproductive strategy to seasonal upwelling?. Aquatic Living Resources 14(2): 115-124.

Cushing D H .1974. The natural regulation of populations. En: Harden Jones F R (ed.) Sea fisheries research. Elek Science, Londres, pp. 399-412

DeBruyn AMH & JJ Meeuwig. 2001. Detecting lunar cycles in marine ecology: Periodic regression versus categorical ANOVA. Marine Ecology-progress Series.

- Díaz-Astudillo M, M I Castillo, MA Cáceres, G Plaza & MF Landaeta. 2017.** Oceanographic and lunar forcing affects nearshore larval fish assemblages from temperate rocky reefs. *Marine Biology Research*.
- FAO. 1982.** Report of the technical consultation on the methodologies used for age-reading. *FAO Fishery Report No. 257*, 104 pp.
- Galleguillos R, L Troncoso, J Monsalves & C Oyarzun. 1997.** Diferenciación poblacional en la sardina chilena *Strangomera bentincki* (Pisces: Clupeidae) análisis genético de variabilidad proteínica. *Revista Chilena de Historia Natural* 70:351-361.
- García P & F Pérez. 2008.** Propuesta de metodología para el análisis del error de posición en bases de datos espaciales mediante estadística circular y mapas de densidad. *GeoFocus* 8: 281-296.
- Gerlotto F, J Castillo, A Saavedra, M A Barbieri, M Espejo & P Cotel. 2004.** Three-dimensional structure and avoidance behaviour of anchovy and common sardine schools in central
- Gliwicz, ZM. 1986.** Predation and the evolution of vertical migration in zooplankton. *Nature* 320: 746-748.
- Hare JA & RK 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 fish early life history stages. *Journal of Fisheries Aquatic Science* 52: 1909-1922.

Hernández EH & LR Castro. 2000. Larval growth of the anchoveta *Engraulis ringens* during the winter spawning season off central Chile. Fisheries Bulletin 98: 704-710.

Hernández-León S. 2008. Natural variability of fisheries and lunar illumination: a hypothesis. Fish and Fisheries 9: 138–154.

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: 1075–1092.

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.

Houde ED. 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. American Fisheries Society Symposium 2: 17–29.

IFOP. 2017. Boletín Mensual Febrero 2017, Programa de Seguimiento de las Principales Pesquerías Pelágicas de la zona centro sur de Chile, V- XI Regiones, año 2017. Instituto de Fomento Pesquero. 11 pp.

Lahoz R, J Ortega & C Fernandez-Montraveta. 1994. Métodos estadísticos en Biología del comportamiento. Editorial Complutense 1:159-187.

Llanos-Rivera A, G Herrera, E Tarifeño & LR Castro. 2014. Development of free neuromasts in *Engraulis ringens* and *Strangomera bentincki* (Teleostei, Clupeiformes) early larvae. Latin American Journal of Aquatic Research 42(1): 264-270.

Llanos-Rivera, A., G. Herrera & P. Bernal. 2004. Food size selectivity and dietary overlap in larvae of clupeiform species from central Chile. *Cahiers de Biologie Marine* 45: 1-8.

Lujan D. 2016. Factores Determinantes de la Variabilidad Espacial de Anchoqueta Peruana (*Engraulis ringens*) en el Pacífico Sudoriental. Tesis de magister, Escuela de Posgrado Víctor Alzamora Castro, Universidad Cayetano Heredia, Lima, 155 pp.

Mansur L, D Catalán, G Plaza, MF Landaeta & F Patricio Ojeda. 2013. Validación de la periodicidad diaria de los incrementos en otolitos de peces intermareales del Pacífico sudoriental. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 48(3): 629-633.

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

Mathisen OA. 1989. Adaptation of the anchoveta (*Engraulis ringens*) to the Peruvian upwelling system. En: Pauly D, P Muck, Mendo J & Tsukayama (Eds.). 2001, *The Peruvian upwelling ecosystem: dynamics and interactions*, vol.18, pp. 220-234.

Molony BW & JH Choat. 1990. Otolith increment widths and somatic growth rate: the presence of a time-lag. *Journal of Fish Biology* 37: 541-551.

Montecinos A & F Balbontin. 1993. Índices de surgencia y circulación superficial del mar: Implicancias biológicas en un área de desove de peces entre Los Vilos y Valparaíso. Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 28: 133-150.

Mori J, B. Buitrón, A. Perea, C. Peña, & C. Espinoza. 2011. Variabilidad interanual en la estrategia reproductiva de la anchoveta peruana en la región norte-centro del litoral del Perú. *Ciencias marinas* 37(4b): 513-525.

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.

Narváez DA, E Poulin, G Leiva, E Hernández, JC Castilla, SA Navarrete. 2004. Seasonal and spatial variation of nearshore hydrographic conditions in central Chile. *Continental Shelf Research* 24: 279–292.

Orellana & Balbontín. 1983. Estudio comparativo de las larvas de Clupeiformes de la costa de Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 9 (1): 1-46.

Palacios-Fuentes P, MF Landaeta, N Jahnsen-Guzmán, G Plaza & FP Ojeda. 2014. Hatching patterns and larval growth of a triplefin from central Chile inferred by otolith microstructure analysis. *Aquatic Ecology* 48: 259–266.

Palomera I, B Morales-Nin & J Leonat. 1988. Larval growth of anchovy, *Engraulis encrasicolus*, in the western Mediterranean Sea. *Marine Biology* 99: 283–291.

Quiñonez-Velázquez C, R Alvarado-Castillo & R Félix-Uraga. 2002. Relación entre el crecimiento individual y la abundancia de la población de la sardina del Pacífico *Sardinops Caeruleus* (Pisces: Clupeidae) (Girard 1856) en Isla de Cedros, Baja California, México. *Revista de biología marina y oceanografía* 37(1): 1-8.

Robertson D, CW Petersen & J D Brawn. 1990. Lunar reproductive cycles of benthic-brooding reef fishes: reflections of larval biology or adult biology. *Ecological Monographs* 60(3): 311-3.

Rodriguez-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.

Roe HSJ. 1974. Observations on the diurnal vertical migrations of an oceanic animal community. *Marine Biology* 28: 99-113.

Russell GS & DJ Levitin. 1995. An expanded table of probability values for Rao's spacing test. *Communications in Statistics: Simulation and Computation* 24: 879-888.

Silva N & Valdenegro A. 2003. Evolución de un evento de surgencia frente a punta Curaumilla, Valparaíso. *Investigaciones Marinas* 31(2): 73-89.

Strong NJ & TM Ward. 2009. Growth rates of larval sardine, *Sardinops sagax*, in upwelling areas of the eastern Great Australian Bight. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 133(2): 307-317.

Takasuka A, Aoki I, Mitani I. 2003. Evidence of growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Sagami Bay. *Marine Ecology. Progress Series* 252: 223–238.

Takasuka A, Aoki I, Oozeki Y. 2007. Predator-specific growth selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus*. *Marine Ecology. Progress Series* 350: 99–107.

Takasuka A, Y Oozeki, I Aoki, R Kimura, H Kubota, H Sugisakii & T Akamine. 2008. Growth effect on the otolith and somatic size relationship in Japanese anchovy and sardine larvae. *Fisheries Science* 74: 308–313.

Takemura A, M S Rahman & Y J Park. 2010. External and internal controls of lunar-related reproductive rhythms in fishes. *Journal of Fish Biology* 76: 7–26.

Valdivia I M, R A Chávez & Oliva, M. E. 2007. Metazoan parasites of *Engraulis ringens* as tools for stock discrimination along the Chilean coast. *Journal of Fish Biology* 70: 1504-1511.