PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DE VALPARAÍSO FACULTAD DE CIENCIAS DEL MAR Y GEOGRAFÍA ESCUELA DE CIENCIAS DEL MAR



INFORME FINAL CORREGIDO

PROYECTO FIPA Nº 2021-17

FIPA N°2021-17 DETERMINACIÓN DE UNIDADES DEMOGRÁFICAS DE SARDINA COMÚN ZONA CENTRO

SUR













INFORME FINAL CORREGIDO Valparaíso, noviembre 2023

Título:	Determinación de unidades demográficas de sardina común zona centro sur
Requirente:	Fondo de Investigación Pesquera y de Acuicultura
Institución Ejecutora:	Pontificia Universidad Católica de Valparaíso Facultad de Ciencias del Mar y Geografía Escuela de Ciencias del Mar Avenida universidad 330, Curauma Casilla 1020 Valparaíso
Instituciones Subcontratadas:	Instituto de Fomento Pesquero Universidad Austral







EQUIPO DE TRABAJO

INVESTIGADORES (AS)	INSTITUCIÓN
Guido Plaza	Pontificia Universidad Católica de Valparaíso (PUCV)
Gustavo Aedo	Pontificia Universidad Católica de Valparaíso (PUCV)
Jorge Contreras	Pontificia Universidad Católica de Valparaíso (PUCV)
Luis Chávez	Pontificia Universidad Católica de Valparaíso (PUCV)
Bárbara Pacheco	Pontificia Universidad Católica de Valparaíso (PUCV)
Edwin Niklitschek	Universidad de los Lagos (ULAGOS)
J. Pamela Toledo	Universidad Austral (UACH) Universidad de Los lagos (ULAGOS)
J. Francisco Cerna	Instituto de Fomento Pesquero (IFOP)
Juan Carlos Saavedra	Instituto de Fomento Pesquero (IFOP)
A. Cecilia Machuca	Instituto de Fomento Pesquero (IFOP)
Amalia López	Instituto de Fomento Pesquero (IFOP)







1. RESUMEN EJECUTIVO

La sardina común (*strangomera bentincki*) es una especie pelágica endémica que se distribuye desde Coquimbo hasta la región de Los Lagos, donde sustenta una actividad pesquera extractiva importante. Este recurso hasta la fecha ha sido manejado como una unidad demográfica a lo largo de su área de distribución, en base a un estudio desarrollado en la década de los 90, donde a través de marcadores genéticos, análisis de la morfología corporal e incidencia de fauna parasitaria, se concluyó que no existían suficientes evidencias para adoptar la existencia de sub-unidades poblacionales segregadas y auto sustentadas. En el presente estudio se expande el alcance de este enfoque, incorporando nuevas técnicas basadas en análisis de la química, la microestructura y la morfometría de los otolitos de esta especie de gran importancia comercial.

Los objetivos específicos del proyecto FIPA 2021-17 asociados a sardina común fueron: OE1) desarrollar un diseño experimental geográfico, temporal y biológicamente adecuado para la identificación de las unidades demográficas de sardina común, considerando la estabilidad de los indicadores en el tiempo; OE2) estimar el número más verosímil de unidades demográficas de sardina común en la zona comprendida entre las Regiones de Valparaíso a Los Lagos y sus límites espaciales a través de análisis multimetodológico; OE3) desarrollar un modelo conceptual respecto de las migraciones ontogénicas de los individuos y los posibles procesos de conectividad entre las unidades demográficas y su relación con las variables ambientales; y OE4) estimar el grado de mezcla entre las posibles unidades demográficas identificadas. En este proyecto también se desarrolló un objetivo específico vinculado a la anchoveta, orientado a explorar mediante análisis multimetodológico, la hipótesis de una posible unidad demográfica

Para el desarrollo del OE1 se definieron tres zonas geográficas (Talcahuano, Corral y Calbuco), asociadas a los principales puertos de desembarques y áreas de desove de esta especie. Posteriormente se seleccionó una muestra de otolitos recolectada a través del programa se seguimiento de pesquerías pelágicas (Centro-Sur) y los cruceros de evaluación hidro-acústicos, llevados a cabo por el Instituto de Fomento Pesquero. Los otolitos seleccionados provinieron de una misma cohorte anual de nacimiento y de diferentes lances, con tamaños de muestra equivalentes para las tres zonas geográficas contrastadas. En el desarrollo del OE2 se seleccionó una batería de muestras de otolitos, por zona geográfica (Talcahuano, Corral & Calbuco), lance y etapa ontogenética (juveniles y adultos), para la cohorte del año 2018. Estas muestras fueron procesadas en el desarrollo del OE2, vinculado a estimar las unidades demográficas de







sardina común en la zona comprendida entre las Regiones de Valparaíso a Los Lagos, utilizando un enfoque multi-metodológico del análisis de sus otolitos, cuyos principales resultados se resumen a continuación.

Para el análisis de química de otolitos, tanto elemental como isotópica, los otolitos de sardina común fueron seccionados y pulidos hasta llegar al primordio, para luego determinar la concentración relativa de diversos elementos mediante ablación láser de barrido continuo o el análisis de isótopos estables. El análisis de metales se realizó mediante procedimientos estandarizados de espectrometría de masa con plasma inducido (LA-ICPMS), desde el primordio hasta el borde del otolito. Del subconjunto de metales detectados consistentemente sobre el límite de detección, la mayor variabilidad fue observada en ocho metales Li, B, Mg, Mn, Zn Sr, Sn y Ba. Para el análisis de isótopos estables se utilizaron las mismas secciones transversales (~200 µm) empleadas para el análisis elemental y fue realizado mediante espectrometría de gases en digestión ácida en HPO⁴. Las muestras de juveniles fueron enviadas enteras para minimizar el problema de falta de masa a ser detectada por el equipo. Para los otolitos de adultos se extrajeron submuestras de los últimos 290-550 µm del rostrum para representar el último año de vida adulta, mientras que para representar el primer año de vida se cortó un prisma con el micro taladro en la sección utilizada para metales.

Tanto la composición elemental como la composición isotópica de las regiones nucleares de otolitos de peces juveniles mostró diferencias importantes logrando diferenciar dos orígenes en las muestras uno estuarino, representado por las muestras provenientes de Calbuco y otro oceánico, representado por peces provenientes de Corral-Talcahuano sumando algunos individuos capturados en Calbuco. Al observar la composición elemental y los valores isotópicos entre las secciones nucleares y marginales de los otolitos de peces adultos, se observaron grandes diferencias que podrían ser explicadas por desplazamientos ontogenéticos a hábitats de alimentación, ubicados en aguas más oceánicas y/o profundas que las áreas de crianza.

La micro-estructura de otolitos de juveniles y adultos, presentó una elevada resolución para los primeros 40-50 días de vida. El registro de los grosores y radio en esta zona micro-estructural, se realizó en juveniles entre 6,5 y 10 cm de LT. Para determinar si existieron diferencias significativas entre zonas geográficas en los grosores y radios, registrados secuencialmente, se utilizaron modelos lineales de efectos mixtos. Mediante este enfoque se demostró que ambas variables medidas entre los días 21 y 45, variaron significativamente entre áreas, diferenciándose principalmente las zonas oceánicas (Talcahuano y Calbuco) combinadas con la zona de Calbuco, donde se observaron los mayores y menores valores, respectivamente. En base a estos hallazgos se aplicó un análisis discriminante lineal, con combinación de variables de los







grosores y radios, que permitió diferenciar las zonas de oceánicas combinadas (Talcahuano y Corral) de la de Calbuco, a un nivel de 70% de clasificaciones correctas.

La forma de los otolitos de peces juveniles y adultos de sardina común fue analizada por dos métodos con el propósito de establecer si existen diferencias entre estas unidades demográficas. El primer análisis consistió en la aplicación de un modelo aditivo generalizado (GAM) de los índices de forma (factor de forma, circularidad, redondez, elipticidad y rectangularidad) con respecto a la longitud del pez para cada zona de estudio. El resultado mostró, para todos los índices, que la forma del otolito se estabiliza a partir de los 11,5 cm LT, cuando el pez ya ha alcanzado la talla media de madurez. A su vez el análisis de devianza (ANOVA) del modelo, con la zona como factor, reveló que solo los índices Factor de Forma, Circularidad y Rectangularidad mostraron diferencias significativas entre Calbuco y Talcahuano. El segundo análisis consistió en evaluar los cambios en el contorno del otolito, comparando los descriptores de elíptica de Fourier y transformada de Wavelet entre zonas. El resultado del análisis canónico de coordenadas principales y el test ANOVA de permutaciones, aplicado sobre los coeficientes de Fourier y Wavelet del contorno del otolito en peces juveniles y adultos, mostró que no existieron diferencias significativas entre zonas. También fue analizado el crecimiento somático basado en el análisis de los annuli a través de un modelo lineal mixto y el análisis de la relación talla-edad utilizando el modelo de von Bertalanffy. Ambos enfoques evidenciaron que existieron diferencias significativas en el crecimiento de sardina común entre las tres zonas de estudio (Talcahuano, Corral y Calbuco).

El desarrollo del OE3 se orientó a la elaboración de un modelo conceptual respecto de migraciones ontogenéticas de individuos de sardina común y posibles procesos de conectividad entre unidades demográficas, sobre la base de distintos enfoques metodológicos: micro-estructural, morfométrico, macro-estructural, isotópico y química elemental. Estos enfoques presentaron evidencia a favor de la hipótesis de dos unidades demográficas, una de origen oceánico costero y otra en el sistema estuarino del Mar Interior de Chiloé. El análisis de bases de datos provenientes del seguimiento de la pesquería entre las Regiones de Valparaíso y Los Lagos, junto con la revisión de antecedentes bibliográficos, permitió sustentar la existencia de dos unidades demográficas. Se demostró la existencia de diferencias en la estacionalidad del proceso reproductivo entre ambas unidades demográficas, con una mayor extensión del desove en el caso de la unidad estuarina (julio-noviembre), en comparación con la unidad oceánica (julio-septiembre). El área de desove en el Mar Interior de Chiloé está conformada por una importante contribución de individuos adultos nacidos en la zona oceánico costera presenta una baja contribución de individuos adultos nacidos en la zona estuarina. En el modelo de conectividad, la







unidad demográfica oceánico costera exhibe características de población fuente, mientras que la unidad demográfica estuarina manifiesta características de población sumidero.

Una vez establecidos los orígenes natales y con el respaldo del modelo conceptual se procedió al desarrollo del OE4 para determinar niveles potenciales de mezcla. De manera previa a la estimación de las tasas de mezcla se procedió a evaluar la exactitud, precisión y consistencia entre juveniles y adultos de cada conjunto de datos, utilizando estándares de calidad definidos ex-ante, orientados a seleccionar los conjuntos de datos más adecuados para lograr el objetivo planteado. De los tres conjuntos de datos analizados, tanto los datos de isótopos estables como los de metales cumplieron a cabalidad los criterios de exactitud, precisión y consistencia entre juveniles y adultos requeridos para su incorporación en el modelo final de estimación de tasas de auto-reclutamiento y mezcla. Como corolario, los resultados del presente estudio muestran evidencia de un área de crianza en el Mar Interior de Chiloé, aunque esta área aporta fracciones menores a los stocks adultos explotado en Chiloé (5-7%) y Corral (3-4%) y, virtualmente, nada al stock explotado en Talcahuano. No se debe olvidar, la importancia de estos reservorios reproductivos, que por encontrarse en hábitats segregados y distantes tienden a presentar asincronía ambiental respecto al hábitat reproductivo principal.

Para el desarrollo del OE5 se emplearon los mismos procedimientos de laboratorio y enfoques analíticos para abordar la problemática de unidad independiente. Para este caso, los índices derivados de los dos marcadores utilizados (microestructura y morfometría de otolitos) mostraron consistentemente que la anchoveta de la Región de los lagos, constituye una unidad demográfica independiente de la unidad de la zona centro-sur (Valparaíso- Talcahuano).







2. ABSTRACT

The common sardine (*Strangomera bentincki*) is an endemic pelagic species, widely distributed from Coquimbo to Puerto Montt, where this species supports an important extractive fishing activity. This resource to date has been managed as a demographic unit throughout its distribution area, based on a study carried out in the 1990s, based on genetic markers, analysis of body morphology and incidence of parasites. This study did not show enough evidence to adopt the existence of segregated and self-supporting subpopulation units. In the current study, the scope of such an approach is expanded, incorporating new techniques based on analysis of the chemistry, microstructure and morphometry of sagittal otoliths of this important engraulids.

The specific objectives of the FIPA 2021-17 project were: SO1) develop a geographical, temporal and biologically suitable experimental design for the identification of demographic units of common sardines, considering the stability of the indicators over time; SO2) estimate the most likely number of demographic units of common sardines in the area between Valparaíso to inner Sea of Chiloe and their spatial limits through an holistic analysis; SO3) develop a conceptual model regarding ontogenetic migrations of individuals and possible connectivity processes between demographic units and their relationship with environmental drivers; and SO4) estimate mixing rates among the possible identified demographic units. In this project, a further specific objective related to anchovy was also developed, aimed to explore through multi-methodological analysis, the hypothesis of a possible demographic unit of anchovy in inland waters of Chiloe Sea (SO5).

For the development of SO1, three geographical zones were defined (Talcahuano, Corral and Calbuco), associated with the main landing ports and spawning areas of this species. Subsequently, a sample of otolith material collected through the pelagic fisheries monitoring program (Central-South) and the hydro-acoustic evaluation cruises, carried out by the Fisheries Development Institute, was selected. The selected otoliths came from the same annual birth cohort and from different sets, with equivalent sample sizes for the three contrasted geographical areas. In the development of SO2, a battery of otolith samples was selected, by geographical area (Talcahuano, Corral & Calbuco), and ontogenetic stage (juveniles and adults), for the 2018 cohort. These samples were processed in the development of the SO2. The main results associated with the development of OE2 are summarized below.

This report presents the results of the otolith chemical analysis, both elemental and isotopic. The common sardine otoliths were sectioned and polished until reaching the primordium to later determine the







relative concentration of various elements by continuous scanning laser ablation. Analysis was performed using standardized induced plasma mass spectrometry (ICPMS) procedures, from the primordium to the otolith edge. From the subset of metals consistently detected above the detection limit, the highest variability was observed in eight metals Li, B, Mg, Mn, Zn Sr, Sn, and Ba. For stable isotope analysis the same cross sections (\sim 200 µm) used for elemental analysis were used, whereas whole samples were sent in case of juveniles. For adult otoliths, the last 290-550 µm of the rostrum was taken along with sections of the edge to represent the last year of adult life, while to represent the first year of life, a prism was cut with the microdrill in the section used for metals. Isotopic analysis was conducted by gas spectrometry in acid digestion in HPO4.

The elemental composition of the nuclear regions of otoliths of juvenile fish showed important differences, which was indicative of the existence of two origins, one oceanic and the other estuarine. The isotopic composition of the nuclear regions of the otoliths of juvenile individuals showed the same pattern as metals, giving further support to the two-origin hypothesis, one estuarine represented by the samples from Calbuco and the other oceanic represented by fish mainly from Corral-Talcahuano plus some captured individuals in Calbuco. The differences in both the elemental composition and the isotopic values between nuclear and marginal sections of otoliths from adult fish could be a result of ontogenetic migrations to feeding habitats located in more oceanic and/or deeper waters than the nursery areas.

The microstructure of otoliths from juveniles and adults presented a high resolution for the first 40-50 days of life. The increment width (IW) and radii-at-age (RA) in this micro-structural zone was recorded in juveniles between 6.5 and 10 cm TL. To determine if there were significant differences between geographic areas in IW and RA, recorded sequentially, linear mixed-effects models were used. This approach showed that both variables measured between days 21 and 45, varied significantly between areas, mainly differentiating the oceanic areas (Talcahuano and Calbuco) with the Calbuco area, where the highest and lowest values were observed, respectively. Based on these findings, a linear discriminant analysis was applied, with a combination of IW and RA records, which showed that the combined oceanic zones (Talcahuano and Corral) significantly differed from Calbuco, at a level of 70% of correct classifications.

The otolith shape of juveniles and adult fish were analyzed by two methods in order to test for significant differences among the three contrasted areas. The first analysis consisted in the application of a generalized additive model (GAM) on basic shape indices (i.e., shape factor, circularity, roundness, ellipticity and rectangularity) as regarded to fish length for each study area. The result showed, for all the indices, that the shape of the otolith stabilizes from 11.5 cm TL, when the fish has already reached the average size of







maturity. An ANOVA, with the area as a factor, revealed that only the Shape Factor, Circularity, and Rectangularity indices showed significant differences between Calbuco and Talcahuano. The second analysis consisted in comparing Fourier elliptic and Wavelet transform descriptors between zones. The result of the canonical analysis of principal coordinates and the PERMANOVA, applied to the Fourier and Wavelet coefficients of the otolith contour in juvenile and adult fish, did not show significant differences between zones. Somatic growth was also analyzed based on the analysis of the annuli through a mixed linear model and the analysis of the length-age relationship using the von Bertalanffy model. Both approaches showed that there were significant differences in the growth of common sardines between the three study areas (Talcahuano, Corral and Calbuco).

The development of SO3 aimed at the elaboration of a conceptual model regarding ontogenetic migrations individuals and possible connectivity processes between demographic units, based on different methodological approaches: micro-structural, morphometric, macro-structural, isotopic. and trace elemental composition. These approaches showed evidence in favor of the hypothesis of two demographic units, one from a coastal oceanic origin and the other one associated to the estuarine system of the Inland Sea of Chiloé. The analysis of databases from the monitoring of the fishery from Valparaíso to Los Lagos, along with the review of bibliographic records, allowed us to support the existence of two demographic units. Differences in the seasonality of the reproductive process between both demographic units were demonstrated, with a protracted spawning in the case of the estuarine unit (July-November), compared to the oceanic unit (July-September). The spawning area in the Inland Sea of Chiloé is made up of an important contribution of adult individuals born in the coastal oceanic zone; while the spawning area of the coastal oceanic zone presents a low contribution of adult individuals born in the estuarine zone. In the connectivity model, the coastal oceanic population unit exhibits source population characteristics, while the estuarine population unit exhibits population with a sink dynamic.

Once the native origins were established and with the support of the conceptual model, the OE4 was developed to determine potential mixing levels. Prior to the estimation of the mixing rates, the accuracy, precision and consistency between juveniles and adults of each data set were evaluated, using quality standards defined ex-ante, addressed to select the most suitable data sets for achieve the stated objective. Of the three data sets analyzed, both the stable isotope and metal data fully met the criteria of accuracy, precision, and consistency between juveniles and adults required for their incorporation into the final model for estimating self-recruitment rates and mix. As a corollary, the results of the present study show evidence of a nursery area in the inner Chiloé Sea, although this area contributes with a smaller fraction to







the adult stocks exploited in Chiloé (5-7%) and Corral (3-4%) and, virtually nothing to the exploited stock in Talcahuano. It is important to underline these reproductive reservoirs should not be neglected, because these habitats are segregated and distant, which can trigger environmental asynchrony as regarded to the main reproductive habitat.

For the development of SO5, the same laboratory procedures and analytical approaches were used to address the issue of independent unit. For this case, the indices derived from the two markers used (microstructure and otolith shape analysis) consistently showed that the anchovy *Engraulis ringens* inhabiting the inner Sea of Chiloé encompassed a demographic unit independent from central-south zone off Chilean coast (Valparaíso-Talcahuano).







TABLA DE CONTENIDOS

1	RESUMEN EJECUTIVO	IV
2	ABSTRACT	VIII
3	OBJETIVOS	1
	4.1 Objetivo General	1
	4.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	1
4	ANTECEDENTES	2
	3.1 Justificación General	3
	3.2 J USTIFICACIÓN SOBRE EL USO DE LA QUÍMICA DE OTOLITOS	4
	3.3 JUSTIFICACIÓN PARA EL USO DE LA MICRO-ESTRUCTURA DE OTOLITOS	6
	3.4 JUSTIFICACIÓN PARA EL USO DE LA MORFOMETRÍA DE OTOLITOS	7
5	METODOLOGÍA DE TRABAJO POR OBJETIVO	9
	5.1 OBJETIVO ESPECIFICO No 4.1 "Desarrollar un diseño experimental geográfico, temporal y	
	BIOLÓGICAMENTE ADECUADO PARA LA IDENTIFICACIÓN DE LAS UNIDADES DEMOGRÁFICAS DE SARDINA	
	COMÚN, CONSIDERANDO LA ESTABILIDAD DE LOS INDICADORES EN EL TIEMPO"	10
	5.1.1 ÁREA DE ESTUDIO	10
	5.1.2 DEFINICIÓN DE TAMAÑOS DE MUESTRA	11
	5.2.1 INTRODUCCIÓN SOBRE ALCANCE DEL OBJETIVO	14
	5.2.2 Análisis de la composición elemental e isotópica en otolitos	17
	5.2.3 Análisis de Índices micro-estructurales	23
	5.2.4 Análisis de índices morfométricos y macro-estructurales	28
	5.3 OBJETIVO ESPECÍFICO No 4. 3. DESARROLLAR UN MODELO CONCEPTUAL RESPECTO DE LAS	
	MIGRACIONES ONTOGÉNICAS DE LOS INDIVIDUOS Y LOS POSIBLES PROCESOS DE CONECTIVIDAD ENTRE LAS	
	UNIDADES DEMOGRÁFICAS Y SU RELACIÓN CON LAS VARIABLES AMBIENTALES	35
	5.4 OBJETIVO ESPECÍFICO NO 4.4. Estimación de grado de mezcla entre las posibles unidades	
	DEMOGRÁFICAS IDENTIFICADAS	37
	5.4.1 Contextualización del objetivo	37
	5.4.2 Aspectos metodológicos	38
	5.4.3 Análisis de Mezcla	40
	5.4.4 Análisis de conglomerados espaciales	41
	5.5 OBJETIVO ESPECÍFICO No 4. 5. Explorar mediante análisis multimetodológico, la hipótesis	
	de una posible unidad demográfica de anchoveta en aguas interiores de la Región de Los Lagos	42







6.	RESULTADOS	45
	6.1 OBJETIVO ESPECÍFICO NO 4.2. ESTIMAR EL NÚMERO MÁS VEROSÍMIL DE UNIDADES DEMOGRÁFICAS	
	de sardina común en la zona comprendida entre las Regiones de Valparaíso a Los Lagos y sus	
	LÍMITES ESPACIALES A TRAVÉS DE ANÁLISIS MULTI-METODOLÓGICO	45
	6.1.1 Composición elemental	45
	6.1.2 Composición isotópica	50
	6.1.3 ANÁLISIS DE ÍNDICES MICRO-ESTRUCTURALES	55
	6.1.4 Análisis de índices morfométricos y macro-estructurales	69
	6.1.5 ANÁLISIS DE CRECIMIENTO SOMÁTICO DE SARDINA COMÚN ENTRE ZONAS	79
	6.1.6 Análisis del crecimiento al momento de la captura	82
	6.2 OBJETIVO ESPECÍFICO NO 4.3. DESARROLLAR UN MODELO CONCEPTUAL RESPECTO DE LAS	
	MIGRACIONES ONTOGÉNICAS DE LOS INDIVIDUOS Y LOS POSIBLES PROCESOS DE CONECTIVIDAD ENTRE LAS	
	UNIDADES DEMOGRÁFICAS Y SU RELACIÓN CON LAS VARIABLES AMBIENTALES	85
	6.2.1 Análisis de antecedentes bibliográficos en sardina común	96
	6.2.2 MODELO CONCEPTUAL	100
	6.3 OBJETIVO ESPECÍFICO NO 4.4. ESTIMACIÓN DE GRADO DE MEZCLA ENTRE LAS POSIBLES UNIDADES	
	DEMOGRÁFICAS IDENTIFICADAS	102
	6.3.1 ANÁLISIS DEL POTENCIAL DISCRIMINANTE	102
	6.3.2 Análisis de conglomerados espaciales	104
	6.4 OBJETIVO ESPECÍFICO Nº 4.5. Comparar mediante análisis multi-metodológico, la hipótesis	
	de una posible unidad demográfica de anchoveta en aguas interiores de la Región de los Lagos	106
	6.4.1Análisis Químico de Otolitos	106
	6.4.2 Análisis de la Microstructura de Otolitos	110
	6.4.3 Análisis del contorno de los otolitos	114
7.	ANALISIS Y DISCUSION DE RESULTADOS	117
	7.1 Análisis de la Química de Otolitos	117
	7.2 Análisis de la Microestructura de Otolitos	117
	7.3 Análisis morfométrico de otolitos	122
	7.4 MODELO CONCEPTUAL	125
	7.5 NIVELES DE MEZCLA	125
	7.6 Unidad poblacional de anchoveta en el mar interior de Chiloé	127
8.	CONCLUSIONES	130
9.	REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	132







LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Identificación de las zonas geográficas en función del gradiente latitudinal, para abordar los objetivos del proyecto
Tabla 2. Número de muestras de otolitos de sardina común a analizar por zona de muestreo y etapa de vida11
Tabla 3. Resumen del número de muestras de otolitos que estuvieron disponibles para las tres zonas geográficas definidas, en función de la cohorte anual de nacimiento, número de lances, rango de tamaño (a) y grupo de edad (b). *n Lances: Lances de pesca con 10 o más ejemplares
Tabla 4. Resumen de estadísticas generales de la longitud total (LT; cm) de los ejemplares de sardina común con otolitos seleccionados, para las tres zonas geográficas definidas y número de lances; DE: 1 desviación estándar; CV: Coeficiente de variación13
Tabla 5. Resumen de las muestras analizadas, respecto al número de muestras comprometidas para análisis químico de otolitos de sardina común18
Tabla 6. Configuraciones de la pre-ablasión y ablasión láser utilizadas para la determinación de la composición elemental de otolitos de sardina común Strangomera bentincki
Tabla 7. Número de otolitos analizados (N) y estadísticas de la longitud total de sardina común de juveniles y adultos por zona de muestreo, correspondiente a la cohorte 2018. Lt= longitud total, d.e.= desviación estándar Lt, "min y max" corresponden a Lt mínima y máxima de la muestra
Tabla 8. Descriptores de forma (Fuente: Modificada de Tuset et al., 2006)29
Tabla 9. Número de lecturas de otolitos de sardina común, por cada zona de estudio (Talcahuano, Corral y Calbuco), edad y año de captura, utilizadas en el análisis de los annuli como proxy del crecimiento somático
Tabla 10. Descripción de los modelos ensayados para determinar las variaciones de los incrementos anuales (annulus), como proxy de crecimiento somático
Tabla 11. Número de muestras de otolitos de anchoveta a analizar por zona de muestreo y etapa de vida43
Tabla 12. Número de otolitos analizados (N) y estadísticos de la longitud total de anchoveta de adultos por zona de muestreo, correspondiente a la cohorte 2015-2016. Lt es la longitud total, d.e. es la desviación estándar de la lonaitud total, min y max corresponden a Lt mínima y máxima de la muestra
Tabla 13. Medias ajustadas de las concentraciones de Li, B, Mg, Mn, Zn, Sr, Sn y Ba relativas a ⁴³ Ca en secciones nucleares de otolitos de juveniles de sardina común Strangomera bentincki según zona. EE=error estándar. Todos los cocientes corresponden a μmoles·mol Ca ⁻¹ , excepto para Mg y Sr, los que corresponden a mmoles·mol Ca ⁻¹ . Valores destacados en negritas indican evidencia (soporte relativo >0.67) de medias distintas entre zonas

Tabla 14. Análisis comparativo de distintos modelos multivariados utilizados para explicar la variabilidad observada en las medias de las concentraciones relativas de Li, B, Mg, Mn, Zn, Sr, Sn y Ba en secciones







nucleares de otolitos de juveniles de sardina común Strangomera bentincki. K=número de parámetros estimados. LoaV=loaaritmo natural de la verosimilitud. DIC=Criterio de Información de la devianza.	
ΔDIC=diferencia en DIC respecto del modelo más informativo, wDIC=soporte relativo dado por los datos al modelo	46
Tabla 15. Medias ajustadas de las relaciones isotópicas δ ¹³ C y δ ¹⁸ O observadas en secciones nucleares y borde de otolitos de adultos de sardina común Strangomera bentincki en las zonas de Calbuco, Corral y Talcahuano. EE=error estándar	51
Tabla 16. Comparación de modelos multivariados seleccionados para explicar la variabilidad observada en las relaciones isotópicas $\delta^{13}C$ y $\delta^{18}O$ observadas en regiones nucleares de juveniles de otolitos de sardina común provenientes de Calbuco, Corral y Talcahuano. K=número de parámetros estimados, LogV=logaritmo natural de la verosimilitud, DIC=Criterio de Información de la devianza, Δ DIC=diferencia en DIC respecto del modelo más informativo, wDIC=soporte relativo dado por los datos al modelo	51
Tabla 17. Medias ajustadas de las relaciones isotópicas $\delta^{13}C$ y $\delta^{18}O$ observadas en secciones nucleares y borde de otolitos de adultos de sardina común Strangomera bentincki provenientes de las zonas de Calbuco, Corral y Talcahuano. EE=error estándar	
Tabla 18. Estadísticas generales de la Longitud Total (LT) de juveniles procesados para análisis micro- estructural, por cada zona geográfica. CV: coeficiente de variación	59
Tabla 19. Resumen de las fuentes de variación y significancia de los Modelos Lineales de efectos Mixtos con intercepto y pendiente aleatorios, ajustados a los grosores (a) y radios (b), medidos entre los días 21 y 45, en ejemplares juveniles de sardina común, recolectados durante el año 2018 en tres zonas geográficas (Talcahuano, Corral & Calbuco). Var= Variable; FV=Fuente de variación; SC=Suma de cuadrados; GLn= Grados de libertada del numerador; GLd=Grados de libertad de denominador; *** P<0,001	62
Tabla 20. Resúmenes derivados de los ADL, con matrices de clasificación originales y con validación cruzada, para evaluar la capacidad del grosor y radio de otolitos sagitales, para discriminar juveniles de común, recolectados en Talcahuano (Tal), Corral (Cor) y Calbuco (Cal), durante el otoño de 2018. Los porcentajes de clasificación fueron corregidos utilizando una aproximación Jacknife. F _a : Estadístico F aproximado; WL: Wilk's Lamda	63
Tabla 21. Resúmenes derivados de los ADL, con matrices de clasificación originales y con validación cruzada, para evaluar la capacidad del grosor y radio de otolitos sagitales, para discriminar juveniles de común, recolectados entre zonas oceánicas (Talcahuano y Corral) vs zona estuarina (Calbuco), durante el otoño de 2018. Los porcentajes de clasificación fueron corregidos utilizando una aproximación Jacknife. F _a : Estadístico F aproximado; WL: Wilk's Lamda	64
Tabla 22. Estadísticas generales de la longitud total (cm) de ejemplares de sardina común procesados para análisis micro-estructural, por cada zona estudiada. DE=desviación estándar	65
Tabla 23. Resumen de las fuentes de variación y significancia de los Modelos Lineales de efectos Mixtos con	

intercepto y pendiente aleatorios, ajustados a los grosores (a) y radios (b), medidos entre los días 21 y 45, en ejemplares adultos de sardina común, recolectados en tres zonas geográficas (Talcahuano, Corral &







Calbuco). Var= Variable; FV=Fuente de variación; SC=Suma de cuadrados; GLn= Grados de libertada del numerador; GLd=Grados de libertad de denominador; *** P<0,001	67
Tabla 24. Resúmenes derivados de los ADL, con matrices de clasificación originales y con validación cruzada, para evaluar la capacidad del grosor y radio de otolitos sagitales, para discriminar juveniles de común, recolectados en Talcahuano (Tal), Corral (Cor) y Calbuco (Cal), durante el otoño de 2018. Los porcentajes de clasificación fueron corregidos utilizando una aproximación Jacknife. F _a : Estadístico F aproximado; WL: Wilk's Lamda	68
Tabla 25. Resúmenes derivados de los ADL, con matrices de clasificación originales y con validación cruzada, para evaluar la capacidad del grosor y radio de otolitos sagitales, para discriminar adultos de común, recolectados entre zonas oceánicas (Talcahuano y Corral) vs zona estuarina (Calbuco), durante el otoño de 2018. Los porcentajes de clasificación fueron corregidos utilizando una aproximación Jacknife. F _a : Estadístico F aproximado; WL: Wilk's Lamda	68
Tabla 26. Variables morfométricas básicas e índices de forma de los otolitos por grupo de edad de sardina común para cada zona de muestreo	70
Tabla 27. Resumen del análisis de devianza de los modelos aditivos generalizados (GAM) de cada índice de forma en su relación con la longitud del pez entre zonas de muestreo	71
Tabla 28. Resultado del test de PERMANOVA de las puntuaciones canónicas de los coeficientes de Fourier y Wavelet de la forma de los otolitos de juveniles de sardina común entre las zonas de Talcahuano, Coral y Calbuco, para la cohorte 2018; GL: Grados de libertad	75
Tabla 29. Resultado del test PERMANOVA de las puntuaciones canónicas de los coeficientes de Fourier y Wavelet de la forma de los otolitos de adultos de sardina común entre las zonas de Talcahuano, Coral y Calbuco, para la cohorte 2018; GL: Grados de libertad	78
Tabla 30. Indicadores de desempeño de los modelos que permiten explicar el crecimiento de sardina común a partir de distintas variables predictoras: gl: grados de libertad; AICc: criterio de información de Akaike corregido para tamaño de muestras pequeños; ΔAICc: diferencia entre cada modelo y el modelo con menor AICc; LL: likelihood (verosimilitud) y R2: condicional (devianza explicada por los factores fijos y azar)	80
Tabla 31. Resumen de los parámetros estimados (intercepto y variables predictoras) del modelo LM mixto, con su error estándar (EE), test estadístico t y nivel de significancia, que evalúa las variaciones del crecimiento individual de sardina común para distintos factores	81
Tabla 32. Resultado del ANDEVA, que compara el efecto de variables predictoras del modelo de crecimiento lineal de efectos mixtos de sardina común	82
Tabla 33. Resumen de los parámetros de crecimiento del modelo de von Bertalanffy, con su error estándar (EE), test estadístico t y significancia de los parámetros, de sardina común para cada zona de estudio correspondiente a datos talla-edad del periodo 2016-2020	83
Tabla 34. Resultado del test razón de verosimilitud de Kimura que compara los parámetros de crecimiento de vB de sardina común de Talcahuano, Corral y Calbuco	84







Tabla 35. Resultado del test razón de verosimilitud de Kimura que compara los parámetros de crecimiento de vB de sardina común de Talcahuano y Corral84
Tabla 36. Número de individuos hembra analizados con información de IGS, colectados como parte del monitoreo de la pesquería de sardina común en la unidad de pesquería centro-sur, periodo 2003, 2005- 2020 (Base de datos de IFOP)
Tabla 37. Resumen de GLM (Mes) aplicado a los datos de IGS provenientes de la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos para sardina común < 11,5 cm LT
Tabla 38. Resumen de GLM (Mes) aplicado a los datos de IGS provenientes de la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos para sardina común 11,5 – 14,0 cm LT
Tabla 39. Resumen de GLM (Mes) aplicado a los datos de IGS provenientes de la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos para sardina común > 14,0 cm LT
Tabla 40. Resumen de GLM (Origen) aplicado a los datos de IGS provenientes de la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos para sardina común < 11,5 cm LT
Tabla 41. Resumen de GLM (Origen) aplicado a los datos de IGS provenientes de la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos para sardina común 11,5 – 14,0 cm LT
Tabla 42. Resumen de GLM (Origen) aplicado a los datos de IGS provenientes de la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos para sardina común > 14,0 cm LT
Tabla 43. Resumen de GLM (Mes + Origen) aplicado a los datos de IGS provenientes de la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos para sardina común < 11,5 cm LT
Tabla 44. Resumen de GLM (Mes + Origen) aplicado a los datos de IGS provenientes de la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos para sardina común 11,5 – 14,0 cm LT89
Tabla 45. Resumen de GLM (Mes + Origen) aplicado a los datos de IGS provenientes de la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos para sardina común > 14,0 cm LT
Tabla 46. Resumen de GLM (Mes + Origen + Mes*Origen) aplicado a los datos de IGS provenientes de la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos para sardina común < 11,5 cm LT90
Tabla 47. Resumen de GLM (Mes + Origen + Mes*Origen) aplicado a los datos de IGS provenientes de la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos para sardina común 11,5 – 14,0 cm LT
Tabla 48. Resumen de GLM (Mes + Origen + Mes*Origen) aplicado a los datos de IGS provenientes de la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos para sardina común > 14,0 cm LT92
Tabla 49. Comparación en la bondad de ajuste entre modelos GLM para la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos en sardina común < 11,5 cm LT







Tabla 50. Comparación en la bondad de ajuste entre modelos GLM para la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos en sardina común 11,5 – 14,0 cm LT
Tabla 51. Comparación en la bondad de ajuste entre modelos GLM para la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos en sardina común > 14,0 cm LT
Tabla 52. Métricas de evaluación del potencial discriminante de los índices micro-estructurales G21-40 (grosor medio anillos diarios 21-40) y R21-40 (radio medio anillos diarios 21-40): i) estimación de las contribuciones estimadas de cada origen a cada mezcla de juveniles (valor esperado=1.0), ii) auto- asignación corregida considerando correlación dentro de lances y validada mediante una aproximación "de navaja", excluyendo una observación a la vez, y iii) consistencia, definida como el porcentaje de adultos cuya distancia de Mahalanobis al centroide más cercanos fue inferior a 2,5
Tabla 53. Métricas de evaluación del potencial discriminante de las concentraciones relativas de Li, B, Mg, Zn, Sr, Sn y Ba: i) estimación de las contribuciones estimadas de cada origen a cada mezcla de juveniles (valor esperado=1.0), ii) auto-asignación corregida considerando correlación dentro de lances y validada mediante una aproximación "de navaja", excluyendo una observación a la vez, y iii) consistencia, definida como el porcentaje de adultos cuyas distancias de Mahalanobis al centroide más cercanos fue inferior a 2
Tabla 54. Métricas de evaluación del potencial discriminante de las concentraciones relativas $\delta^{13}Cy \delta^{18}O$: i) estimación de las contribuciones estimadas de cada origen a cada mezcla de juveniles (valor esperado=1.0), ii) auto-asignación corregida considerando correlación dentro de lances y validada mediante una aproximación "de navaja", excluyendo una observación a la vez, y iii) consistencia, definida como el porcentaje de adultos cuya distancia de Mahalanobis al centroide más cercanos fue inferior a 2,5
Tabla 55. Contribución estimada de áreas de crianza estuarinas y oceánicas a las mezclas de adultos de sardina común Strangomera bentincki por zona de pesca. Estimaciones del modelo de mezcla realizada mediante algoritmo EM condicionado a las medias observadas en los juveniles. Errores estándar estimados por bootstrap
Tabla 56. Análisis comparativo de modelos alternativos de agrupamiento de los lances con presencia de juveniles en conglomerados espaciales
Tabla 1. Medias ajustadas (X) de las concentraciones de Li ⁷ , Mg^{25} , Mn^{55} , Sr^{88} y Ba ¹³⁸ relativas al ⁴³ Ca ($\mu g \cdot g \cdot g$ - 1) en secciones nucleares de otolitos de juveniles de anchoveta Engraulis ringens. EE=error estándar
Tabla 2. Comparación de modelos multivariados (GLMM) donde las concentraciones de de Li ⁷ , Mg ²⁵ , Mn ⁵⁵ , Sr ⁸⁸ y Ba ¹³⁸ relativas al ⁴³ Ca en otolitos de ejemplares juveniless de anchoveta Engraulis ringens es explicada por distintas hipótesis sobre la segregación de las zonas de origen de las muestras. Zona 1: Arica-Antofagasta, Zona 2: Atacama-Coquimbo, Zona 3: Valparaíso-Los Lagos y MIC: Mar Interior de Chiloé.; DIC=Criterio de Información de Devianza (Hadfield, 2010)
Tabla 3. Comparación de modelos multivariados (GLMM) donde las concentraciones relativas de isótopos

Tabla 3. Comparación de modelos multivariados (GLMM) donde las concentraciones relativas de isótopos estables ($\delta^{18}O y \delta^{13}C$) en otolitos de ejemplares juveniles de anchoveta Engraulis ringens son explicada por distintas hipótesis sobre la segregación de las zonas de origen de las muestras. Z1: Arica-Antofagasta, Z2:







Atacama-Coquimbo, Z3: Valparaíso-Los Lagos, M1: Mar Interior de Chiloé insular y M2=Mar Interior de Chiloé continental. DIC=Criterio de Información de Devianza (Hadfield, 2010)	110
Tabla 57. Resumen de las fuentes de variación y significancia de un ANOVA derivada de cuatros modelos lineales de efectos mixtos con intercepto y pendiente aleatorios, ajustados a los grosores y radios medidos entre los días 21 y 46, en ejemplares de la anchoveta recolectados en la zona centro-sur y en Calbuco. Var= Variable; FV=Fuente de variación; SC=Suma de cuadrados; C:M Cuadrados medios; GLd=Grados de	
libertad de denominador	113
Tabla 58. Resúmenes derivados de los ADL, con matrices de clasificación originales y con validación cruzada, para evaluar la capacidad del grosor y radio de otolitos sagitales, para discriminar juveniles (a) y adultos de anchoveta, recolectados en la zona centro-sur (CS) y Calbuco (Cal). Los porcentajes de clasificación fueron corregidos utilizando una aproximación Jacknife. Fa: Estadístico F aproximado; WL:	
Wilk's Lamda	113
Tabla 59. Resultado del test ANOVA-like de permutaciones de las puntuaciones canónicas de los coeficientes de Fourier y Wavelet de la forma de los otolitos de adultos de sardina común entre las zonas	
de Talcahuano, Coral y Calbuco, para la cohorte 2015-2016	115







LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Representación ilustrativa de las cuatro hipótesis de trabajo, demarcando las zonas geográficas definidas en la Tabla 1 (líneas punteadas). Los rectángulos idénticos, indican similitud en los marcadores basados en análisis de otolitos
Figura 2. Esquema del corte transversal realizado a los otolitos de sardina común (a), el que luego es pulido hasta llegar a la zona del primordio (b)
Figura 3. Fotografías ilustrativas del proceso de preparación de otolitos para el análisis de micro- incrementos. a y b: montaje de otolito (sulcus hacia arriba) en cristalbond; c: primer pulido lija 2500 µm; d: pulido con lija de limpieza; e: cambiar otolito posición para segundo pulido (c,d); f: montaje final (sulcus hacia abajo) para revisión microestructura. (Adaptación de Niklitschek & Toledo 2021)23
Figura 4. Ilustración del proceso de medición de micro-incrementos diarios en un ejemplar juvenil de 8 cm LT de sardina común, utilizando el analizador de imágenes "Otolith Reading System (RATOC Ltd). Nótese que los micro-incrementos finos cercanos al primordio dejan de ser visibles con el cambio de foco, de la imagen para visualizar los micro-incrementos a edades mayores
Figura 5 Diagrama que muestra en forma resumida la secuencia de pasos para obtener la reconstrucción de la forma del otolito, basado en elíptica de Fourier y transformada de Wavelet, para estimar la variación de coeficientes y proporción de la variación con el paquete-R: ShapeR modificado desde Libungan & Paisson (2015)
Figura 6. Concentraciones de Li, B, Mg, Mn, Zn, Sr, Sn y Ba relativas a ${}^{43}Ca$, en secciones nucleares de otolitos de juveniles de sardina común Strangomera bentincki por zona de captura. Todos los cocientes corresponden a µmoles·mol Ca-1, excepto para Mg y Sr, que corresponden a mmoles·mol Ca ⁻¹ . Letras indican \geq 67% de soporte relativo (peso del AIC) a alguna de las dos hipótesis alternativas de i) medias iguales (letras iguales) o ii) medias diferentes (letras distintas) entre zonas evaluadas
Figura 7. Diagrama de los primeros dos componentes principales obtenidos a partir de las concentraciones relativas de Li, B, Mg, Mn, Zn, Sr, Sn y Ba, en secciones nucleares de otolitos de juveniles de sardina común Strangomera bentincki, procedentes de las tres zonas de estudio
Figura 8. Concentraciones de Li, B, Mg, Mn, Zn, Sr, Sn y Ba relativas al ⁴³ Ca observadas en regiones nucleares y marginales de otolitos de adultos de sardina común Strangomera bentincki en cada zona de captura. Todos los cocientes corresponden a µmoles·mol Ca ⁻¹ , excepto en el caso de Mg y Sr, donde que corresponden a mmoles·mol Ca ⁻¹
Figura 9. Valores isotópicos de $\delta^{13}C$ (panel derecho) y de $\delta^{18}O$ (panel izquierdo) en regiones nucleares de otolitos de juveniles de sardina común Strangomera bentincki provenientes de Calbuco, Corral y Talcahuano
Figura 10. Diagrama bivariado de los valores $\delta^{13}C y \delta^{18}O$ observados en regiones nucleares de otolitos de juveniles de sardina común Strangomera bentincki provenientes de las zonas de Calbuco, Corral y Talcahuano
Figura 11. Valores isotópicos de $\delta^{13}C$ (panel derecho) y de $\delta^{18}O$ (panel izquierdo) en regiones nucleares (etapa juvenil) y marginales (etapa adulta) de otolitos de peces adultos de sardina común Strangomera bentincki provenientes de Calbuco, Corral y Talcahuano







Figura 12. Fotografías bajo luz trasmitida de otolitos en posición sagital, ilustrando las zonas micro- estructurales de un juvenil de sardina común Strangomera bentincki, recolectado en la zona de Calbuco (LT= 8 cm). (a) otolito completo observado por la cara externa a 4X; (b) secuencia de micro-incrementos hacia la región anterior a 40X de magnificación (rostro); (c) Zona nuclear aumentada a 100X de magnificación. Pr: Primordio; Do: dorsal; Ve: ventral; Po: posterior; an: anterior. Las marcas rojas sobre la línea blanca ilustran la ocurrencia de macro-bandas.	55
Figura 13. Fotografías bajo luz trasmitida de otolitos en posición sagital, ilustrando las zonas micro- estructurales de un juvenil de sardina común Strangomera bentincki, recolectado en la zona de Talcahuano (LT= 7,5 cm). (a) otolito completo observado por la cara externa a 4X; (b) secuencia de micro-incrementos hacia la región anterior a 40X de magnificación (rostro); (c) Zona nuclear aumentada a 100X de magnificación. Pr: Primordio; Do: dorsal; Ve: ventral; Po: posterior; an: anterior. Las marcas rojas sobre la línea blanca ilustran la ocurrencia de macro-bandas.	56
Figura 14. Fotografías bajo luz trasmitida de otolitos en posición sagital, ilustrando las zonas micro- estructurales de un juvenil de sardina común Strangomera bentincki, recolectado en la zona de Talcahuano (LT= 10 cm). (a) otolito completo observado por la cara externa; (b) secuencia de micro-incrementos hacia la región dorso-posterior; (c)) secuencia de micro-incrementos hacia la región anterior (rostro)	57
Figura 15. Fotografías bajo luz trasmitida de otolitos en posición sagital, ilustrando las zonas micro- estructurales de un ejemplar adulto de 15,5 cm LT de sardina común Strangomera bentincki, recolectado en la zona de Talcahuano. (a) Otolito completo observado por la cara externa (20X); (b) secuencia de micro- incrementos hacia la región dorso-posterior (20X); (c) Áreas de la zona I, alrededor de la primera zona hialina (d), aumentadas a 40X.	58
Figura 16. Distribuciones y tendencia centrales de la longitud (cm) por zona geográfica, de ejemplares juveniles de sardina común de la cohorte 2018, procesados para análisis de la micro-estructura de otolitos	59
Figura 17. Ilustración de los cambios en las tendencias del grosor y radio promedio, en función de las zonas de muestreo de la sardina común. La línea de tendencia y las áreas a su alrededor, corresponden a un suavizamiento tipo "spline" y los intervalos al 95% de confianza del ajuste	60
Figura 18. Perfiles de grosores en otolitos sagitales para dos juveniles de sardina común de 6 y 7 cm de LT, modelados por ajustes lineales (a & b) y exponenciales (b & e). Los paneles c y f muestran los perfiles de radio para los mismos ejemplares	61
Figura 19. Valores canónicos derivados del ADL (a) de la Tabla 20a, donde los registros de radio y grosor de los micro-incrementos de otolitos a nivel diario fueron usados como variables independientes	64
Figura 20. Perfiles promedios de radios (a) y grosores (b) por zona geográfica, para ejemplares sub-adultos y adultos > 11 cm de sardina común, por zona geográfica y cohorte anual de nacimiento	65
Figura 21. Valores canónicos derivados del ADL (a) de la Tabla X, donde las variables derivadas del radio y grosor de los micro-incrementos de otolitos a nivel diario fueron usadas como variables independientes	68
Figura 22. Distribución de la longitud total de ejemplares de sardina común juveniles y adultos de la cohorte 2018, por localidad y zona de muestreo, utilizados en el análisis morfométrico de otolitos	69







Figura 23. Gráficas de interpolación de los índices de forma del modelo aditivo generalizado (GAM). Los gráficos de la izquierda muestran los residuos parciales de cada índice de forma con respecto a la longitud como variable predictora, donde el área gris corresponde al intervalo de confianza al 95%. Los gráficos de la derecha muestran el efecto del factor zona sobre los índices	72
Figura 24. Calidad de la reconstrucción del contorno del otolito a partir de los coeficientes de Fourier y Wavelet. La línea roja vertical muestra el nivel de Wavelet y número de armónicos de Fourier necesarios para reconstruir el contorno del otolito con una exactitud del 98,5%	73
Figura 25. Contorno promedio de los otolitos de sardina común de Talcahuano (TH), Corral (CR) y Calbuco (CB), basados en la reconstrucción de Wavelet (A) y Fourier (B), para juveniles de la cohorte 2018. El número representa el ángulo en grados basado en las coordenadas polares de Wavelet. El punto central de los ejes es el centroide del otolito o punto central de las coordenadas polares	74
Figura 26. Promedio con su desviación estándar de los coeficientes de Wavelet con el ángulo en grados para todos los otolitos combinados de juveniles de la cohorte 2018. ICC corresponde una proporción de la varianza entre grupos o correlación entre clases (línea sólida)	74
Figura 27. Puntuaciones canónicas del análisis CAP de los coeficientes de Fourier (A) y Wavelet (B) del contorno de los otolitos de juveniles de sardina común de la cohorte 2018	76
Figura 28. Contorno promedio de los otolitos de sardina común de Talcahuano (TH), Corral (CR) y Calbuco (CB), basados en la reconstrucción de Wavelet (A) y Fourier (B), para adultos de la cohorte 2018. El número representa el ángulo en grados basado en las coordenadas polares de Wavelet. El punto central de los ejes es el centroide del otolito o punto central de las coordenadas polares	77
Figura 29. Promedio con su desviación estándar de los coeficientes de Wavelet con el ángulo en grados para todos los otolitos combinados de adultos de la cohorte 2018. ICC corresponde a la proporción de la varianza entre grupos o correlación entre clases (línea solida)	77
Figura 30. Puntuaciones canónicas del análisis CAP de los coeficientes de Fourier (A) y Wavelet (B) del contorno de los otolitos de juveniles de sardina común de la cohorte 2018	79
Figura 31. Curva y parámetros de crecimiento de von Bertalanffy de sardina común por zona, a partir de la relación longitud edad de las cohortes 2016 a 2020	82
Figura 32. Valores de IGS promedio mensual y origen (oceánico y estuarino) predichos por los GLM correspondientes al modelo 4, ajustados para sardina común en los grupos de talla < 11,5 cm LT, 11,5 – 14,0 cm LT y > 14,0 cm LT, para la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos	95
Figura 33. Distribución de huevos de sardina común en el periodo 2002-2021 (Fuente: MPDH 2021)	96
Figura 34. Función de distribución de la densidad de huevos de sardina común estimada para el periodo comprendido entre los años 2002 y 2018 (Bonicelli et al. 2019)	97
Figura 35. Distribución espacio temporal de la presencia y densidad acústica de sardina común (rojo) y anchoveta (negro), durante los cruceros RECLAS 1999, 2001-2020 (Saavedra et al. 2020)	98







Figura 36. Estructuras de talla para sardina común agrupada por zonas, sectores Chiloé y Cordillera, X Región. Crucero abril 2017. Línea vertical indica separación de juveniles y adultos (Legua et al. 2018)	99
Figura 37. Distribución horizontal de los estadíos tempranos de S. bentincki (ind·1000 m-3) durante el crucero CIMAR 12-2: A) huevos B) larvas pre-flexión y C) larvas post-flexión, y al CIMAR 13-2: D) huevos; E) larvas pre-flexión y F) larvas post-flexión (Montecinos et al. 2012)	100
Figura 38. Distribución especial de sardina común por grupo de edad (juveniles, AG 1; reclutas, AG 2; adultos, AG 3). Valores de densidad acústica (m2/mn2) en escala logarítmica, promedio años 2001-2016 (Aedo et al. 2020).	101
Figura 39. Distribución espacial de lances con presencia de juveniles de sardina común Strangomera bentincki, agrupados en conglomerados definidos en función de los valores isotópicos $\delta^{13}C y \delta^{18}O$ observados en secciones nucleares de otolitos	105
Figura 40. Concentraciones de Li ⁷ , Mg ²⁵ , Mn ⁵⁵ , Sr ⁸⁸ y Ba ¹³⁸ relativas al ⁴³ Ca (μg·g -1) en secciones nucleares de otolitos de juveniles de anchoveta Engraulis ringens. Zona 1=Arica-Antofagasta; Zona 2=Atacama- Coquimbo; Zona 3=Valparaíso -Los Lagos y MIC: ar Interior de Chiloé. Letras distintas indican diferencias significativas (p<0.05). Letras distintas indican diferencias de medias de acuerdo a la hipótesis más informativa, dada una probabilidad (peso de Akaike) >0.67	
Figura 41. Concentraciones relativas de ¹³ C (panel izquierdo) y ¹⁸ O (panel derecho) por cada zona en secciones nucleares de otolitos de ejemplares juveniles de Engraulis ringens. Zona 1=Arica-Antofagasta; Zona 2=Atacama- Coquimbo; Zona 3=Valparaíso-Los Lagos, MIC1=Mar Interior de Chiloé insular y MIC2=Mar Interior de Chiloé continental. Letras distintas indican diferencias significativas entre zonas (p<0.05).	
Figura 42. Fotografías bajo luz trasmitida de otolitos en posición sagital, ilustrando las zonas micro- estructurales de un ejemplar juvenil de cm LT de la anchoveta, recolectado en la zona de Calbuco, durante el otoño del año 2013. El panel de la derecha corresponde a una magnificación alrededor de la zona nuclear. Pr: primordio	
Figura 43. Perfiles promedios de radios y grosores por zona geográfica, para ejemplares juveniles (paneles superiores) y adultos (paneles inferiores) de la anchoveta	112
Figura 44. Contorno promedio de los otolitos de sardina común de Talcahuano (TH), Corral (CR) y Calbuco (CB), basados en la reconstrucción de Fourier (A) y Wavelet (B), para adultos de la cohorte 2015-2016. El número representa el ángulo en grados basado en las coordenadas polares de Wavelet. El punto central de los ejes es el centroide del otolito o punto central de las coordenadas polares	114
Figura 45. Promedio con su desviación estándar de los coeficientes de Wavelet con el ángulo en grados para todos los otolitos combinados de adultos de la cohorte 2015-2016. ICC corresponde a la proporción de la varianza entre grupos o correlación entre clases (línea solida)	115
Figura 46. Puntuaciones canónicas del análisis CAP de los coeficientes de Fourier (A) y Wavelet (B) del contorno de los otolitos de adultos de anchoveta de la cohorte 2015-2016. AA corresponde a la zona Arica Antofagasta, CC a Caldera-Coquimbo, TH a Talcahuano y CB a Calbuco	116













LISTA DE ANEXOS

exo. Taller de Difusión de Resultados141
--







3. OBJETIVOS

4.1 Objetivo General

Determinar las unidades demográficas de sardina común en la zona centro sur de Chile, a través de análisis multimetodológico o multidisciplinario.

4.2 Objetivos Específicos

- 1. Desarrollar un diseño experimental geográfico, temporal y biológicamente adecuado para la identificación de las unidades demográficas de sardina común, considerando la estabilidad de los indicadores en el tiempo.
- 2. Estimar el número más verosímil de unidades demográficas de sardina común en la zona comprendida entre las Regiones de Valparaíso a Los Lagos y sus límites espaciales a través de análisis multimetodológico.
- 3. Desarrollar un modelo conceptual respecto de las migraciones ontogénicas de los individuos y los posibles procesos de conectividad entre las unidades demográficas y su relación con las variables ambientales.
- 4. Estimación de grado de mezcla entre las posibles unidades demográficas identificadas.
- 5. Explorar mediante análisis multimetodológico, la hipótesis de una posible unidad demográfica de anchoveta en aguas interiores de la Región de Los Lagos.







4. ANTECEDENTES

Una de las mayores interrogantes en el ámbito del manejo de poblaciones de peces, es la incerteza en el ámbito de la conectividad o diferenciación de los stocks que se administran, ya que el stock es la unidad básica, sobre la cual se aplican las medidas de conservación y manejo. La independencia de un stock depende de si la población es reproductivamente autosustentable o depende de inmigrantes para el reemplazo de sus individuos adultos. La incertidumbre asociada a la definición de los límites geográficos espaciales y temporales de los stocks, afectan directamente la recolección de datos establecida para las evaluaciones, y los sistemas geopolíticos.

El concepto de stock en ciencia pesquera ha sido históricamente definido de diferentes maneras, siendo las más comunes la definición genética o evolutiva (stocks genéticos) y operacional o de manejo (stocks pesqueros o unidades de pesquería). La primera se define como unidad reproductivamente aislada y por lo tanto, genéticamente diferente de otros stocks; la segunda responde a una definición más reciente que establece que un stock es "un grupo semi-discreto de peces con algunos atributos característicos que son de interés para la administración pesquera", que en definitiva es el fundamento para la gestión pesquera esté acorde con los principios subyacentes a la sustentabilidad (Begg & Waldman 1999; Begg *et al.* 1999).

Dicha definición operacional es coherente con el marco legal vigente que establece en el párrafo 2° del Régimen de Plena Explotación, artículo 26 que establece lo siguiente "…en los casos en que dos o más unidades de pesquería comprendan un mismo stock o unidad poblacional de un determinado recurso hidrobiológico se podrá determinar una sola cuota global anual de captura para todas ellas. Una vez determinada la cuota global anual se procederá a su fraccionamiento y luego se distribuirá entre las distintas unidades de pesquería que integren el stock o unidad poblacional". Dicha definición es clave, pues pone énfasis en que es la unidad poblacional o el stock, sobre el cual se aplica una tasa de mortalidad por pesca que se traduce en una cuota global anual de captura.

Luego, la definición "stock ecológico (o demográfico)" se refiere a grupos de individuos segregados reproductivamente de otros grupos (área y/o temporada de desove) con atributos demográficos propios, distintos de otros grupos (*e.g.*, reclutamiento, crecimiento, mortalidad; Niklitschek *et al.* 2015). Esta definición sugiere que la estructura poblacional de una especie dada, es mucho más compleja y dinámica de lo que se pensaba, donde intervienen no sólo factores genéticos, sino también ambientales y oceanográficos, en que además parámetros homogéneos de crecimiento, fecundidad y mortalidad son claves para la sustentabilidad del recurso (Gauldie 1988).







Cabe destacar que el intercambio de unos pocos individuos por generación entre sitios lejanos basta para homogeneizar la composición genética de la especie usando marcadores neutrales (Hauser & Ward 1998; Ojeda & Poulin 2002), lo que no es excluyente para la existencia de unidades demográficas discretas que respondan a la presión de pesca de forma particular. Por lo tanto, es fundamental para el manejo sustentable de un recurso pesquero, dilucidar su estructura y de ser posible monitorear a intervalos regulares si esta ha sufrido cambios significativos. Finalmente, es importante indicar que una unidad poblacional, puede referirse a un stock genético o demográfico, dependiendo de las características a que se refiera.

Los estudios en esta materia, han desarrollado varias técnicas, tales como: genética, composición parasitaria, morfometría de otolitos, microquímica de otolitos, patrones de historia natural, entre otras, las cuales presentan ventajas y limitaciones (Abunza *et al.* 2008). Sin embargo, el estudio de la composición química de los otolitos (núcleo y borde) es una buena alternativa directa que provee información del origen natal y asociación geográfica de un determinado recurso. Esta técnica se basa en la suposición de que ciertos elementos presentes en los otolitos están relacionados a su medioambiente químico y físico, y que la reabsorción o alteración de estos elementos durante la ontogenia es mínima (Campana *et al.* 1994; Campana *et al.* 2000), de este modo es posible identificar el origen de una población determinada. La implementación de este método ha ayudado al entendimiento de las migraciones de peces, estructura poblacional, identificación de zonas de desove, entre otros (*i.e.*, Swan *et al.* 2003).

3.1 Justificación General

Galleguillos *et al.* (1997) desarrolló un estudio de identificación de stock de los recursos sardina común y anchoveta entre las Regiones de Valparaíso a La Araucanía durante abril de 1995 y abril de 1996 aplicando i) marcadores genéticos; ii) marcadores biológicos; iii) morfología corporal; iv) fauna parasitaria, del cual concluye que no hay evidencias para adoptar la existencia de subunidades en el área de análisis. Es así como, sobre esta base y otras evidencias científicas, se consideró como un solo stock y/o unidad de administración para estos recursos, la zona comprendida entre las Regiones de Valparaíso a Los Lagos. Sin embargo, con el correr del tiempo y dado el desarrollo de nuevas técnicas, se plantea la necesidad de actualizar y ampliar espacialmente los análisis en esta materia, tal como se hizo recientemente en la anchoveta a nivel nacional mediante el proyecto "FIPA 2015-22 Determinación de unidades poblacionales de anchoveta en Chile







(Niklitschek *et al.* 2018)", que identificó una unidad o stock genético, dentro de la cual coexisten 3 unidades o stocks demográficos o ecológicos coincidentes con las actuales unidades o stock de manejo entre las Regiones de Arica y Parinacota y Los Lagos, con nulo nivel de mezcla entre las unidades demográficas más extremas y con la baja mezcla entre las unidades de la zona norte de Chile, mediada probablemente por factores ambientales.

Sin perjuicio de lo anterior, este estudio no abordó determinar una probable unidad demográfica de esta especie en aguas interiores de la Región de Los Lagos, zona en que se plantean diferenciaciones tanto para la anchoveta como para la sardina común. Tales planeamientos emergen tanto del Comité Científico Técnico de las Pesquerías de Pequeños Pelágicos a la hora de incorporar la información de aguas interiores de la Región de Los Lagos a la evaluación de stock, así como, de usuarios del área al norte de la zona de distribución, quienes han planteado su inquietud respecto de independizar la administración de esta área.

En concordancia con lo anterior, el CCT-PP (Acta 06-2019) propuso como tema de investigación, dilucidar esta teoría, por lo que la Subsecretaria decidió priorizar este estudio en su cartera de proyectos para el año 2020, con lo cual se busca aclarar las interrogantes respecto a las unidades demográficas de sardina común existentes en la macrozona Valparaíso-Los Lagos; y adicionalmente, aprovechar la oportunidad para dilucidar la hipótesis de una unidad demográfica distinta de anchoveta en aguas interiores, análisis complementario a los desarrollado con anterioridad por el proyecto FIPA 2015-22. Clarificar lo anterior, reviste importancia y es de gran utilidad para la correcta administración y sustentabilidad de estos stocks, que constituyen una pesquería mixta, administrada actualmente como una única unidad de manejo entre Valparaíso y Los Lagos.

3.2 Justificación sobre el uso de la química de otolitos

Los otolitos son estructuras calcáreas compuestas principalmente de carbonato de calcio y una conspicua matriz proteica. Se encuentran situados en el interior del aparato vestibular de los peces teleósteos y su principal función fisiológica es mantener la orientación y/o equilibrio (Campana 1999). Además de su utilización como marcadores cronológicos (Pannella 1971; Campana & Thorrold 2001), se ha demostrado que estas estructuras incorporan a su matriz de carbonato de calcio inclusiones sutiles de elementos químicos de manera diaria. En un número importante de casos esta incorporación no es al azar, sino que refleja la concentración de dichos elementos en el medioambiente y/o es afectada por variables ambientales tales como temperatura y salinidad (Campana & Thorrold 2001; Elsdon & Gillanders 2002; Campana 2005; Elsdon *et al.* 2008). Todo esto los convierte en una herramienta valiosa para reconstruir la historia







ambiental de un pez y sus patrones migratorios, constituyéndose ambos en elementos valiosos para la identificación de unidades demográficas (Thorrold *et al.* 1997a; Secor 1999, 2010; Campana 2005; Niklitschek *et al.* 2010).

Los principales métodos de identificación de unidades demográficas o stocks a partir del análisis químico de otolitos se basan en la cuantificación de las concentraciones de metales, principalmente Ba, Sr, Mg y Mn (Campana 1999), y de las concentraciones relativas de isótopos estables, principalmente de carbono-13 (δ^{13} C), oxígeno-18 (δ^{18} O) y estroncio-87 (δ^{87} Sr). La concentración relativa de estroncio (Sr/Ca) es un indicador de salinidad y temperatura, existiendo una relación positiva respecto de la salinidad y de forma algo más compleja, pero en general negativa, respecto de la temperatura (Elsdon & Gillanders 2003, 2006). Lo contrario ocurre con Ba, cuya presencia en otolitos (Ba/Ca) mantiene una relación negativa con la salinidad del ambiente, dando cuenta de ambientes con baja concentración salina (Elsdon & Gillanders 2005). Los niveles de δ^{18} O en el otolito son directamente proporcionales a su concentración en el hábitat y, de esta manera, se encuentran positivamente correlacionados con la salinidad, pero negativamente correlacionados con la temperatura del mar. Aunque los niveles de δ^{13} C en el otolito son afectados por su concentración en el agua de mar, no existe una proporcionalidad directa ya que el δ^{13} C en el otolito es afectado también fuertemente por la composición de la dieta, el nivel metabolismo y la actividad reproductiva (Kalish 1991; Wurster *et al.* 1999; Rooker & Secor 2004).

Recientemente ha aumentado la evidencia científica sobre la potencia discriminante de metales e isótopos estables. También existe evidencia no publicada que, al menos en ciertas poblaciones y hábitats, los isótopos estables tienden a alcanzar mayor potencia estadística con un número equivalente de muestras. Este ha sido, por ejemplo, el caso de la merluza de tres aletas alrededor de Sudamérica (Niklitschek *et al.* 2008) y del atún de aleta amarilla en el Atlántico norte (D. Secor, com. pers.). El alto potencial resolutivo de esta técnica ha sido también destacado por otros autores, incluyendo los trabajos de Thresher (1999) y Volpedo *et al.* (2006).

El uso de metales e isótopos estables para la identificación de unidades demográficas es de uso relativamente reciente en Chile. Niklitschek *et al.* (2010) combinaron esta técnica junto con fauna parasitaria para discriminar peces procedentes de los stocks Atlántico y Pacífico de merluza de tres aletas *Micromesistius australis*, encontrando diferencias importantes en potencia que favorecerían el uso de isótopos estables, al menos en esta especie. Otros estudios más recientes, desarrollados en Chile bajo este enfoque, han incluido bacalao de profundidad *Disosstichus eleginoides* (Niklitschek & Toledo 2011), sardina austral *Sprattus fuegensis* (Niklitschek *et al.* 2012; Niklitschek & Toledo 2021), jurel *Trachurus murphyi*







(Ashford *et al.* 2011), salmón chinook *Oncorhynchus tshawytscha* (Araya *et al.* 2014), reineta *Brama australis* (Niklitschek *et al.* 2015), anchoveta *Engraulis ringens* (Garcés *et al.* 2019) y merluza austral *Merluccius australis* (Toledo *et al.* 2019).

3.3 Justificación para el uso de la micro-estructura de otolitos

Los anillos de crecimiento diario (o micro-incrementos, Panella 1971) son generalmente visibles a través de un microscopio durante el primer año de vida del pez, debido a que su crecimiento es mayor durante dicho periodo. Estos microincrementos concéntricos son formados por la sucesiva deposición de una capa rica en carbonato de calcio y de una capa rica en proteína (Panella 1971; Stevenson & Campana1992; Panifili *et al.* 2002). Hasta la fecha varios estudios han demostrado que la microestructura de otolitos, no sólo registra los patrones edad y crecimiento, sino también algunos patrones de movimientos, y/o interacción de hábitat (*e.g.* patrones de asentamiento) que son registrados a diferentes escalas temporales (Víctor 1982; Sponaugle & Cowen 1994; Hamer & Jenkins 1996; Raventós & Macpherson 2001), lo que la convierte en un marcador natural asociado a las fases temprana de desarrollo en peces teleósteos.

La variabilidad del crecimiento temprano en peces teleósteos, también puede extenderse a la identificación de unidades demográficas discretas, asociadas a la fidelidad de los individuos por zonas de desove y/o crianzas características. Parte de esta información vinculada al origen es registrada en la microestructura de sus otolitos durante su desarrollo larval u juvenil temprano. El principio de esta aproximación es simple: *"El crecimiento somático durante los estadios tempranos de peces teleósteos es principalmente afectado por dos controladores, la temperatura* (Miller *et al.* 1988; Houde & Zastrow 1993) *y la productividad* (Shepherd & Cushing 1980; Jenkins 1987; *Houde & Zastrow 1993). Si uno de estos factores y/o ambos varían entre una zona y otra, es razonable esperar variaciones sustantivas en las tasas de crecimiento diarias de los individuos que en dichas zonas ocurren". Como estas variaciones quedan registradas en la microestructura, los grosores de los micro-incrementos y los radios medidos a cada edad diaria, son variables discriminantes que permitirían construir modelos de clasificación.*

Es importante destacar que hasta la fecha varios estudios han utilizado la microestructura de otolitos con propósitos de identificación de stock (*e.g.*, Neilson *et al*. 1985; Brophy & Danilowicz 2002; Husebo *et al*. 2005; Stenevik *et al*. 2006; Volkoff & Titus 2006; Sakamoto *et al*. 2020). Más aún, un estudio demostró la utilidad de la micro-estructura para identificación de stock en una escala estacional, para







separar arenques del atlántico (*Clupea harengus*) que desovan en diferentes estaciones del año (Clausen *et al.* 2007). Resultados similares han sido reportados para el arenque *Etremeus teres* (Plaza *et al.* 2006). En este mismo contexto es importante destacar también los resultados del proyecto FIPA 2015-22 (Niklitschek *et al.* 2018; Garcés *et al.* 2019), donde se utilizaron distintos marcadores ecológicos de forma simultánea para identificar unidades demográficas de la anchoveta en la costa de Chile.

El proyecto FIPA 2015-22 mostró que ejemplares juveniles recolectados en tres zonas geográficas (norte-Caldera Coquimbo) pudieron ser discriminadas significativamente utilizando el radio y grosor registrados entre los primeros 30 y 50 días de vida, demostrando la capacidad de la microestructura de otolitos, para actuar como un marcador natural de las condiciones ambientales asociadas al crecimiento temprano de esta especie. Hallazgos similares se han reportado recientemente para la sardina austral (*Spratus fuegensis*), dentro del marco del desarrollo del proyecto FIPA 2018-38, donde se han reportado diferencias significativas en el grosor y radio, en juveniles y adultos, para los primeros 50 días de vida, en ejemplares recolectados en las regiones de Los Lagos y Aysén (Niklitschek & Toledo 2021).

3.4 Justificación para el uso de la morfometría de otolitos

La morfometría y forma de los otolitos es específico de una especie (Hecht & Appelbaum 1982; Gaemers 1984) y también especifico de una población, al menos en algunos casos (Neilson *et al.* 1985). La variación en la forma de los otolitos puede, de esta forma, revelar la presencia de diferentes poblaciones en términos de su distribución geográfica (Bird *et al.* 1986; Campana & Casselman 1993; Begg & Brown 2000; Turan 2000; Turan *et al.* 2006). Las diferencias en las características morfológicas de los otolitos indican que las poblaciones pueden ocupar, por algunos periodos, diferentes ambientes (Begg *et al.* 1999; Cadrin 2000; Bergenius *et al.* 2005) y por lo tanto, tienden potencialmente a desarrollar diferentes rasgos de historia de vida.

Las características morfométricas usadas como indicadores para identificar distintas poblaciones se resumen en tres categorías: 1) Las tradicionales medidas lineales de una dimensión, atributos relativos al tamaño, como longitud y ancho del otolito (Begg & Brown 2000; Bolles & Begg 2000) y distancias entre puntos específicos del otolito (Turan 2000; Turan *et al.* 2006). Así también, se incluyen medidas internas del otolito como la longitud del núcleo y ancho de las bandas hialinas e incrementos. 2) Comprende las medidas de tamaño en dos dimensiones como el área y perímetro (Campana & Casselman 1993; Begg &







Brown 2000; Bolles & Begg 2000) y diferentes índices de forma que incluyen la circularidad, rectangularidad, elipticidad, excentricidad, redondez y factores de forma (Pothin *et al.* 2006). 3) Análisis del contorno del otolito en dos dimensiones usando análisis de frecuencia, por medio de trasformadas de Fourier y/o Wavelets (Bird *et al.* 1986; Smith 1992; Campana & Casselman 1993; Begg & Brown 2000, Bergenius *et al.* 2005; Parisi-Baradad *et al.* 2005; Pothin *et al.* 2006; Turan *et al.* 2006).

La manera de describir el contorno utilizada por este método, es ajustar una función (más específicamente, un polinomio) a un conjunto de puntos distribuidos a lo largo de un contorno. Posteriormente, utilizando un criterio de mínimos cuadrados, se ajusta una línea a este conjunto de puntos (Rohlf 1990). Para ello se parte de imágenes previamente digitalizadas. Cuanto mayor es el número de parámetros utilizados, con mayor exactitud es capturado el contorno. Las funciones ajustadas a los contornos son denominadas armónicos (Rohlf 1990; Campana & Casselman 1993). Los armónicos son curvas que van siendo sumadas en orden decreciente para describir el contorno, por lo que los primeros armónicos describen en forma general el contorno, mientras que las últimas representan básicamente la variación de pequeña escala (Rohlf 1990; Ubukata 2003). Los coeficientes polinomiales, que son los valores de forma obtenidos, pueden luego ser utilizados en distintos análisis univariados o multivariados para comparar distintas variables externas. La dimensionalidad del conjunto de datos obtenidos depende del número de parámetros utilizados para describir el contorno. Por ello, para interpretar los resultados o utilizar los coeficientes para otros análisis, es conveniente reducir estas dimensiones eliminando información redundante.

Aunque tanto para contornos cerrados o abiertos, el método más aplicado es el análisis de Fourier Elíptico, existe también el análisis de transformada de Wavelet que es una poderosa herramienta alternativa y con ventajas comparativas a la más común transformada elíptica de Fourier (Libungan & Páisson 2015). Mientras que la transformada de Fourier proporciona funciones en forma de senos y cosenos que dan como resultado una descripción pobre de contornos agudos, la transformada Wavelet usa funciones de aproximación que contienen dominios infinitos que las hacen adecuadas para aproximarse a bordes agudos (Graps 1995; Parisi-Baradad *et al.* 2005).



.





5. METODOLOGÍA DE TRABAJO POR OBJETIVO

El enfoque general del presente proyecto apunta a estimar el número y a caracterizar las principales áreas de crianza de sardina común, en aguas oceánicas costeras y estuarinas, entre Valparaíso e Islas Desertores (Mar Interior de Chiloé). Considerando esta información se evaluará la consistencia temporal de la segregación ecológica entre grupos de distinto origen y estimar su nivel de mezcla en distintas zonas de captura, dentro del área de estudio. De manera similar, se busca evaluar la hipótesis de que las agregaciones de anchoveta presentes en el Mar Interior de Chiloé, corresponden a una unidad demográfica local, cuyas áreas principales de crianza y alimentación se encuentran separadas de aquellas utilizadas por la unidad reconocida en aguas oceánicas entre Valparaíso y Corral (Garcés *et al.* 2019).

Para lograr los objetivos planteados en el presente proyecto, utilizamos e integramos cinco tipos de marcadores naturales y fenotípicos presentes en otolitos: i) composición elemental (Li, B, Mg, Mn, Zn, Sr, Sn y Ba), ii) composición isotópica (δ^{13} C y δ^{18} O), iii) índices micro-estructurales de crecimiento diario en etapas tempranas, iv) índices macro-estructurales de crecimiento anual y v) índices morfométricos y morfológicos. Considerando el conocimiento existente y la información generada por el presente proyecto, se desarrolló un modelo conceptual respecto de la distribución espacial y de los patrones migratorios de sardina común en el área de estudio.







5.1 OBJETIVO ESPECIFICO No 4.1 "Desarrollar un diseño experimental geográfico, temporal y biológicamente adecuado para la identificación de las unidades demográficas de sardina común, considerando la estabilidad de los indicadores en el tiempo"

5.1.1 Área de estudio

El área de estudio correspondió a aquella que abarca los principales focos de abundancia de huevos, larvas, juveniles y adultos de sardina común, la que es prospectada anualmente por los cruceros de evaluación hidro-acústicos de reclutas (RECLAS), crucero de biomasa del stock desovante y huevos, seguimiento de las pesquerías pelágicas centro-sur (ASIPA) que provee datos de la estructura de tamaños, proporción sexual e indicadores reproductivos macroscópicos. Estos estudios muestran evidencia de al menos tres principales áreas de desove, basado en la abundancia de huevos, en la zona centro sur: Talcahuano, El golfo de Arauco y Corral entre los 34 y 41°S. Además de Calbuco en el Mar Interior de Chiloé entre los 41°30' y 42°40', que muestra actividad reproductiva en sardina común (desove) entre julio y diciembre (Aranís *et al.* 2019) (Tabla 1). La zona de Valparaíso entre los 32 y 34°S no muestra presencia de huevos en la mayoría de los años. Estos antecedentes nos permitieron definir a priori tres principales áreas de análisis, cuya nomenclatura la basamos en los principales puertos de desembarque (Tabla 1).

Tabla 1. Identificación de las zonas geográficas en función del gradiente latitudinal, para abordar los objetivos del proyecto

		Posición geográfica		
Zona	Puerto	Latitud	Longitud	
1	Talcahuano	34° 50' 00" 38° 29' 59"	72° 20' 00" 75° 00' 00"	
2	Corral	38° 30' 00" 41° 39' 59"	73° 40' 00" 75° 00' 00"	
3	Calbuco	41° 40' 00'' 42°40' 00''	72° 20' 00" 80° 00' 00"	

El presente estudio consideró como plataforma de muestreo los cruceros de evaluación hidroacústica de reclutas de la zona centro-sur (RECLAS), del Mar Interior de Chiloé (PELACES) y el Seguimiento de Recursos Pelágicos de la Zona Centro-Sur, ejecutados por IFOP. También es importante destacar que para el presente proyecto se utilizaron otolitos ya colectados y almacenados en el Instituto de Fomento Pesquero.







5.1.2 Definición de tamaños de muestra

La primera actividad del grupo de trabajo fue definir el tamaño demuestra en función de los siguientes aspectos cruciales.

- a) Disponibilidad de otolitos de juveniles y adultos de una misma cohorte anual.
- b) Disponibilidad de muestras en diferentes lances para abordar el supuesto de independencia desarrollado en la propuesta técnica.
- c) Tamaños de muestra comprometidos en la propuesta técnica (Tabla 2)

		Enfoque metodológico				
Zona	Etapa	Análisis micro- estructural	Análisis morfo- métrico	Análisis macro- estructural	Análisis isotópico	Química elemental
Talcahuano	Juvenil	50	50	50	50	30
	Adulto	50	50	50	50	50
Corral	Juvenil	50	50	50	50	30
	Adulto	50	50	50	50	50
Calbuco	Juvenil	50	50	50	50	30
	Adulto	50	50	50	50	50

Tabla 2. Número de muestras de otolitos de sardina común a analizar por zona de muestreo y etapa de vida

Es importante destacar que, para responder a los objetivos del proyecto, se requiere desarrollar modelos de clasificación, en base a marcadores obtenidos de muestras de otolitos de juveniles de origen conocido, recolectados en las macro-zonas identificadas, para posteriormente buscar esos mismos marcadores en adultos de la misma cohorte. Por ello se determinó que la cohorte del año 2018, fue la que mejor permitió cubrir los requerimientos para la búsqueda y seguimiento de los marcadores, asociados a la micro-química, micro-estructura y morfometría de otolitos (Tabla 3). Es importante destacar que en esta cohorte existió una colección suficiente de otolitos en ejemplares adultos, tanto si se clasifican en función de la talla, como en función de grupo de edad (b), en los dos años siguientes (2019 y 2020).






Tabla 3. Resumen del número de muestras de otolitos que estuvieron disponibles para las tres zonas geográficas
definidas, en función de la cohorte anual de nacimiento, número de lances, rango de tamaño (a) y grupo de edad (b).
*n Lances: Lances de pesca con 10 o más ejemplares

	Juveniles 2018		Ad	Adultos 2019		Adultos 2020	
(a)	(5 -	- 10 cm LT)	(12	(12 - 16 cm LT)		(13 - 18 cm LT)	
Zona	n	*n Lances	n	*n Lances	n	*n Lances	
Talcahuano	170	9	351	16	248	12	
Corral	85	4	528	16	488	14	
Calbuco	315	6	100	3	95	4	
(b)	Edad 0			Edad 1		Edad 2	
Zona	n	*n Lances	n	*n Lances	n	*n Lances	
Talcahuano	65	1	135	1	111	6	
Corral	26	0	158	4	140	8	
Calbuco	69	3	69	3	89	4	

En función de esta información se realizó una selección de 460 de otolitos de ejemplares distribuidos por etapa ontogenética y zona geográfica, considerando como requisito que los ejemplares provengan de un muestro, con un mínimo de 2 lances independientes (Tabla 4). Esta selección dispuso de un número de muestra suficiente, para cubrir los tamaños comprometidos en la propuesta en la Tabla 2. Debido a limitaciones previstas en la disponibilidad de equipos y restricciones asociadas al presupuesto disponible para el desarrollo del presente proyecto, se comprometió un tamaño de muestra de 30 juveniles por zona, para isótopos y química elemental.

Es importante destacar que se utilizó un mismo ejemplar para aplicar todas las aproximaciones de forma simultánea, en una muestra total de 300 otolitos. Los otolitos derechos fueron digitalizados para realizar análisis morfométrico y posteriormente fueron preparados para análisis micro-estructural. Por su parte el otolito izquierdo fue preparado para análisis de la micro-química de otolitos. Algunas muestras se destruyeron en el proceso de preparación y en otros casos la masa de muchos otolitos fue insuficiente para analizar la composición elemental e isotópica en un mismo otolito (Niklitschek *et al.* 2018, Niklitschek & Toledo 2021). Para soslayar estas dificultades la muestra seleccionada consideró 160 otolitos adicionales. Los tamaños de muestras definitivos que quedaron disponible después del procesamiento se detallan en los apartados de cada aproximación desarrollada.







Tabla 4. Resumen de estadísticas generales de la longitud total (LT; cm) de los ejemplares de sardina común con otolitos seleccionados, para las tres zonas geográficas definidas y número de lances; DE: 1 desviación estándar; CV: Coeficiente de variación

Zona	Etapa	LT ± DE	Rango	CV	N	N ^o Lances
Talcahuano	Juvenil	8,5 ± 1,1	6,5 - 10,0	12,4	103	11
	Adulto	13,5 ± 1,1	12,0 - 16,0	8,1	73	3
Calbuco	Juvenil	9,3 ± 0,6	7,5 - 10,0	6,7	77	6
	Adulto	13,7 ± 1,1	12,0 - 16,0	8,3	67	3
Corral	Juvenil	8,9 ± 1,0	7,0 - 10,0	10,7	62	7
	Adulto	13,1 ± 1,0	12,0 - 15,5	7,7	78	2
Total		11,0 ± 2,5	6,5 - 16,0	22,8	460	32

Estos tamaños de muestras cumplieron con lo comprometido en la propuesta técnica de no alcanzar coeficientes de variación de las medias no superiores a 20%. A través de simulaciones (simulación de Montecarlo) fue posible estimar que los tamaños mínimos se encontrarón en torno a las 25 muestras de juveniles y 35 muestras de adultos para cada especie y zona; y los tamaños de muestras seleccionados estuvieron por sobre estas estimaciones. Adicionalmente, para garantizar el supuesto de independencia, la selección priorizó que las muestras analizadas dentro de cada año, zona y estrato de muestreo procedieran de al menos tres lances independientes, definiendo como independientes aquellos lances que se encuentren separados en espacio y/o tiempo por al menos 10 millas y/o 24 horas (Bolker *et al.* 2009).







5.2 OBJETIVO ESPECÍFICO No 4. 2. Estimar el número más verosímil de unidades demográficas de sardina común en la zona comprendida entre las Regiones de Valparaíso a Los Lagos y sus límites espaciales a través de análisis multi-metodológico

5.2.1 Introducción sobre alcance del objetivo

En general, existen muchos enfoques para la definición de poblaciones dentro de una especie, los cuales adquieren connotaciones distintas dependiendo de la disciplina y del propósito operacional del uso de tal definición. Sin embargo, los términos "población" y "diversidad poblacional" han ido adquiriendo progresivamente la definición utilizada por los genetistas, que asocian el primero de ellos a la existencia de una población mendeliana, aislada de otra en escala evolutiva, y el segundo al número de estas poblaciones mendelianas en un área determinada (Luck *et al.* 2003). Esta definición, ha estado asociada al enfoque popperiano predominante en la ciencia desde los años 1950s (Popper *et al.* 2005), que ha condicionado el avance del conocimiento al falseamiento de hipótesis nulas (Hilborn & Mangel 1997), las que no siempre resultan adecuadas desde un punto de vista precautorio o de la conservación (Hoenig & Heisey 2001). Esta situación es de particular relevancia para la conservación y el manejo de recursos, donde la hipótesis nula de panmixia es una hipótesis propensa al riesgo, que puede tener importantes efectos negativos sobre la sustentabilidad de los recursos que se busca manejar (Taylor & Dizon 1996, 1999).

Desde un segundo punto de vista, es importante dilucidar también cuáles son las escalas temporales y espaciales más adecuadas para la definición de unidades de manejo de sardina común, las que deberán evitar tanto la pérdida de variabilidad genética, como la generación de depleciones o extirpaciones locales, y sus consecuencias sobre las pesquerías y sobre la resiliencia del stock. En este contexto Luck *et al.* (2003) plantean que las escalas espaciales y temporales de manejo debiera ser definidas en función de los objetivos del manejo. Para ello, proponen considerar cuatro tipos de unidades poblacionales: i) evolutivas, ii) demográficas, iii) de conservación o iv) prestadora de servicios ecosistémicos. En el presente proyecto, nos concentraremos en la unidad demográfica que, siguiendo a Luck *et al.* (2003), podemos definir como sigue:

Unidad demográfica (UD): conjunto de individuos (sub-población en términos genéticos), con niveles importantes de segregación espacial o temporal (historia de vida) y cuya abundancia (y estructura etárea) varía de forma asincrónica. Desde el punto de vista de la conservación y el manejo, se espera que las unidades demográficas presenten respuestas diferenciadas a la explotación o la variabilidad ambiental.







Cuando una UD coincide con una unidad de manejo o explotación pesquera es equivalente a un stock. Sin embargo, un stock puede incluir varias UD, o una UD a varios stocks.

La evidencia de diferenciación genética es un fuerte indicio, probablemente suficiente, de autonomía demográfica (Avise 1995). Sin embargo, la ausencia de diferenciación genética no es, en absoluto, prueba de homogeneidad demográfica. Por el contrario, es frecuente encontrar niveles de flujo génico suficientemente altos (>2-3%) para evitar la diferenciación genética de dos sub-poblaciones, pero demasiado bajos como para homogeneizar, en plazos relevantes para el manejo, sus respuestas demográficas a la explotación o a la variabilidad ambiental (Avise 1995; Taylor & Dizon 1999).

En el presente estudio se evaluó el peso relativo de la evidencia proporcionada por los cinco marcadores antes identificados en favor de las siguientes cuatro hipótesis alternativas acerca de la estructura de unidades demográficas de sardina común entre Valparaíso e Islas Desertores (Figura 1):

- H0. Existencia de una única unidad demográfica en toda el área de estudio.
- H1. Segregación en dos unidades demográficas: una en aguas oceánicas costeras y otra en el sistema estuarino norte del Mar Interior de Chiloé
- H2. Segregación en dos unidades demográficas: una ubicada al norte del área de estudio y otra al sur de la misma, incluyendo aguas oceánicas y estuarinas.
- H3. Segregación en tres unidades demográficas: norte, sur-oceánica y estuarino norte del Mar Interior de Chiloé.









Figura 1. Representación ilustrativa de las cuatro hipótesis de trabajo, demarcando las zonas geográficas definidas en la Tabla 1 (líneas punteadas). Los rectángulos idénticos, indican similitud en los marcadores basados en análisis de otolitos.

El peso de la evidencia en favor de cada hipótesis (verosimilitud) fue ponderado por la entropía (número de parámetros) asociada a cada modelo, utilizando para ello el índice de información de Akaike (1973) corregido para pequeñas muestras (AICc) y los índices derivados Δ AICc y peso de AICc (Burnham & Anderson 2004). Este análisis fue realizado separadamente para cada marcador, como así también para el conjunto de ellos (Σ AICc), según se detalla a continuación:

- Para evaluar las hipótesis anteriores en función de la segregación entre áreas de crianza, se compararon valores de composición elemental e isotópica en regiones nucleares, índices microestructurales e índices macro-estructurales asociados al primer año de vida en otolitos de peces juveniles.
- Para evaluar las hipótesis anteriores en función de la segregación entre áreas de alimentación, se compararon valores de composición elemental e isotópica en regiones marginales, índices morfométricos e índices macro-estructurales asociados a la historia de vida en otolitos de peces adultos.

Por cada hipótesis, se ajustó un modelo de mezcla (Everitt & Hand 1981) siguiendo los procedimientos descritos por Niklitschek & Darnaude (2016). Mayores detalles metodológicos se detallan en la sección







correspondiente al OE 4. En todos los casos, se utilizó un mismo set de marcadores, el cual incluyó todos aquellos marcadores trazables, es decir presentes en regiones nucleares de otolitos de juveniles y de adultos, que cumplieron los siguientes criterios (Niklitschek & Toledo 2021):

- Resolución espacial de los marcadores es coherente (similar o superior) con la escala espacial de las hipótesis de interés.
- Potencial discriminante permite evitar errores de estimación y de auto-asignación superiores al 30%.
- Consistencia entre elipses de predicción y distribución de los marcadores analizados en adultos, definida por un porcentaje <50% de adultos cuyos valores se encuentre ubicados a distancias de Mahalanobis >2,5 del centroide más cercano (Stauffer & Grimson 2000).

Una vez ajustados los modelos de mezcla, se definió el número más verosímil (informativo) de unidades demográficas utilizando el criterio de información bayesiano (BIC) de Schwarz (1978).

5.2.2 Análisis de la composición elemental e isotópica en otolitos

Preparación de las muestras

Cada otolito seleccionado de sardina común fue sonicado por 5 min en agua ultrapura (18,2 M Ω), asegurándose de extraer cualquier tejido remanente. Luego fue fotografiado y sonicado otra vez en agua ultrapura durante otros 5 min, y finalmente fue secado y embebido en resina epóxica de alta pureza (Buehler®), dejando a temperatura constante (50°C) por cinco horas. Posteriormente, se cortó una sección transversal de cerca de 600 a 900 µm, la que incluyó el primordio del otolito, utilizando para ello una sierra de corte de baja velocidad (ISOMET Buehler®). La sección de cada otolito fue pre-pulida con paños de carburo de silicio de diferente graduación (tamaño de grano de 800, 1200, 1500, 2000 y 2400), partiendo por la más gruesa de 800 de tamaño de grano para llegar cerca del primordio hasta llegar a la lija de 2400 de tamaño de grano. Con esto se logró incrementar su transparencia y reducir su espesor a unos 200 µm aproximadamente con el fin de observar los anillos cercanos al primordio (Figura 2). El pulido final se realizó utilizando paños recubiertos de polvo de diamante de 3 y luego 0,1 µm de grano (Diamond Lapping Film, Buehler®) a fin de minimizar y remover la contaminación de la muestra con material abrasivo de los paños de carburo de silicio; cabe destacar que se utiliza un paño por cada otolito para evitar la







contaminación cruzada. El pulido se detuvo al visualizar el primordio a una distancia de 10-20 µm bajo la superficie. Una vez finalizado el pulido, las secciones fueron sonicadas durante 5 minutos en agua ultrapura, y luego fueron fotografiadas y nuevamente sonificadas para la descontaminación final de la superficie. Toda manipulación de las muestras fue efectuada con guantes, pinzas y material plástico esterilizado. Todo el material no desechable fue descontaminado mediante baños de ácido nítrico ultrapuro al 4%, enjuagado con agua ultrapura y secado en cámara de flujo laminar.

El total de muestras analizadas fue al menos el comprometido en la propuesta, en muchos casos se analizaron más muestras de las ofertadas (Tabla 5).

Tabla 5. Resumen de las muestras analizadas, respecto al número de muestras comprometidas para análisis químico de otolitos de sardina común

Zona	Etapa	№ comprometido		Muestras a	analizadas
		Metales	Isótopos	Metales	Isótopos
Talcahuano	juvenil	30	50	37	51
	adulta	50	50	55	50
Corral	juvenil	30	50	34	52
	adulta	50	50	57	50
Calbuco	juvenil	30	50	35	50
	adulta	50	50	56	51

Análisis de la composición elemental de otolitos de sardina común

Las muestras pulidas y descontaminadas fueron montadas en portaobjetos, utilizando pegamento termoplástico (Crystalbond®), siendo almacenadas para su posterior análisis químico en la Universidad de Chile en el Laboratorio de Espectrometría de Masas del Centro de Excelencia de Geotermia de los Andes (CEGA).

Para el análisis de la composición elemental se realizó un barrido continuo ("raster") en cada muestra a través de una transecta lineal, desde el núcleo del otolito (idealmente desde el primordio) hasta el borde dorsal. La extracción de las muestras por otolito, consistió en una pre-ablasión cuyo objetivo fue la remoción superficial de contaminantes ajenos a la matriz del otolito, seguida de una ablasión realizada







sobre la pre-ablación, cada una con una configuración distinta del equipo (Tabla 6). Antes y después de cada serie de cinco a seis otolitos, se aplicó idénticos procesos de pre-ablación y ablación sobre el estándar de silicato de vidrio NIST SRM 612 (Jochum *et al.* 2011) y una ablación sobre un segundo material de referencia de carbonato de calcio sintético MACS-3 (Jochum *et al.* 2012), producido por el Servicio Geológico de los Estados Unidos (USGS). Todos los análisis fueron realizados, utilizando un sistema de ablasión láser 193 nm ArF (Photon Machines Analyte G2) acoplado a un espectrómetro de masas ICP-MS (iCapQ ThermoScientific).

Tabla 6. Configuraciones de la pre-ablasión y ablasión láser utilizadas para la determinación de la composición elemental de otolitos de sardina común *Strangomera bentincki*

Parámetro	Pre-ablasión	Ablasión
Diámetro	85 µm	50 µm
Velocidad	30 µm/s	5 μm/s
Intensidad	6 j/cm ²	7 j/cm ²
Frecuencia	30 Hz	10 Hz



Figura 2. Esquema del corte transversal realizado a los otolitos de sardina común (a), el que luego es pulido hasta llegar a la zona del primordio (b)







El post-proceso de los datos generados por el espectrómetro de masas fue realizado mediante el paquete Iolite V2.5 (Paton *et al.* 2011), utilizando el método de estándares internos y externos (esquema de reducción "Trace Elements IS"). ⁴³Ca fue usado como estándar interno, asumiendo un valor estequiométrico de 38.8% de CaO₃ en la matriz de aragonita (Yoshinaga *et al.* 2000). En total, se determinó la concentración de 13 elementos: ⁷Li, ¹¹B, ²⁴Mg, ⁴⁴Ca, ⁵⁵Mn, ⁶⁷Zn, ⁸⁵Rb, ⁸⁸Sr, ¹¹⁸Sn, ¹³⁷Ba, ¹³⁸Ba, ¹³⁹La, ¹⁴⁰Ce. Se eliminaron todos los puntos con posible contaminación, utilizando como criterio, altas concentraciones de ²⁷Al y ⁵⁷Fe (P⁹⁹). Se calculó el cociente entre cada elemento y el Calcio y finalmente se calculó la media de los tramos de ablación láser que representaron la fase juvenil y/o adulta en cada otolito.

Para representar la fase juvenil en otolitos de sardina común, se utilizaron las medianas de las señales registradas entre los primeros 80 y 280 µm de cada transecta, equivalentes, aproximadamente, al período comprendido entre los 30 y los 90 días de vida (contados desde la eclosión). Para representar la fase adulta se utilizaron las medianas de las razones elementales registradas en los últimos 50 µm de cada transecta. Las relaciones entre número de puntos de ablación y días de vida, se estimó con base en el grosor medio de los micro-incrementos observados en esta misma especie, período y zona de estudio (ver sección de análisis micro-estructural).

Excluyendo los isótopos de Calcio, sólo ocho de los 13 elementos e isótopos analizados presentaron >90% del total de mediciones realizadas por sobre el límite de detección de la concentración de cada elemento: Li, B, Mg, Mn, Zn, Sr, Sn y Ba. Dada la imposibilidad de ajustar las distribuciones observadas o transformadas de valores de Rb, La y Ce al modelo de distribución normal multivariada seleccionado para el desarrollo de nuestros modelos de mezcla, se excluyó también estas respuestas de nuestros análisis posteriores. Finalmente, luego de un análisis mediante "fuerza bruta" del poder discriminante de todas las combinaciones posibles de estos elementos, se concluyó que la combinación más informativa (menor error en auto-clasificación) fue la formada por los elementos: Li, B, Mg, Mn, Sr, Zn, Sn y Ba.

Análisis de la composición isotópica de otolitos de sardina común

Considerando que se contó sólo con un otolito, ya que el otro fue destinado a análisis de morfometría y microestructura, se hizo necesario seguir un procedimiento secuencial, donde el análisis isotópico sólo pudo ser realizado, una vez finalizado el análisis elemental (LA-ICPMS) de cada otolito. El pequeño tamaño de los otolitos de esta especie y el uso de técnicas destructivas (análisis elemental e isotópico), llevó a







disponer de poco material para ser analizado y alcanzar la masa mínima de 30 µg requerida para el análisis de isótopos estables. Dadas estas limitaciones, se tomó ventaja del patrón de crecimiento antero-posterior, que, a partir del primer año de vida se concentra de manera importante en el rostrum. A partir de lo anterior, nos permitimos asumir que las secciones transversales de 200 µm centradas en torno al primordio utilizadas para el análisis elemental se encuentran dominadas por material depositado durante el primer año de vida y representan un material de referencia válido y comparable para este período. De manera similar, asumimos que el rostrum se encuentra libre de señales químicas atribuibles al primer año de vida y constituye, por ende, un material de referencia válido y comparable para analizar la etapa adulta de los ejemplares investigados. Aun siguiendo todas estas indicaciones, hubo alta pérdida de muestras que se analizaron, pero no tuvieron resultados confiables para el análisis, ya que no alcanzaron al límite de detección del instrumento, sin embargo, las muestras trabajadas y enviadas a análisis superó lo comprometido en la oferta técnica.

Para el análisis de otolitos de juveniles se tomó la sección entera utilizada en análisis de metales y se envió a analizar para isótopos estables. En otolitos de adultos donde se debían obtener dos muestras, una representando la fase juvenil y otra la fase adulta, se siguió el mismo procedimiento estándar detallado para análisis de microquímica, preparando secciones nucleares $\sim 200 - 250 \mu m$. Para representar la fase juvenil se cortó un prisma en la sección utilizada para metales mediante un microtaladro (New Wave Research) provisto de una fresa de 500 µm de diámetro, buscando extraer una cantidad mayor a 30 µg del material calcáreo en secciones estandarizadas del otolito, representativas de los primeros meses de vida.

Para representar la fase adulta de los individuos adultos de sardina común, se seccionó el rostrum de cada otolito. El grosor de las secciones de los rostrum varió según el tamaño del otolito, determinado por la edad/talla (12,0- 16,0 cm LT) y zona de procedencia de cada pez. Lamentablemente, la masa promedio individual de las secciones de rostrum obtenidas (~250-350 µm de largo) tampoco permitió alcanzar la masa mínima de 30 µg requerida para su análisis. Lo anterior obligó a combinar con secciones del borde de los otolitos de los mismos peces, para ello se utilizaron las secciones transversales (~200 µm) empleadas para el análisis elemental cuando quedó material después de haber extraído la sección juvenil. Las secciones destinadas a análisis isotópico fueron almacenadas en microtubos Eppendorf, previamente descontaminados en ácido nítrico (HNO3, 5%) y enviados a analizar al Laboratorio Ambiental de Geoquímica de Isótopos de la Universidad de Arizona.







El análisis de isótopos estables se realizó mediante un dispositivo automatizado de preparación de carbonato KIEL-III, acoplado a un espectrómetro de radio-gas Finnigan MAT 252. Las secciones se digerieron con ácido fosfórico deshidratado en vacío, a 70°C, donde el CO2 generado por la reacción determina la concentración de isótopos δ^{18} O y δ^{13} C. Los resultados se expresaron en partes por mil relativas a un estándar (Vienna Pee Dee Belemnite, VPDB), utilizando los estándares internacionales NBS-19 y NBS-18.

Análisis estadísticos

En general, tanto para el análisis univariado como multivariado, se utilizó un enfoque de modelos lineales mixtos (Searle 1987, Pinheiro & Bates 2000). Los primeros implementados en la librería "lme4" de R (Bates *et al.* 2015) y los segundos en la librería MCMCglmm del mismo entorno de programación (Hadfield 2010). El uso de modelos lineales mixtos buscó corregir los sesgos en medias y errores estándar derivados de la falta de independencia entre observaciones procedentes de un mismo lance de pesca y del desbalance en tamaños muestrales entre lances de pesca. Para tales fines, la identidad de cada lance fue incorporada como variable categórica de tipo aleatoria en cada modelo evaluado.

Para llevar a cabo el contraste de hipótesis se utilizó el enfoque de Burnham & Anderson (2004) basado en el análisis del soporte relativo de los datos a múltiples modelos alternativos. Para guiar este análisis se prefirió el criterio de información de Akaike (1973) para el caso univariado y el criterio de información de devianza (Hadfield 2010) para el caso multivariado. Siguiendo las recomendaciones de la Sociedad Estadística de América (Wasserstein & Lazar 2016) y de un número relevante y creciente de científicos (Amrhein *et al.* 2019), se evitó explícita e intencionadamente el uso del concepto de significancia basado en la interpretación dicotómica de valores *p* u otros estadísticos equivalentes (Wasserstein *et al.* 2019). En su reemplazo, se enfatizó la magnitud de los efectos (diferencias) y el peso de la evidencia de los datos en favor de distintos modelos alternativos.

Los supuestos de normalidad univariada y multivariada fueron verificados gráficamente, comparando las distribuciones teóricas y observadas de los residuales mediante diagramas cuantil-cuantil (Q-Q) (Venables & Ripley 2002). Los supuestos de homocedasticidad fueron evaluados mediante las pruebas de Levene (1960), para el caso univariado, y de homogenidad de dispersiones beta (Anderson 2006) para el caso multivariado. Frente a la falta de normalidad y homocedasticidad observada en los datos (residuales) de las concentraciones elementales, se procedió a transformarlos utilizando la versión multivariada del algoritmo de Box-Cox (Box & Cox 1964) implementada en el paquete R "car" (Fox & Weisberg 2011).







5.2.3 Análisis de índices micro-estructurales

Preparación y análisis de otolitos para análisis micro-estructural

Los otolitos de juveniles menores a 8,5 cm de LT fueron procesados siguiendo los procedimientos descritos en el proyecto FIPA 2018-38 (Niklitschek & Toledo 2021), donde cada otolito izquierdo fue embebido con la cara proximal hacia abajo en un portaobjetos, utilizando una pequeña porción de Cristalbond transparente. Posteriormente, el otolito fue pulido con lijas de 2500 de tamaño de grano y lijas de limpieza de 1 µm, hasta obtener una primera aproximación al primordio. Finalmente, el otolito fue revisado bajo microscopio para observar la resolución del primordio y de los micro-incrementos diarios (Figura 3).



Figura 3. Fotografías ilustrativas del proceso de preparación de otolitos para el análisis de micro-incrementos. a y b: montaje de otolito (sulcus hacia arriba) en cristalbond; c: primer pulido lija 2500 µm; d: pulido con lija de limpieza; e: cambiar otolito posición para segundo pulido (c,d); f: montaje final (sulcus hacia abajo) para revisión microestructura. (Adaptación de Niklitschek & Toledo 2021)

Los otolitos sagitales juveniles de mayor tamaño y de peces adultos, fueron preparados utilizando el método SGEM descrito por Plaza *et al.* (2005), donde los otolitos son montados en resina epóxica en portaobjetos. Para la correcta identificación de los micro-incrementos, los otolitos embedidos en resina fueron pulidos hasta lograr una resolución adecuada del primordio utilizando lijas entre 800-1000 de tamaño de grano. Este procedimiento ya ha sido adecuadamente desarrollado para la sardina común en el proyecto FIP 2013-19, donde se determinó que un doble pulido sagital fue el más adecuado para la identificación de los microincrementos en ejemplares de mayor tamaño.







Procedimientos de digitalización de otolitos

Después de la obtención de una sección fina y de elevada resolución, el radio máximo (RM), correspondiente a la distancia mayor entre el núcleo y el borde del otolito, fue medido desde el primordio hasta el borde del otolito en dirección caudal. La medición de grosores de los micro-incrementos se realizó utilizando el Análizador de Imágenes "Otolith Reading System" (RATOC Ltd), disponible en el Laboratorio de Esclerocronología de la Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, que permite trabajar con imágenes en vivo. El procedimiento consistió en trazar una transecta desde el primordio hasta el borde de la cauda utilizando el objetivo de menor magnificación (4X). La medición de los micro-incrementos se realizó a magnificaciones mayores, registrándose la mayor cantidad posible de anillos visibles. Cuando los micro-incrementos fueron difíciles de identificar en la transecta principal, se generaron sub-transectas, donde los registros de microincrementos fueron traspasados automáticamente a la transecta principal (Figura 4).



Figura 4. Ilustración del proceso de medición de micro-incrementos diarios en un ejemplar juvenil de 8 cm LT de sardina común, utilizando el analizador de imágenes "Otolith Reading System (RATOC Ltd). Nótese que los micro-incrementos finos cercanos al primordio dejan de ser visibles con el cambio de foco, de la imagen para visualizar los micro-incrementos a edades mayores.







Variables discriminantes derivadas de la AMO

Se debe subrayar que el análisis de la MO de los juveniles en las zonas analizadas permitió obtener información para los análisis de clasificación. Esta información cuantificable como variables discriminatorias independientes para cada individuo juvenil es la que queda registrada también en la micro-estructura de otolitos de ejemplares adultos.







Grosor y radio a cada día para los primeros 50 días de vida

Se debe destacar que los primeros dos meses de vida es el periodo durante el cual se espera que las larvas y juveniles tempranos de esta especie permanezcan retenidos en las zonas de desove y/o crianza. Esta inferencia fue corroborada en el proyecto FIP 2013-16 (Cerna *et al.* 2015), donde se demostró que durante los primeros 2 meses de vida ocurrieron las mayores variaciones en el grosor de los micro-incrementos de otolitos sagitales de sardina común en la zona centro sur. En el presente estudio, la resolución de los micro-incrementos se redujo notoriamente después de los primeros 40-45 días (ver resultados), y por ello los análisis de grosor y radio se restringieron a este intervalo.

Las variables derivadas del grosor y el radio a cada edad se utilizaron como indicadores de tasa de crecimiento somático y tamaño del ejemplar respectivamente, debido a que no es recomendable aplicar retro-calculo porque la relación entre el tamaño del otolito y tamaño del pez no es lineal a través de toda la historia de vida en peces teleósteos. Algunas de las variables que se exploraron se indican a continuación:

- ✤ X1: Grosor medio durante los primeros 20 días
- X2: Grosor medio entre el día 31 al día 30
- ✤ X3: Grosor medio entre el día 31 al día 45
- ✤ X4: Grosor medio entre el día 21 al día 45
- X5: Grosor medio entre el día 41 al día 45
- X6: Radio al día 20
- X7: Radio al día 30
- X8: Radio al día 45
- X9: Radio medio entre los días 21-45
- X10: Radio medio entre los días 21-30
- X11: Radio medio entre los días 31-45

Estas variables recogen aproximadamente los cambios en los estados ontogenéticos que ocurren en esta especie entre el periodo larval y el periodo de transición y etapa juvenil temprana.

Análisis Estadísticos

Para evaluar la hipótesis de ausencia o existencia de diferencias significativas en las variables discriminantes derivadas de los análisis de grosores y radios entre las áreas geográficas (i.e., Talcahuano, Corral y Calbuco), se utilizaron Modelos Lineales de efectos Mixtos (MLEM), una aproximación analítica que ha comenzado a ser utilizada recientemente para analizar datos longitudinales derivados de registros de estructuras calcificadas, particularmente cuando los diseños no son balanceados (*e.g.* Morrongiello &







Thersher 2015; Smoliński *et al.* 2020). Los MLEM permiten incorporar toda la variabilidad individual de las mediciones repetidas de los grosores y radios y también incluir factores exógenos extrínsecos como factores fijos. Se aplicó un MLME con intercepto y pendiente aleatorios y con la ZONA como efecto fijo, siguiendo la siguiente expresión general.

$$\log G \text{ or } R_{ij} = \alpha_0 + \beta \log(Edad_{ij}) + + (\beta \log(Edad_{ijk})|ID) + Zona + \varepsilon_{ijk}$$

Donde: G o R_{*ijk*} es el grosor o radio registrado a cada día de formación "*i*" y la zona de estudio "*j*", Edad_{*ij*} es la edad de formación del incremento, ID es el identificador del pez, β corresponde a la pendiente de cada covariable, α_0 es el intercepto que mide la media y ε_{ijk} son los errores del modelo. Los grosores y radios se transformaron a logaritmos naturales para satisfacer los supuestos de linealidad y homocedasticidad de los modelos.







5.2.4 Análisis de índices morfométricos y macro-estructurales

Muestreo y preparación de otolitos

Se analizaron un total 449 otolitos de sardina común de los cuales 236 fueron peces juveniles y 213 adultos, correspondientes a la cohorte 2018, es decir, los ejemplares nacidos en el periodo invierno-primavera 2018, lo que equivale a la clase anual 2018-2019 (Tabla 7). Para estimar la cohorte se utilizaron las determinaciones de edad anual, de acuerdo con el método de lectura de edad validado por Cerna *et al.* (2015).

Tabla 7. Número de otolitos analizados (N) y estadísticas de la longitud total de sardina común de juveniles y adultos por zona de muestreo, correspondiente a la cohorte 2018. Lt= longitud total, d.e.= desviación estándar Lt, "min y max" corresponden a Lt mínima y máxima de la muestra.

Estado ontogenético	Indicador	Talcahuano	Corral	Calbuco
	Ν	101	60	75
_	Media Lt (cm)	8,5	8,9	9,3
veni	d.e.	1,0	1,0	0,6
Ju	min	6,5	7,0	7,5
	max	10,0	10,0	10,0
	Ν	72	76	65
Adulto	Media Lt (cm)	13,5	13,1	13,7
	d.e.	1,1	1,0	1,1
	min	12,0	12,0	12,0
	max	16,0	15,5	16,0

El otolito derecho entero de juveniles y adultos fue fotografiado bajo microscopio estereoscópico con 20X de aumento y luz transmitida. Para estandarizar la orientación de la estructura en el análisis, el otolito fue dispuesto con la cara externa hacia arriba y el rostro hacia la derecha (Tracey *et al.* 2006). El otolito digitalizado fue posteriormente binarizado, utilizando herramientas de procesamiento de imágenes. Una vez binarizado se procedió a efectuar la caracterización de la morfometría básica utilizando como herramienta el software Image-Pro Plus (MediaCybernetics). Las medidas fueron tomadas en milímetros previa calibración del "software" de acuerdo al aumento del microscopio estereoscópico. Estas medidas básicas permitieron estimar cinco índices de forma, de acuerdo a lo descrito por Tuset *et al.* (2006) (Tabla 8).







Tabla 8. Descriptores de forma (Fuente: Modificada de Tuset et al., 2006)

Parámetros de tamaño	Índices de Forma
Área (A)	Circularidad = P^2/A
Perímetro (P)	Rectangularidad = A / (Fl*Fw)
Feret weight (Fw)	Factor de forma = (4pi*A)/P ²
Feret Length (Fl)	Redondez = $(4A)/(pi*Fl^2)$
	Elipticidad = (Fl-Fw)/(Fl+Fw)

Análisis de la estabilización de la forma del otolito

Para describir la variación de la forma del otolito con el tamaño del pez y estimar la talla en la cual la forma de esta estructura se estabiliza, se aplicó un modelo aditivo generalizado (GAM), contenido en el paquete de R "mgcv" (Wood 2006), para evaluar la relación de cada uno de los índices de forma con la longitud total del pez. Este método ha sido aplicado anteriormente en sardina común por Curin-Osorio *et al.* (2012) y en anchoveta (Nikltschek *et al.* 2018) y permite, además de saber en qué rango de tamaño se estabiliza la forma del otolito, hacer una comparación de los distintos índices de forma entre zonas.

El modelo con distribución gaussiana o gamma y función identidad, que incluye la zona de procedencia como factor fijo, también permitió evaluar la existencia de diferencias significativas de los índices de forma entre zonas. La ecuación general del modelo es la siguiente:

$$IF_{ij} = \varphi = \beta_0 + s(long_{ij}:Zona_{ij}) + Zona_{ij}$$

donde φ representa la función que permite enlazar la media y el modelo (función de enlace); IF corresponde al índice de forma; β 0 es el intercepto del modelo; s es una función suavizadora; Zona representa la procedencia de la muestra j=1,2 e i como el i-iésimo individuo.







Análisis de forma utilizando Elíptico de Fourier y transformada de Wavelet

En estos análisis el intervalo de tallas de juveniles analizados entre 7,5 a 9,5 cm de LT y edad 0, correspondientes a la cohorte del 2018, se redujo para reducir el efecto del tamaño del pez sobre los contornos de los otolitos. Se tomó una imagen del otolito derecho sobre un fondo negro, usando un microscopio estereoscópico trinocular provisto de una cámara digital. La imagen fue tomada y guardada en color, asegurando un buen foco y alta resolución en formato (*.jpg). El otolito fue orientado con su rostro hacia la izquierda, de acuerdo al procedimiento descrito por Libungan & Palsson (2015), que es requerido para el paquete ShapeR, disponible para el software R Project. La librería ShapeR permitió transformar la imagen en escala de grises para posteriormente obtener el contorno de cada otolito automáticamente. La secuencia de tratamiento de la imagen incluye la extracción de medidas básicas (longitud y ancho máximo, perímetro y área del otolito). Los coeficientes de Fourier y Wavelet, fueron estandarizados con la longitud del pez de acuerdo con el procedimiento descrito por Lleonar *et al.* (2000). La reconstrucción del contorno de Wavelet y la aplicación de análisis multivariado, se realizaron con los coeficientes estandarizados para determinar la existencia de diferencias entre zonas (Figura 5).

El análisis elíptico de Fourier consiste en la descripción de una curva cerrada, en este caso el contorno del otolito caracterizado por coordenadas (x, y) equidistantes, por medio de la sumatoria infinita de elipses con diferentes amplitudes y ángulos. El objetivo del análisis es la descripción del contorno del otolito utilizando el mínimo número de elipses. Cada elipse del análisis de Fourier es llamado Descriptor elíptico de Fourier (DF) o simplemente armónico, ya que su forma funcional es por medio de funciones senos y cosenos. Cada armónico tiene cuatro coeficientes, con la excepción del primero que aporta solo uno, debido a que los tres primeros forman parte de la elipse inicial y sus valores son idénticos para todos los otolitos. Inicialmente se obtuvieron 32 armónicos, los que fueron objeto de un análisis, para determinar el número necesario que permitiese una menor desviación o error, en la reconstrucción el contorno del otolito.

La transformada de Wavelet del contorno del otolito, fue utilizada como un complemento a la elíptica de Fourier, debido a que ocupa funciones de senos y cosenos que no son locales, por lo tanto, pueden dar como resultado aproximaciones más exactas para los bordes aguzados del otolito. La transformación Wavelet utiliza funciones aproximadas que están contenidas en dominios finitos, por lo que muy adecuado para aproximarse a bordes agudos (Graps 1995).









Figura 5 Diagrama que muestra en forma resumida la secuencia de pasos para obtener la reconstrucción de la forma del otolito, basado en elíptica de Fourier y transformada de Wavelet, para estimar la variación de coeficientes y proporción de la variación con el paquete-R: ShapeR modificado desde Libungan & Paisson (2015)

4.2.5 Análisis del crecimiento somático de sardina común entre zonas

Análisis del crecimiento de los annuli (biocronología)

Se exploró la variación del crecimiento somático, a través del análisis de los annulus o anillos anuales. La variación del ancho de los incrementos (annulus) son informativos acerca de cambios ontogenéticos o ambientales del tamaño del pez a una determinada edad (Francis & Horn 1997).

En el análisis se emplearon los datos de lecturas de edad anual de sardina común de los monitoreos de la zona centro sur, desde el 2016 al 2020. Cada una de estas lecturas consideró la medición del diámetro de cada uno de los annuli, a partir del cual se obtiene el ancho de estos. Los datos de lecturas se agruparon por cohortes (año de nacimiento), los que fueron calculadas a partir de la estimación de edad de los mismos peces (Tabla 9).

Se aplicó un modelo de efectos mixtos para investigar las fuentes intrínsecas y extrínsecas que influyen en la variación del crecimiento anual (ancho de los incrementos o annuli en mm) de sardina común







entre las zonas de Talcahuano, Corral y Calbuco, esto debido a que los datos de crecimiento están formados por medidas repetidas de los anillos dentro de un individuo, tomadas a lo largo de los años, y anidados dentro de las clases anuales (Cohortes).

Un modelo lineal mixto, adaptado desde Morrongiello & Thresher, (2015), fue usado para evaluar las diferencias en el crecimiento, cuya ecuación es la siguiente:

$$log(G_{ijkl}) = \alpha_0 + A + CA + Z + \beta X_{ij} + \alpha_i + \alpha_k + \alpha_l + b_i X_{ij} + b_k X_{jk} + b_l X_{jl} + \varepsilon_{ijkl}$$
$$\varepsilon_{ijkl} \sim N(0, \sigma^2), \ \begin{bmatrix} \alpha_i \\ b_i \end{bmatrix} \sim N(0, \Sigma_i), \ \begin{bmatrix} \alpha_k \\ b_k \end{bmatrix} \sim N(0, \Sigma_k), \ \begin{bmatrix} \alpha_l \\ b_l \end{bmatrix} \sim N(0, \Sigma_l),$$

donde G_{ijkl} corresponde al incremento del crecimiento anual en el pez *i* a la edad *j* desde el año *k* y la clase anual l. Los parámetros asociados a los efectos fijos son, α_0 es el intercepto (media global del incremento en el crecimiento), β es el coeficiente de la edad, donde X es la edad de formación (covariable) y los factores A correspondiente al año en que el incremento fue formado, CA correspondiente a la clase anual y Z a la zona de captura. Los parámetros asociados a los efectos aleatorios son, α_i como efecto aleatorio intrínseco del pez *i*, α_k efecto aleatorio extrínseco del ambiente para el año *k*, α_l es el intercepto aleatorio para la clase anual *l* y b_i, b_k, b_l son las pendientes aleatorias de la edad de cada pez, el año y la clase anual, respectivamente, que son correlacionadas con sus interceptos al azar.







Tabla 9. Número de lecturas de otolitos de sardina común, por cada zona de estudio (Talcahuano, Corral y Calbuco), edad y año de captura, utilizadas en el análisis de los annuli como proxy del crecimiento somático

		Edad			
Año	Zona	1	2	3	Total
	Talcahuano	375	313	40	728
2016	Corral	544	428	50	1.022
	Calbuco	670	466	41	1.177
	Talcahuano	311	302	37	650
2017	Corral	298	444	47	789
	Calbuco	426	220	28	674
	Talcahuano	568	110	36	714
2018	Corral	687	251	50	988
	Calbuco	602	122	10	734
	Talcahuano	644	184	28	856
2019	Corral	580	338	41	959
	Calbuco	671	271	22	964
	Talcahuano	203	165	11	379
2020	Corral	268	445	51	764
	Calbuco	919	402	44	1.365
	Talcahuano	2.101	1.074	152	3.327
Total	Corral	2.377	1.906	239	4.522
	Calbuco	3.288	1.481	145	4.914
Total		7.766	4.461	536	12.763

A partir de este modelo global se ensayaron distintas combinaciones de efectos aleatorios, todas las cuales incluyeron los efectos fijos de la edad, el año de formación del incremento anual, la clase anual y la zona de captura. Para los efectos aleatorios se consideró el efecto del pez (ID del individuo), el año de formación del incremento anual y la cohorte o año de nacimiento del individuo (Tabla 10).







Tabla 10. Descripción de los modelos ensayados para determinar las variaciones de los incrementos anuales (annulus), como proxy de crecimiento somático.

Modelo Efecto fijo: log(X) + A + CA + Z	Efecto aleatorio
M1	αί
M2	αl
M3	αk
M4	αi + bi*log(X)
M5	α l + bl*log(X)
M6	αk + bk*log(X)
M7	$\alpha i + \alpha l$
M8	$\alpha i + \alpha k$
M9	$\alpha l + \alpha k$
M10	$\alpha i + \alpha k + \alpha l + b k^* log(X)$
M11	$\alpha i + bl*log(X) + \alpha k+ bk*log(X)$

Análisis del crecimiento a momento de la captura

Se evaluó la variación del crecimiento somático con los datos de longitud total y edad de pez al momento de la captura, en su forma más tradicional aplicando el modelo de crecimiento de von Bertalanffy (vB). Para esto se usó la misma base de datos empleada en el estudio de crecimiento a partir de los annuli.

El modelo de vB es el siguiente:

$$L_t = L_\infty * \left(1 - e^{-K(t - t_0)}\right)$$

donde: Lt es la longitud del pez a la edad t, L ∞ es la longitud máxima asintótica, K es el coeficiente de crecimiento velocidad con que se alcanza el L ∞ , t es la edad, t₀ es la edad hipotética cuando la longitud del pez es cero. Los parámetros de crecimiento de vB de cada zona fueron comparados con el método de máxima verosimilitud desarrollado por Kimura (1980). El método considera como supuesto, independencia y distribuye normal del error. El método fue aplicado usando el paquete "*fishmethods*" de R-project, desarrollado por Nelson (2019).







5.3 OBJETIVO ESPECÍFICO No 4. 3. Desarrollar un modelo conceptual respecto de las migraciones ontogénicas de los individuos y los posibles procesos de conectividad entre las unidades demográficas y su relación con las variables ambientales

Para abordar el desarrollo de un modelo conceptual respecto de las migraciones ontogénicas de los individuos de sardina común y los posibles procesos de conectividad entre las unidades demográficas y su relación con las variables ambientales, la metodología se basó en:

- El análisis de información biológica llevado a cabo por IFOP durante el periodo 2003, 2005-2020, entre las regiones de Valparaíso y Los Lagos, mediante muestreos realizados en tierra y a bordo de embarcaciones artesanales e industriales. La base de datos utilizada correspondió a la solicitada por Oceana Chile hacia SUBPESCA vía Ley de Transparencia el 4 de marzo de 2021, en el marco de la asesoría que está realizado el Sr. Gustavo Aedo (quien forma parte del equipo técnico del FIPA 2021-17) para el proyecto "Análisis de la pesquería mixta de sardina común y anchoveta en Chile centro-sur: impactos en el sector pequero a raíz del nuevo estándar establecido en el marco de la actual Ley General de Pesca y Acuicultura".
- El análisis de información bibliográfica contenida en informes técnicos elaborados por IFOP, correspondientes a la evaluación del stock desovante de anchoveta y sardina común entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos, evaluación hidroacústica de los stocks de anchoveta y sardina común entre las Regiones de Valparaíso y Los Lagos, y programa de seguimiento de las principales pesquerías pelágicas de la zona centro sur de Chile V-XI Regiones.
- iii. El análisis de publicaciones científicas sobre parámetros de historia de vida y estructura demográfica.

Cabe señalar que la Oferta Técnica especificaba el análisis de bases de datos generadas por los proyectos RECLAS, PELACES y MPDH, las cuales fueron gestionadas a través de la Subsecretaría de Pesca y Acuicultura, pero sin resultados exitosos. Por tanto, el soporte para el desarrollo del modelo conceptual fue principalmente bibliográfico.

Por otro lado, el análisis de la información (bases de datos y bibliográfica) consideró para este informe las recomendaciones expuestas por el evaluador del proyecto, en términos de que el análisis se realizó en función de las unidades demográficas identificadas por parte de los distintos enfoques metodológicos: micro-estructural, morfométrico, macro-estructural, isotópico y química elemental. Estos







enfoques presentaron evidencia a favor de la hipótesis de dos unidades demográficas, una de origen oceánico costero y otra en el sistema estuarino del Mar Interior de Chiloé.

Otra de las recomendaciones consideradas fue el análisis del Índice Gonadosomático (IGS) por grupos de tamaño. La oferta técnica proponía grupos de talla por debajo y sobre la talla de referencia, esto es, 11,5 cm LT. En la evaluación del Primer Informe de Avance fue sugerido distinguir entre desovantes primerizos (11 – 14 cm LT) y desovantes repetitivos (> 14 cm LT), en atención a lo reportado por Cubillos & Claramunt (2009). Acogiendo tal recomendación se definieron tres (3) grupos de talla para el análisis del IGS: i) < 11,5 cm LT; ii) 11,5 – 14,0 cm LT; iii) > 14,0 cm LT.

El IGS fue expresado como un porcentaje del peso corporal del pez y fue calculado según la expresión:

$$IGS = \frac{PG}{PT - PG} * 100$$

Donde: PG es el peso de la gónada y PT es el peso corporal del individuo, ambos expresados en gramos.

Para el análisis estadístico del IGS se realizó el ajuste de Modelos Lineales Generalizados (GLM en inglés), usando la librería glm2 de R (CRAN 2018), bajo la siguiente estructura:

Modelo 1: glm(log(IGS)~Mes, family = gaussian(link = identity), data = data frame)
Modelo 2: glm(log(IGS)~Origen, family = gaussian(link = identity), data = data frame)
Modelo 3: glm(log(IGS)~Mes + Origen, family = gaussian(link = identity), data = data frame)

Modelo 4: $glm(log(IGS) \sim Mes + Origen + Mes * Origen, family = gaussian(link = identity), data = data frame)$

Para evaluar la bondad del ajuste de los modelos se evaluó los valores de devianza y el Criterio de Información de Akaike (Akaike 1973)







5.4 OBJETIVO ESPECÍFICO No 4.4. Estimación de grado de mezcla entre las posibles unidades demográficas identificadas

5.4.1 Contextualización del objetivo

La existencia de unidades demográficas discretas requiere de niveles de aislamiento geográfico y reproductivo, no necesariamente completo, pero suficiente para mantener dinámicas poblacionales relativamente independientes y, eventualmente, asincrónicas (Luck *et al.* 2003). La segregación reproductiva suele estar acompañada de segregación entre áreas de crianza (primer año de vida), pero no necesariamente entre las áreas de alimentación utilizadas por sub-adultos y adultos de distintas unidades. En este último caso, la mezcla entre unidades demográficas es de caracter temporal y se encuentra asociada a niveles relativamente altos de filopatría (Secor 2015).

La utilización de enfoques multidisciplinarios para la identificación de unidades poblacionales o demográficas es una práctica frecuente en las últimas décadas (Begg *et al.* 1999, Begg & Waldman 1999, Abaunza 2008). Sin embargo, y a pesar de la intención declarada o implícita de combinar múltiples fuentes de información (el llamado "enfoque holístico"), son todavía poco frecuentes los casos donde esta información es efectivamente integrada a nivel de las pruebas de hipótesis y/o la estimación de parámetros relevantes para la evaluación del stock y/o la toma de decisiones. Es así como muchos estudios finalizan con un conjunto de estimaciones paralelas, discrepantes en métodos y resultados (Smith & Campana 2010), que pueden llegar a oscurecer más que a aclarar la toma de decisiones.

Esfuerzos más concretos en la dirección de un enfoque holístico han sido desarrollados a partir del desarrollo de modelos de distribuciones mezcladas (Everitt & Hand 1981), introducidos a las ciencias pesqueras por Fournier *et al.* (1984) y Millar (Millar 1987, 1990). Esta aproximación forma la base de la mayoría de los métodos de análisis integrado basados en modelos de mezcla usados en la actualidad (Pella & Masuda 2001; Niklitschek *et al.* 2010; Smith & Campana 2010). Es común a todos estos métodos considerar que las contribuciones de distintas poblaciones o stocks de origen (fuentes) a una determinada mezcla (zona de desove, captura o alimentación) son parámetros desconocidos y estimables, con valores entre 0 y 1 (stock único). Es importante mencionar que la estimación de estos parámetros es formal y explícita y no guarda relación, al menos directa, con las matrices de errores de clasificación que resultan de la aplicación de técnicas multivariadas como el análisis de conglomerados o el análisis discriminante.

De esta manera, la identificación de unidades demográficas requiere, en términos ideales, de la identificación de áreas segregadas de desove y/o crianza y de la evaluación de los niveles de filopatría







presentes en una población. Desde el punto de vista del ordenamiento pesquero y de la conservación biológica resulta de sumo interés estimar también la contribución de cada área de desove y crianza a la fracción vulnerable y/o desovante presente en cada área explotada, así como también el grado de interdependencia entre unidades demográficas. Con ello se espera poder avanzar hacia modelos de evaluación y manejo que den cuenta de la estructura, dinámica y distribución de las sub-poblaciones que componen una determinada pesquería (Kell et al. 2004).

En el presente capítulo, se utilizó la versión de modelos de mezcla de distribuciones finitas para fuentes desconocidas propuesta por Niklitschek & Darnaude (2016), la que permite estimar en un mismo procedimiento el número más verosímil de fuentes u orígenes, sus contribuciones a cada una de las mezclas analizadas y los parámetros que caracterizan las distribuciones de origen para cada una de las variablesrespuesta integradas en el análisis

5.4.2 Aspectos metodológicos

De manera previa a la estimación de las tasas de mezcla se procedió a evaluar la exactitud, precisión y consistencia de cada una de las tres fuentes de información disponible, utilizando estándares de calidad definidos ex-ante, orientados a seleccionar los conjuntos de datos más adecuados para lograr el objetivo planteado

El análisis integrado consideró tres conjuntos de datos procedentes de igual número de aproximaciones metodológicas: (i) índices micro-estructurales G21-50 (grosor medio anillos diarios 21-40) y R21-50 (radio medio anillos diarios 21-40), ii) composición elemental de los metales Li, Ba, Mg, Zn, Sr, Sn y Ba, y (iii) razones isotópicas δ^{13} C y δ^{18} O (Ver Objetivo 2 del presente proyecto). Lo anterior considerando juveniles y adultos de la cohorte 2018, los cuales coincidieron en dar mucho mayor soporte a la hipótesis de dos orígenes (zonas de crianza), uno para Calbuco ("estuarino") y otro para Corral-Talcahuano ("oceánico"), que a cualquiera de las hipótesis alternativas (origen único para todas las zonas de pesca, origenes independientes para cada zona de pesca). De esta manera, nos enfocamos en estimar las tasas de auto-reclutamiento y de contribución de estas dos áreas de crianza (estuarina y oceánica) a las mezclas de adultos presentes en cada zona de explotación pesquera: Calbuco, Corral y Talcahuano.

Considerando la evidencia generada en el presente estudio, se propone el siguiente modelo conceptual:

 Existencia de dos zonas de crianza con un área dominante ubicada en aguas oceánicas y un área secundaria ubicada en aguas estuarinas (Mar Interior de Chiloé)







Análisis del potencial discriminante

Para evaluar el potencial discriminante de cada método, bajo un enfoque de modelos de mezcla, se procedió primero a ajustar modelos de mezcla para cada cohorte y método, considerando solo datos correspondientes a individuos juveniles. A partir de estos modelos se realizaron dos evaluaciones complementarias.

- Errores de estimación: correspondientes al sesgo observado al aplicar el modelo de mezcla a los datos de los propios juveniles (de origen conocido) disponibles en cada zona, siendo el valor esperado igual a uno.
- Errores de auto-asignación: correspondiente a la proporción de peces juveniles, asignado probabilísticamente por el modelo a una zona distinta de su verdadera zona de origen. Esto siguiendo una aproximación de tipo cortapluma (una-a-la-vez) excluyendo cada muestra clasificada del modelo utilizado para tal propósito.

En general, se consideró inaceptables errores de estimación o auto-asignación superiores al 30%.

Análisis de consistencia entre elipses de predicción y distribución de juveniles y adultos

Para evaluar la consistencia entre la distribución de los datos observados en fuentes (peces juveniles) y mezclas (peces adultos), se estimó la distancia de Mahalanobis (Venables & Ripley 2002) entre los datos observados en cada uno de los adultos y los centroides de distribución normal multivariada estimado para cada grupo de juveniles. Con estos datos, se procedió a calcular el porcentaje de adultos exhibiendo distancias superiores a 2,5 respecto del centroide más cercano, dentro de cada zona, cohorte y conjunto de datos. En el caso univariado, esta distancia sería equivalente a la distancia euclidiana re-escalada en términos de la desviación estándar. El criterio de 2,5 corresponde al propuesto por Stauffer & Grimson (2000).







5.4.3 Análisis de Mezcla

El análisis integrado se llevó a cabo mediante modelos de mezcla de distribuciones finitas (Everitt & Hand 1981), ajustados a través del algoritmo EM (Expectation-Maximization) de Dempster (1977) siguiendo la modificación presentada por Niklitschek & Darnaude (2016). Este procedimiento apunta a maximizar la verosimilitud (probabilidad conjunta de las muestras obtenidas en cada zona de interés), en función de la participación proporcional de cada zona de origen dentro de cada zona de muestreo y de los parámetros (medias y matrices de varianza-covarianza) estimados para cada set de variables-respuesta, dentro de cada zona de origen. Lo anterior, siguiendo la forma general (Smith & Campana 2010):

$$l(\psi|\mathbf{X}) = \prod_{a=1}^{A} \prod_{m=1}^{M} \prod_{s=1}^{S} \hat{p}_{as} \cdot g_{ms}(x_{am}|\psi)$$

donde,

А	:	número de mezclas (áreas de desove o captura)
М	:	número de marcadores seleccionados
S	:	número de orígenes natales (áreas de crianza)
\hat{p}_{as}	:	proporción estimada de la contribución del origen s a la mezcla a
g_{ms}	:	función de densidad de probabilidad de cada tipo de marcador m en cada origen s
x_{am}	:	matriz de valores observados para el tipo de marcador m en la mezcla a
ψ	:	vector de parámetros (medias y covarianzas de cada marcador en cada zona)

En la presente implementación, se utilizó un modelo condicional donde los vectores de medias y matrices de covarianzas fueron estimados ex-ante a partir de los datos obtenidos de peces juveniles, dentro de cada zona, utilizando modelos mixtos multivariados de tipo bayesiano, implementados en el paquete R MCMCglmm (Hadfield 2010). De esta manera, los parámetros ajustados mediante los modelos de mezcla correspondieron a las proporciones estimadas en que cada origen natal contribuyó a cada zona de captura, con sus correspondientes errores estándar. Se comparó modelos de mezcla basados en uno, dos y tres orígenes, donde el modelo de dos orígenes fusionó las Zonas I y II en un origen común. Para realizar estas comparaciones se calculó los criterios de información de Akaike (1973) y bayesiano de Schwartz (1978).







5.4.4 Análisis de conglomerados espaciales

Para evaluar la variabilidad espacial de los datos disponibles, en función de las actuales unidades de manejo o de algunas otras entidades geográficas u oceanográficas de interés, se utilizó un enfoque de conglomerados espaciales, construidos aglomerativa y jerárquicamente a partir de cada conjunto de variables preseleccionadas en el paso anterior. Esto, condicionado a la contigüidad espacial de todos sus miembros, siguiendo el enfoque descrito por Legendre & Legendre (2012). Para este propósito, se utilizó distancias de Mahalanobis y el método de enlace flexible implementado en el paquete R "adespatial" (Dray *et al.* 2020). Siguiendo este procedimiento, se evaluó y comparó mediante el criterio de información de devianza la verosimilitud de modelos mixtos multivariados donde los datos disponibles fueron agrupados en un número variable, entre 1 y 4, de conglomerados espaciales por cada tipo metodología y grupo de edad (juveniles v/s adultos).

Es muy importante aclarar que este análisis permite identificar la estructura espacial de las marcas utilizadas para la identificación de unidades demográficas. Esta estructura, da cuenta de la variabilidad ambiental en el área de estudio y de su capacidad de producir diferencias detectables en la micro-estructura y composición elemental e isotópica de los otolitos de peces juveniles criados en determinadas sub-áreas. De esta manera, permite evaluar la potencial utilidad y grado de resolución espacial de dichas marcas para responder preguntas relacionadas con el origen de los adultos, pero no da información alguna acerca de este último punto, el cual debe ser inferido a partir del análisis de secciones nucleares de otolitos de peces adultos.







5.5 OBJETIVO ESPECÍFICO No 4. 5. Explorar mediante análisis multimetodológico, la hipótesis de una posible unidad demográfica de anchoveta en aguas interiores de la Región de Los Lagos

El desarrollo del presente OE siguió el mismo enfoque, procedimientos generales y metodologías específicas descritos para los OE 1 y 2. Para este propósito se tomó ventaja de los resultados del Proyecto FIPA 2015-22 (Niklitschek *et al.* 2018; Garcés *et al.* 2019), el cual analizó las tres unidades demográficas de anchoveta identificadas en aguas oceánicas costeras frente a Chile, incluyendo cuatro de los cinco tipos de marcadores naturales y fenotípicos antes identificados: i) composición elemental (metales), ii) composición isotópica (δ^{13} C y δ^{18} O), iii) índices micro-estructurales de crecimiento diario en etapas tempranas, y iv) índices morfométricos y morfológicos. A lo anterior, se suman resultados de razones isotópicos en regiones nucleares de 29 muestras de otolitos de peces (14 juveniles y 15 adultos) procedentes del mar interior de Chiloé esta misma zona, también analizados como parte del Proyecto FIPA 2015-22 (Tabla 11).

En el marco del presente proyecto, los datos ya disponibles para la unidad demográfica centro-sur fueron combinados y comparados con nuevas observaciones a obtener, para la misma cohorte 2015, en otolitos colectados en el mar interior de Chiloé, definiendo de este modo las siguientes dos zonas (Tabla 11):

•Valparaíso-Corral:

•Calbuco: Mar Interior de Chiloé entre Puerto Montt (41°30') e Islas Desertores (42°40')

En concreto, se direccionaron loa esfuerzos a evaluar el peso relativo de la evidencia proporcionada por los cinco marcadores antes identificados en favor de las siguientes dos hipótesis alternativas acerca de la estructura de unidades demográficas de anchoveta entre Valparaíso e Islas Desertores:

- H1. Existencia de una única unidad demográfica en toda el área de estudio.
- **H2.** Segregación en dos unidades demográficas: una en aguas oceánicas costeras y otra en el sistema estuarino norte del Mar Interior de Chiloé

De manera similar a lo indicado en el OE 2, el peso de la evidencia en favor de cada hipótesis (verosimilitud) fue ponderado por la entropía (número de parámetros) asociada a cada modelo, utilizando para ello el índice de información de Akaike (1973) corregido para pequeñas muestras (AICc) y los índices derivados Δ AICc y peso de AICc (Burnham & Anderson 2004). Este análisis fue realizado separadamente para cada marcador, como así también para el conjunto de ellos (Σ AICc), según se detalla a continuación:







- Para evaluar las hipótesis anteriores en función de la segregación entre áreas de crianza, se compararon valores de composición elemental e isotópica en regiones nucleares e índices micro-estructurales de crecimiento temprano en peces juveniles.
- Para evaluar las hipótesis anteriores en función de la segregación entre áreas de alimentación, se compararon valores de composición elemental e isotópica en regiones marginales e índices morfométricos en peces adultos.

		Enfoque metodolo	ógico				
Zona	Etapa de vida	Análisis micro- estructural	Análisis morfo- métrico	Análisis isotópico	Química elemental		
Talcahuano- Corral ¹	Juvenil	118	177	34	46		
	Adulto	39	93	80	97		
Calbuco	Juvenil	50	50	50+14 ¹	30		
	Adulto	50	50	50+15 ¹	50		

Tabla 11. Número de muestras de otolitos de anchoveta a analizar por zona de muestreo y etapa de vida.

Por cada una de las dos hipótesis, se ajustó un modelo de mezcla (Everitt & Hand 1981) siguiendo los procedimientos descritos por Niklitschek & Darnaude (2016), según se detalla en la sección correspondiente al OE 4. Se utilizó en ambos casos un mismo set de marcadores, el cual incluyó todos aquellos marcadores trazables, es decir presentes en regiones nucleares de otolitos de juveniles y de adultos, que cumplan los criterios de resolución, potencial discriminante y consistencia previamente especificados. Una vez ajustados los modelos de mezcla, se compararó la verosímilitud ponderada de ambas hipótesis utilizando el criterio de información bayesiano (BIC) de Schwarz (1978).

Para el cumplimiento del presente objetivo se siguieron las mismas aproximaciones metodológicas y analíticas descritas para el OE2 de la sardina común, con las particularidades procedimentales de preparación de otolitos, descritas para la anchoveta en el proyecto FIPA 2015-22. Para el análisis de la microestructura de los otolitos de anchoveta se dispuso de 51 y 34 secciones para juveniles y adultos, recolectados en la zona de Calbuco que resultaron de un proceso de preparación para disponer de secciones

¹ Resultados ya disponibles, obtenidos como resultados de la ejecución del Proyecto FIPA 2015-22 (Niklitschek et al. 2018 15–22)







con adecuada resolución de los micro-incrementos. La preparación de los otolitos de adultos de la anchoveta es compleja, lo que se tradujo en una reducción del número de secciones disponible. Para el caso del análisis morfométrico, se analizaron un total 174 otolitos de anchoveta correspondientes a la cohorte 2015, es decir, los ejemplares nacidos en el periodo invierno-primavera 2015-2016, distribuidos en las cuatro áreas de (Tabla 12).

Tabla 12. Número de otolitos analizados (N) y estadísticos de la longitud total de anchoveta de adultos por zona de
muestreo, correspondiente a la cohorte 2015-2016. Lt es la longitud total, d.e. es la desviación estándar de la longitud
total, min y max corresponden a Lt mínima y máxima de la muestra

Indicador	Arica	Cald-Coq.	Talcahuano	Calbuco
N	37	42	49	46
Media Lt		13,1		
(cm)	13,1		13,0	12,9
d.e.	0,7	0,7	0,7	0,8
min	11,8	11,9	11,8	12,0
max	14,2	14,2	14,2	14,5

La metodología empleada para la toma de imagen de los otolitos y el análisis del contorno de otolitos con el método elíptica de Fourier y transformada Wavelet, correspondió a la misma utilizada para sardina común, ya descritas en las secciones previas.







6. **RESULTADOS**

6.1 OBJETIVO ESPECÍFICO No 4. 2. Estimar el número más verosímil de unidades demográficas de sardina común en la zona comprendida entre las Regiones de Valparaíso a Los Lagos y sus límites espaciales a través de análisis multi-metodológico

6.1.1 Composición elemental

Análisis de líneas-base en juveniles

Las concentraciones elementales de las regiones nucleares de otolitos de peces juveniles de sardina común fueron altamente variables entre zonas. En general, las concentraciones relativas medias de todos los metales seleccionados fueron menores en la zona de Calbuco que en las zonas de Corral y Talcahuano, excepto para Mg. Mientras que las mayores diferencias de concentraciones relativas las presentó Ba con concentraciones similares en las zonas Corral y Talcahuano, pero con al menos dos órdenes de magnitud de diferencia con Calbuco (Figura 6, Tabla 13). Para los metales Li, B, Mn, Sr y Ba, los datos dieron mayor soporte relativo a la hipótesis de medias distintas entre Calbuco y Corral-Talcahuano donde el modelo que tuvo mayor peso fue el de dos orígenes uno estuarino y otro oceánico (p>0,996, Tabla 14). El análisis de componentes principales separó también en dos grupos a los otolitos de peces juveniles indicando dos orígenes probables, uno estuarino y otro oceánico (Figura 7).

Tabla 13. Medias ajustadas de las concentraciones de Li, B, Mg, Mn, Zn, Sr, Sn y Ba relativas a ⁴³Ca en secciones nucleares de otolitos de juveniles de sardina común *Strangomera bentincki* según zona. EE=error estándar. Todos los cocientes corresponden a μmoles·mol Ca⁻¹, excepto para Mg y Sr, los que corresponden a mmoles·mol Ca⁻¹. Valores destacados en negritas indican evidencia (soporte relativo >0.67) de medias distintas entre zonas.

Variable	Calbuco		Corral		Talcahuano	
	Media	EE	Media	EE	Media	EE
Li	4,43	0,594	9,21	1,134	7,92	1,058
В	30,61	3,899	43,28	4,174	45,46	4,500
Mg	0,77	4,666	0,14	0,045	0,18	0,093
Mn	1,64	0,349	3,13	0,550	2,98	0,540
Zn	8,01	0,482	10,84	0,684	12,70	0,888
Sr	1,34	0,049	1,71	0,065	1,65	0,066
Sn	0,08	0,008	0,09	0,008	0,10	0,008
Ва	0,68	0,158	20,18	2,880	19,01	2,805







Tabla 14. Análisis comparativo de distintos modelos multivariados utilizados para explicar la variabilidad observada en las medias de las concentraciones relativas de Li, B, Mg, Mn, Zn, Sr, Sn y Ba en secciones nucleares de otolitos de juveniles de sardina común *Strangomera bentincki*. K=número de parámetros estimados, LogV=logaritmo natural de la verosimilitud, DIC=Criterio de Información de la devianza, ΔDIC=diferencia en DIC respecto del modelo más informativo, wDIC=soporte relativo dado por los datos al modelo.

Modelo	К	LogV	DIC	ΔDIC	wDIC
Dos zonas (Estuarina / Oceánica)	357	-623,9	1352,3	0,0	0,9996
Tres zonas (Calbuco / Corral / Talcahuano)	413	-625,3	1368,2	15,9	0,0003
Das zonas (Calbuco / Corral- Talcahuano)	357	-636,7	1376,9	24,6	0,0000
Nulo	301	-640,6	1381,3	29,0	0,0000









Figura 6. Concentraciones de Li, B, Mg, Mn, Zn, Sr, Sn y Ba relativas a ⁴³Ca, en secciones nucleares de otolitos de juveniles de sardina común *Strangomera bentincki* por zona de captura. Todos los cocientes corresponden a µmoles·mol Ca-1, excepto para Mg y Sr, que corresponden a mmoles·mol Ca⁻¹. Letras indican \geq 67% de soporte relativo (peso del AIC) a alguna de las dos hipótesis alternativas de i) medias iguales (letras iguales) o ii) medias diferentes (letras distintas) entre zonas evaluadas








Componente principal 1 (87.1%)

Figura 7. Diagrama de los primeros dos componentes principales obtenidos a partir de las concentraciones relativas de Li, B, Mg, Mn, Zn, Sr, Sn y Ba, en secciones nucleares de otolitos de juveniles de sardina común *Strangomera bentincki*, procedentes de las tres zonas de estudio

Comparación de la composición elemental de otolitos entre regiones nucleares y marginales de adultos

La composición relativa de algunos elementos no mostró grandes diferencias entre las regiones nucleares (etapa juvenil) y regiones marginales (etapa adulta) de otolitos de peces adultos de sardina común. En general el patrón observado fue una mayor concentración relativa en la etapa juvenil disminuyendo ésta en la etapa adulta en todas las zonas analizadas. Sin embargo, las concentraciones relativas de Mg, Mn y Sr fueron notoriamente mayores en las secciones nucleares que en las marginales, en todas las zonas (Figura 8).











Figura 8. Concentraciones de Li, B, Mg, Mn, Zn, Sr, Sn y Ba relativas al ⁴³Ca observadas en regiones nucleares y marginales de otolitos de adultos de sardina común *Strangomera bentincki* en cada zona de captura. Todos los cocientes corresponden a µmoles·mol Ca⁻¹, excepto en el caso de Mg y Sr, donde que corresponden a mmoles·mol Ca⁻¹







6.1.2 Composición isotópica

(i) Comparación de regiones nucleares de otolitos de peces juveniles entre zonas

El análisis univariado tanto de las concentraciones isotópicas de δ^{13} C como las de δ^{18} O mostraron resultados parecidos, donde las zonas de Corral y Talcahuano fueron muy similares entre sí y ambas se diferencian de la zona de Calbuco (Figura 9). En el caso del δ^{13} C mostró valores medios inferiores en 0,9-1,0‰ en la zona de Calbuco que en la Zona de Corral-Talcahuano. Los valores de δ^{18} O, por su parte, mostraron un patrón similar, también con valores inferiores en cerca de un 1,30‰ en la zona de Calbuco que en la zona Corral-Talcahuano. Cabe destacar la alta dispersión de datos de las muestras provenientes de la zona de Calbuco (Figura 9, Tabla 15).



Figura 9. Valores isotópicos de δ^{13} C (panel derecho) y de δ^{18} O (panel izquierdo) en regiones nucleares de otolitos de juveniles de sardina común *Strangomera bentincki* provenientes de Calbuco, Corral y Talcahuano







Tabla 15. Medias ajustadas de las relaciones isotópicas δ^{13} C y δ^{18} O observadas en secciones nucleares y borde de otolitos de adultos de sardina común *Strangomera bentincki* en las zonas de Calbuco, Corral y Talcahuano. EE=error estándar

Zona	n	Media δ^{13} C	$EE \delta^{13}C$	Media δ^{18} O	EE δ ¹⁸ 0
Calbuco	34	-4,18	0,210	-0,37	0,192
Corral	37	-3,18	0,174	0,92	0,156
Talcahuan o	31	-3,24	0,179	0,94	0,162

Las diferencias univariadas antes indicadas se reflejaron también en diferencias bi-variadas donde el mejor modelo fue el que separó a los juveniles de la zona de Calbuco en dos grupos de distinto origen uno en de origen "estuarino" y otro de origen "oceánico" (Figura 10). Dentro de las hipótesis evaluadas, la hipótesis de dos orígenes, uno estuarino y otro oceánico recibió mucho mayor soporte (DIC= 137,0 y wDIC=0,94) que las restantes hipótesis (Tabla 16).

Tabla 16. Comparación de modelos multivariados seleccionados para explicar la variabilidad observada en las relaciones isotópicas δ^{13} C y δ^{18} O observadas en regiones nucleares de juveniles de otolitos de sardina común provenientes de Calbuco, Corral y Talcahuano. K=número de parámetros estimados, LogV=logaritmo natural de la verosimilitud, DIC=Criterio de Información de la devianza, Δ DIC=diferencia en DIC respecto del modelo más informativo, wDIC=soporte relativo dado por los datos al modelo

Variables fijas	К	LogV	DIC	ΔDIC	wDIC
Dos zonas (Estuarina / Oceánica)	73	-50,2	137,0	0,0	0,940
Das zonas (Calbuco / Corral-Talcahuano)	73	-51,4	142,7	5,7	0,054
Tres zonas (Calbuco / Corral / Talcahuano)	79	-51,5	147,0	10,0	0,006
Nulo	65	-51,4	157,0	20,0	0,000









Figura 10. Diagrama bivariado de los valores δ^{13} C y δ^{18} O observados en regiones nucleares de otolitos de juveniles de sardina común *Strangomera bentincki* provenientes de las zonas de Calbuco, Corral y Talcahuano

(ii) Comparación de la composición isotópica de otolitos entre regiones nucleares y marginales de adultos

En general, las señales isotópicas de δ^{13} C y δ^{18} O en regiones nucleares (etapa juvenil) y marginales (etapa adulta) de otolitos de peces adultos tendieron a tener patrones similares para ambos isótopos. Tanto para δ^{13} C como para δ^{18} O se observó mayores valores en la etapa adulta que en la juvenil en todas las zonas. Las señales de δ^{13} C tendieron a presentar mayores diferencias entre la región nuclear y la región marginal (0,70-0,99‰) que las señales de δ^{18} O (0,25-0,42‰). Las mayores diferencias en δ^{13} C se observó en los individuos







procedentes de Calbuco y las menores diferencias en los procedentes de la zona de Corral. Las mayores diferencias en δ^{18} O se observó en los individuos procedentes de Calbuco y las menores diferencias en los procedentes de la zona de Talcahuano (Figura 11, Tabla 17).



Figura 11. Valores isotópicos de δ^{13} C (panel derecho) y de δ^{18} O (panel izquierdo) en regiones nucleares (etapa juvenil) y marginales (etapa adulta) de otolitos de peces adultos de sardina común Strangomera bentincki provenientes de Calbuco, Corral y Talcahuano.







Tabla 17. Medias ajustadas de las relaciones isotópicas δ^{13} C y δ^{18} O observadas en secciones nucleares y borde de otolitos de adultos de sardina común *Strangomera bentincki* provenientes de las zonas de Calbuco, Corral y Talcahuano. EE=error estándar

Zona	Sección	n	Media δ^{13} C	$EE \delta^{13} C$	Media δ^{18} O	$EE \delta^{18} O$
Calbuco	Core	30	-2,16	0,099	1,04	0,105
	Borde	29	-3,15	0,097	0,62	0,102
Corral	Core	22	-2,31	0,114	1,18	0,118
	Borde	34	-3,01	0,093	0,87	0,102
Talcahuano	Core	26	-2,22	0,098	1,41	0,098
	Borde	34	-3,07	0,089	1,16	0,091







6.1.3 Análisis de índices micro-estructurales

Micro-estructura de otolitos sagitales de juveniles < 8,5 cm

Los otolitos sagitales de ejemplares entre 6 y 8,5 cm de LT de sardina común se observaron opacos a luz inducida y de apariencia café marrón bajo luz trasmitida (Figura 12a). A nivel micro-estructural se pudo evidenciar la presencia tres zonas micro-estructurales bien definidas (Figura 12b). La primera zona se extendió a partir de una primera marca concéntrica, formada a aproximadamente 6-7 de radio, que circundó una zona difusa, formada alrededor de un único primordio central oscuro de entre 6-7 μ m de diámetro (Figura 12c). En algunos ejemplares los primeros micro-incrementos en la zona nuclear fueron menos resolubles, siendo visibles solo a magnificaciones de 100X (inmersión). En otros casos los micro-incrementos fueron bien definidos y se pudieron observar a magnificaciones de 40X. En general el patrón de micro-incrementos en la Zona I, fue homogéneo con grosores que fluctuaron entre 0,6 y 6 μ m (2,48±0,95) para los primeros 40-60 días, mostrando una tendencia a incrementar en grosor y con escasa ocurrencia de perturbaciones y discontinuidades.



Figura 12. Fotografías bajo luz trasmitida de otolitos en posición sagital, ilustrando las zonas micro-estructurales de un juvenil de sardina común *Strangomera bentincki*, recolectado en la zona de Calbuco (LT= 8 cm). (a) Otolito completo observado por la cara externa a 4X. (b) Secuencia de micro-incrementos hacia la región anterior a 40X de magnificación (rostro). (c) Zona nuclear aumentada a 100X de magnificación. Pr: Primordio; Do: dorsal; Ve: ventral; Po: posterior; an: anterior. Las marcas rojas sobre la línea blanca ilustran la ocurrencia de macro-bandas

La zona II correspondió a un área de transición, que en general se extendió entre el segundo y cuarto mes de vida, donde se observó mayor variabilidad en la micro-estructura. Los micro-incrementos en esta zona fueron menos definidos y se vieron interrumpidos por presencia de macro-bandas de crecimiento, que en







ocasiones estuvieron compuestas por hasta cuatro anillos de menor grosor, visibles cuando se alcanzó un pulido en la zona medial (Figura 13b). La presencia de macro-bandas fue mucho más evidente hacia la región posterior del otolito (Cauda), que, hacia la región anterior, donde fue posible observar una secuencia de micro-incrementos resolubles de menor grosor, de entre 0,6 y 6 µm (2,48±0,95) hacia el rostro (Figura 13b). La zona inmediatamente posterior (Zona III), se localizó cercana a los bordes de los otolitos, y se caracterizó por la presencia de micro-incrementos primarios menos resolubles, debido a la ocurrencia de micro-bandas y estructuras bipartitas, que dificultaron la identificación de la secuencia de micro-incrementos, particularmente en la región caudal. En general no se apreció una distinción clara entre la zona II & III, que en muchos casos aparecieron contiguas.



Figura 13. Fotografías bajo luz trasmitida de otolitos en posición sagital, ilustrando las zonas micro-estructurales de un juvenil *de* sardina común *Strangomera bentincki*, recolectado en la zona de Talcahuano (LT= 7,5 cm). (a) Otolito completo observado por la cara externa a 4X. (b) Secuencia de micro-incrementos hacia la región anterior a 40X de magnificación (rostro). (c) Zona nuclear aumentada a 100X de magnificación. Pr: Primordio; Do: dorsal; Ve: ventral; Po: posterior; an: anterior. Las marcas rojas sobre la línea blanca ilustran la ocurrencia de macro-bandas







Micro-estructura de otolitos sagitales de juveniles entre 9 y 10 cm

La micro-estructura de juveniles de mayor talla de hasta 10 de LT, mostró un patrón similar a los juveniles más pequeños, donde nuevamente la Zona I fue la que presentó micro-incrementos más resolubles tanto hacia los ejes anteriores como posteriores (Figura 14abc). Un aspecto distintivo fue que en la mayoría de los ejemplares en este estrato se observa el inicio de un depósito hialino (Zona IV) hacia los bordes de los otolitos, donde los micro-incrementos evidenciaron una reducción tanto en resolución como en grosor (Figura 14c).



Figura 14. Fotografías bajo luz trasmitida de otolitos en posición sagital, ilustrando las zonas micro-estructurales de un juvenil *de* sardina común *Strangomera bentincki*, recolectado en la zona de Talcahuano (LT= 10 cm). (a) Otolito completo observado por la cara externa. (b) Secuencia de micro-incrementos hacia la región dorso-posterior; (c) Secuencia de micro-incrementos hacia la región anterior (rostro)







Micro-estructura de otolitos sagitales de adultos

Los otolitos sagitales de ejemplares adultos evidenciaron un rostro claramente pronunciado y una zona posterior ovalada, que tendió a pronunciarse hacia la región ventral, a media que incrementaron en edad (Figura 15a). Un doble pulido sagital permitió revelar la micro-estructura de ejemplares hasta 16 cm de LT, donde se pudo evidenciar la presencia de micro-incrementos bien definidos y secuenciales en la Zona I, principalmente hacia la región posterior. Esta característica se observó incluso en ejemplares con dos zonas hialinas (2 años) bien definidas (Figura 15bc). Por el contrario, los micro-incrementos en las Zonas I y II, las cuales forman una única zona mayoritariamente opaca, aparecen irresolubles, debido a la presencia masiva de macro-bandas de grosor variable de ente 10 y 35 µm. Un patrón similar de macro bandas fue evidente hacia la segunda zona opaca (Figura 15d).



Figura 15. Fotografías bajo luz trasmitida de otolitos en posición sagital, ilustrando las zonas micro-estructurales de un ejemplar adulto de 15,5 cm LT de sardina común *Strangomera bentincki*, recolectado en la zona de Talcahuano. (a) Otolito completo observado por la cara externa (20X). (b) Secuencia de micro-incrementos hacia la región dorso-posterior (20X). (c) Áreas de la zona I, alrededor de la primera zona hialina (d), aumentadas a 40X







Radio y grosor de los micro-incrementos primarios a cada edad

En el presente estudio se reportan los hallazgos derivados del análisis micro-estructural para 185 otolitos de juveniles, entre 6,5 y 10 cm de LT, provenientes de Talcahuano, Corral y Calbuco (Tabla 18, Figura 16). Para efectos de evaluar la capacidad discriminatoria del grosor y radio de los micro-incrementos para distinguir el origen de los ejemplares recolectados en las tres zonas geográficas, se utilizaron los primero 45 días de vida, periodo donde los micro-incrementos fueron resolubles en la zona A, correspondiendo a la zona larval. La determinación de edad solo se llevó a cabo en una sub-muestra de 40 de juveniles datados, los cuales tuvieron edades que fluctuaron entre 115 y 236 días (166±42; CV=25%), para ejemplares de entre 6,5 y 10 cm LT (8,32±1,71; CV=14%). Las fechas de nacimiento de estos ejemplares fluctuaron entre el 6 de octubre de 2017 y el 15 de enero del 2018.

Tabla 18. Estadísticas generales de la Longitud Total (LT) de juveniles procesados para análisis micro-estructural, por cada zona geográfica. CV: coeficiente de variación

Zona	Media ±	E DE	Rango	Ν	CV
Talcahuano	8,20 ±	: 1,54	6,5 - 10	53	18,77
Corral	7,52 ±	3,29	7 - 10	67	43,72
Calbuco	9,31 ±	: 0,65	7,5 - 10	65	7,02
Total	8,34 ±	2,30	6,5 - 10	185	27,53



Figura 16. Distribuciones y tendencia centrales de la longitud (cm) por zona geográfica, de ejemplares juveniles de sardina común de la cohorte 2018, procesados para análisis de la micro-estructura de otolitos.







Los grosores de los micro-incrementos fluctuaron entre 0,5 y 7 μ m (media global= 5,13±1,65) para los primeros 45 días, mostrando un patrón incremental en las tendencias medias a medida que la edad trascurrió. Este patrón ocurrió principalmente a partir de la segunda semana de vida, independiente de la zona geográfica y posteriormente los perfiles medios tendieron a diferenciarse a edades mayores (Figura 17). La misma tendencia fue observada en el radio medido a cada edad, el cual fluctuó entre 6,12 μ m (media global= 5,13±1,65 correspondiente a la marca de eclosión), hasta los 173,34 μ m (media global= 5,13±1,65) al día 45 de vida. Los patrones incrementales de los perfiles medios de grosor y radios diarios, se mantuvieron también a nivel individual. Para el grosor la tendencia mayoritaria fue exponencial, aunque en algunos casos ambos modelos (lineal vs exponencial) recogieron de buena forma su tendencia (Figura 17). La relación radio edad a nivel individual para los primeros 45 días de vida siguió una tendencia exponencial altamente significativa (p<0.001).



Figura 17. Ilustración de los cambios en las tendencias del grosor y radio promedio, en función de las zonas de muestreo de la sardina común. La línea de tendencia y las áreas a su alrededor, corresponden a un suavizamiento tipo "spline" y los intervalos al 95% de confianza del ajuste







Figura 18. Perfiles de grosores en otolitos sagitales para dos juveniles de sardina común de 6 y 7 cm de LT, modelados por ajustes lineales (a & b) y exponenciales (b & e). Los paneles c y f muestran los perfiles de radio para los mismos ejemplares.

Comparación entre el grosor y radios entre sobrevivientes y larvas de la población original

Las diferencias aparentes en las tendencias medias en los grosores y radios fueron evaluadas a través de MLEM con pendiente aleatoria e intercepto aleatorio, debido a que este enfoque modela potenciales cambios iniciales que puedan ser importantes, asumiendo una mayor homogeneidad de las variables de grosor y radio entre individuos a medida que transcurre la edad. Previo a la aplicación de los MLEM, toda la base de datos de grosor y radio fue transformada a logaritmo natural, para remover cualquier indicio de no linealidad. En el caso del grosor la transformación se aplicó sobre el registro puro, más una constante de (0,5), para evitar la ocurrencia de un error cuando el grosor tuvo un registro de 1. Posteriormente se ajustaron los MLEM, para evaluar si existieron diferencias en grosor y radio entre zonas geográficas entre el día 21 y 45, que fue el intervalo donde comienzan a diferenciarse los perfiles. Los MLEM demostraron que para el rango de edad analizado, los ejemplares recolectados en Talcahuano y Calbuco,n tuvieron tasas de crecimiento del otolito y dimensiones del radio a nivel diario significativamente distintas de aquellos de Calbuco (Tabla 19).







Tabla 19. Resumen de las fuentes de variación y significancia de los Modelos Lineales de efectos Mixtos con intercepto y pendiente aleatorios, ajustados a los grosores (a) y radios (b), medidos entre los días 21 y 45, en ejemplares juveniles de sardina común, recolectados durante el año 2018 en tres zonas geográficas (Talcahuano, Corral & Calbuco). Var= Variable; FV=Fuente de variación; SC=Suma de cuadrados; GLn= Grados de libertada del numerador; GLd=Grados de libertad de denominador; *** P<0,001

	Efecto Aleatorio	Parámetro	LogLike	AIC	LRT	$P > X^2$	Sig
	ID Sujeto	Pendiente (Edad)	671.5	-1331.0	486.5	< 2.2E-16	***
	Grupos	Item	Varianza	DE	Ν		
	ID	Intercepto	2.340	1.530	4625		
		Pendiente (Edad)	0.183	0.428			
SR	Residuos		0.047	0.216			
ÖS	Efectos fijos	Coeficiente	SE	GLd	Valor-t	Pr(>/t/)	Sig
GR	Intercepto	-2.536	0.125	191	-20.35	< 2E-16	***
(a)	Corral	0.208	0.033	183	6.38	1.41E-09	***
	Talcahuano	0.202	0.035	183	5.81	2.74E-08	***
	Edad	1.007	0.035	183	29.07	< 2E-16	***
	ANOVA	SC	СМ	DFs	F	Pr(>/t/)	Sig
	Zona	2.374	1.187	183	25.36	1.90E-10	***
	Ln (Edad)	39.544	39.544	183	844.91	< 2.2E-16	***
	Efecto Aleatorio	Parámetro	LogLike	AIC	LRT	$P > X^2$	Sig
	ID Sujeto	Pendiente (Edad)	6515.3	-13018.0	3053.3	< 2.2E-16	***
	Grupos	Item	Varianza	DE	Ν		
	ID	Intercepto	0.365	0.605	4625		
		Pendiente (Edad)	0.030	0.174			
0	Residuos		0.001	0.035			
₽D	Efectos fijos	Coeficiente	SE	GLd	Valor-t	Pr(>/t/)	Sig
) R	Intercepto	-1.146	0.048	215	-24.087	< 2E-16	***
e)	Corral	0.132	0.025	183	5.285	3.55E-07	***
	Talcahuano	0.148	0.027	183	5.582	8.49E-08	***
	Edad	1.513	0.013	183	115.663	< 2E-16	***
	ANOVA	SC	СМ	DFs	F	Pr(>/t/)	Sig
	Zona	0.050	0.025	183	20.080	1.31E-08	***
1	In (Edad)	16 605	16.605	183	13377.910	< 2.2E-16	***







Capacidad discriminatoria del grosor y radio

Para evaluar la capacidad discriminatoria del grosor y radio se utilizó un Análisis Discriminante Lineal (ADL), acompañado de un análisis multivariado, usando la misma base de datos hasta los primeros 45 días de vida balanceada y transformada, que se utilizó en los MLEM. En general los radios por naturaleza incremental secuencial estuvieron altamente correlacionados, a diferencias de los grosores promedios por tramos que evidenciaron valores menores, pero significativas (p<0.001; resultados no mostrados por brevedad). Se probaron varias combinaciones de ADL, donde los modelos combinados con dos variables transformadas fueron los que mostraron la mayor capacidad para discriminar de forma significativa los juveniles entre zonas geográficas. Los grosores y radios medios transformados entre los días 21-45 discriminaron de forma significativa (p<0.001) a los ejemplares recolectados, principalmente en Calbuco del resto de las zonas, pero con niveles importantes de superposición (Tabla 20; Figura 19). Un resultado similar se evidenció cuando se utilizaron los grosores y radios medios, entre los días 21-45; y 21-30, respectivamente. Cuando los registros de Talcahuano se combinaron con Corral, el nivel de discriminación entre zonas oceánicas y estuarinas se elevó hasta el aproximadamente el 70% (Tabla 21).

Tabla 20. Resúmenes derivados de los ADL, con matrices de clasificación originales y con validación cruzada, para evaluar la capacidad del grosor y radio de otolitos sagitales, para discriminar juveniles de común, recolectados en Talcahuano (Tal), Corral (Cor) y Calbuco (Cal), durante el otoño de 2018. Los porcentajes de clasificación fueron corregidos utilizando una aproximación Jacknife. F_a: Estadístico F aproximado; WL: Wilk's Lamda

				Origi	nal			Valie	dada				
	Modelo	Zona	Cal	Corr	Tal	%	Cal	Corr	Tal	%	Fa	WL	Р
(a)	$Z = \alpha + \beta 1 \times LnG_2$	Cal	46	6	13	71	46	6	13	71	13.23	0,761(2,18	32<0,001
	1 2 2 4 L - D	Cor	13	32	22	48	13	31	23	46			
	$_{1-45}+p_2 \times Ln R_{21}$	Tal	16	18	19	36	16	19	18	34			
	45	Total	75	56	54	52	75	56	54	51			
(b)	$Z = \alpha + \beta 1 \times LnG_4$	Cal	42	9	14	65	42	9	14	65	10.09	0,809(2,18	32<0,001
	1 0 0 VI - D	Cor	19	17	31	25	19	17	31	25			
	$_{1-45}+p_2 \times Ln R_{21}$	Tal	14	12	27	51	14	14	25	47			
	30	Total	75	38	72	46	75	40	70	45			







Tabla 21. Resúmenes derivados de los ADL, con matrices de clasificación originales y con validación cruzada, para evaluar la capacidad del grosor y radio de otolitos sagitales, para discriminar juveniles de común, recolectados entre zonas oceánicas (Talcahuano y Corral) vs zona estuarina (Calbuco), durante el otoño de 2018. Los porcentajes de clasificación fueron corregidos utilizando una aproximación Jacknife. Fa: Estadístico F aproximado; WL: Wilk's Lamda

			Original			Valid	lada					
	Modelo	Zona	Cal	Corr	%	Ca	Co	rr %	6	$\mathbf{F}_{\mathbf{a}}$	WL	Р
(a)	$Z = \alpha + \beta 1 \times LnG_2$	Calbuco	47	18	72	46	19) 7	1	27.17	0,730(2,1	82<0,001
		Corral-Talca	31	89	74	31	89) 7	4			
	$_{1-45}+p_2 \times LnR_{21}$	Total	78	107	74	77	10	8 7	3			
(b)	$Z = \alpha + \beta 1 \times LnG_4$	Calbuco	42	23	65	42	23	6 6	5	21.03	0,812(2,1	82<0,001
	↓ β2×I mP	Corral-Talca	35	85	71	35	85	5 7	1			
	$_{1-45}+p_2 \times LnK_{21}$	Total	77	108	69	77	10	8 6	9			



Figura 19. Valores canónicos derivados del ADL (a) de la Tabla 20a, donde los registros de radio y grosor de los microincrementos de otolitos a nivel diario fueron usados como variables independientes.







Análisis de la micro-estructura de los otolitos de adultos

Para el registro de grosores y radios se dispuso de 139 otolitos preparados a nivel micro-estructural de ejemplares adultos que fluctuaron entre 12 y 16 cm de longitud total LT en las tres zonas estudiadas (Tabla 22). Los perfiles de grosores y radios promedios evidenciaron un patrón incremental similar a la observada en juveniles para los primeros 45 días de vida, aunque las diferencias entre zonas fueron mucho más aparentes (Figura 20). Los MLEM con pendientes e interceptos aleatorios evidenciaron que el factor zona fue altamente significativo, tanto para el grosor como para el radio, y que los ejemplares colectados en Corral y Talcahuano, tuvieron tasas de crecimiento del otolito y dimensiones del radio a nivel diario significativamente distintos de aquellos de Calbuco, para el intervalo de días comparado (Tabla 23). Los efectos fijos y aleatorios en combinación explicaron un 69 y 71% de la variabilidad, en el grosor y radio, respectivamente.

Tabla 22. Estadísticas generales de la longitud total (cm) de ejemplares de sardina común procesados para análisis micro-estructural, por cada zona estudiada. DE=desviación estándar

Zona	Media	±	DE	Rango			Ν	CV
Talcahuano	13,65	±	1,19	12	-	16	47	8,71
Corral	13,27	±	1,08	12	-	16	51	8,12
Calbuco	13,66	±	1,08	12	-	16	41	7,91
Total	13,51	±	1,12	12	-	16	139	8,32



Figura 20. Perfiles promedios de radios (a) y grosores (b) por zona geográfica, para ejemplares sub-adultos y adultos > 11 cm de sardina común, por zona geográfica y cohorte anual de nacimiento.













Tabla 23. Resumen de las fuentes de variación y significancia de los Modelos Lineales de efectos Mixtos con intercepto y pendiente aleatorios, ajustados a los grosores (a) y radios (b), medidos entre los días 21 y 45, en ejemplares adultos de sardina común, recolectados en tres zonas geográficas (Talcahuano, Corral & Calbuco). Var= Variable; FV=Fuente de variación; SC=Suma de cuadrados; GLn= Grados de libertada del numerador; GLd=Grados de libertad de denominador; *** P<0,001

	Efecto Aleatorio	Parámetro	LogLike	AIC	LRT	$P > X^2$	Sig
	ID Sujeto	Pendiente (Edad)	2140.5	-4271.0	8749.6	< 2.2E-16	***
	Grupos	Item	Varianza	DE	Ν		
	ID	Intercepto	2.778	1.667	3475		
		Pendiente (Edad)	0.198	0.445			
5	Residuos		0.052	0.228			
los	Efectos fijos	Coeficiente	SE	GLd	Valor-t	Pr(> t)	Sig
Ō	Intercepto	-1.376	0.159	145	-8.67	7.72E-15	***
(a)	Corral	0.142	0.054	135	2.64	9.28E-03	***
	Talcahuano	0.399	0.058	135	6.91	1.72E-10	***
	Edad	0.659	0.042	135	15.68	< 2E-16	***
	ANOVA	SC	СМ	DFs	F	Pr(> t)	Sig
	Zona	2.524	1.262	135	24.314	9.60E-10	***
	Ln (Edad)	12.770	12.770	135	245.997	< 2.2E-16	***
	Efecto Aleatorio	Parámetro	LogLike	AIC	LRT	$P > X^2$	Sig
	ID Sujeto	Pendiente (Edad)	4343.1	-8674.1	1214.8	< 2.2E-16	***
	Grupos	Item	Varianza	DE	Ν		
	ID	Intercepto	0.330	0.575	3475		
		Pendiente (Edad)	0.028	0.166			
	Residuos		0.002	0.049			
adi	Efectos fijos	Coeficiente	SE	GLd	Valor-t	Pr(>/t/)	Sig
a) R	Intercepto	-0.233	0.058	190	-4.04	7.64E-05	***
	Corral	0.208	0.045	135	4.63	8.42E-06	***
	Talcahuano	0.445	0.048	135	9.28	3.79E-16	***
	Edad	1.264	0.015	135	85.65	< 2E-16	***
	ANOVA	SC	СМ	DFs	F	Pr(>/t/)	Sig
	Zona	0.206	0.103	135	43.03	3.49E-15	***
	Ln (Edad)	17.511	17.511	135	7335.19	< 2.2E-16	***

Para evaluar la capacidad discriminatoria del grosor y radio en ejemplares adultos se utilizó un ALD con los mismos dos enfoques usados en juveniles (Tablas 19 & 20). Este análisis demostró la existencia de diferencias significativas (p<0,001) entre zonas para los dos setes de combinaciones de variables discriminantes, con niveles de clasificaciones correctas más diferenciadas para las zonas de Calbuco y Talcahuano que rondaron el 70%, mientras que corral evidenció mayores niveles de sobreposición entre las zonas extremas (Tabla 24; Figura 21). Cuando las bases de datos provenientes de Talcahuano y Corral fueron combinadas en una única categoría, el nivel de discriminación entre zonas oceánicas y estuarinas se elevó hasta el aproximadamente el 75%, tanto en la clasificación original como con la validación cruzada (Tabla 25).







Tabla 24. Resúmenes derivados de los ADL, con matrices de clasificación originales y con validación cruzada, para evaluar la capacidad del grosor y radio de otolitos sagitales, para discriminar juveniles de común, recolectados en Talcahuano (Tal), Corral (Cor) y Calbuco (Cal), durante el otoño de 2018. Los porcentajes de clasificación fueron corregidos utilizando una aproximación Jacknife. F_a: Estadístico F aproximado; WL: Wilk's Lamda

			Original					Vali	dada				
	Modelo	Zona	Cal	Corr	Tal	%	Cal	Corr	Tal	%	Fa	WL	Р
(a)	$Z=\alpha+\beta 1\times LnG_2$	Cal	33	7	7	70	33	7	7	70	18.59	0,62(2,136)	< 0,001
		Cor	13	23	15	45	13	22	16	43			
	$_{1-45}+p_2 \wedge Lii K_{21}$	Tal	5	5	31	76	5	5	31	76			
	45	Total	51	35	53	63	51	34	54	62			
(b)	$Z=\alpha+\beta 1\times LnG_4$	Cal	32	9	6	68	31	10	6	66	19.65	061(2,136)	<0,001
		Cor	14	23	14	45	14	23	14	45			
	$_{1-45}$ + p2 × Link ₂₁₋	Tal	5	5	31	76	5	5	31	76			
	30	Total	51	37	51	62	50	38	51	61			

Tabla 25. Resúmenes derivados de los ADL, con matrices de clasificación originales y con validación cruzada, para evaluar la capacidad del grosor y radio de otolitos sagitales, para discriminar adultos de común, recolectados entre zonas oceánicas (Talcahuano y Corral) vs zona estuarina (Calbuco), durante el otoño de 2018. Los porcentajes de clasificación fueron corregidos utilizando una aproximación Jacknife. Fa: Estadístico F aproximado; WL: Wilk's Lamda

			Original		V	alidad	a					
	Modelo	Zona	Cal	Corr	%	 Cal	Corr	%	Fa	WI		Р
(a)	$Z = \alpha + \beta 1 \times LnG_2$	Calbuco	37	10	79	35	12	74	25	45 0,78(1,	137)	< 0,001
		Corral-Talca	21	71	77	21	71	77				
	$_{1-45}+p_2 \times LnR_{21}$	Total	58	81	78	56	83	76				
(b)	$Z = \alpha + \beta 1 \times LnG_4$	Calbuco	36	11	77	36	11	77	25	48 0,73(1,	137)	< 0,001
		Corral-Talca	22	70	76	22	70	76				
	$_{1-45}+p_2 \times LnR_{21}$	Total	58	81	76	58	81	76				



Figura 21. Valores canónicos derivados del ADL (a) de la Tabla X, donde las variables derivadas del radio y grosor de los micro-incrementos de otolitos a nivel diario fueron usadas como variables independientes.







6.1.4 Análisis de índices morfométricos y macro-estructurales

La distribución de frecuencia de longitud de los peces colectados por estrato y región de estudio, objeto de análisis morfométrico, fluctuó entre 6,0 y 16,0 cm LT. La distribución de tallas de los peces analizados presenta un adecuado balance de ejemplares juveniles y adultos para cada zona de captura (Figura 22).



Figura 22. Distribución de la longitud total de ejemplares de sardina común juveniles y adultos de la cohorte 2018, por localidad y zona de muestreo, utilizados en el análisis morfométrico de otolitos

Índices de forma y estabilización de la forma del otolito

En la exploración de los datos básicos e índices de forma, se consideró la agrupación de la muestra por grupos de edad (GE) estimados desde la lectura de edad de los otolitos, como referencia a estados ontogenéticos. El área, perímetro, largo y ancho del otolito varió entre grupos de edad, siendo directamente







proporcionales al tamaño de los peces. Sin embargo, existen algunas diferencias en las medias entre zonas, presentando la zona más al norte (Talcahuano) una mayor área, perímetro, largo y ancho, que lo registrado para Corral y Calbuco. En el caso de los índices de forma, aunque también se detecta sobre estos el efecto de la edad, como proxy del tamaño del pez, este efecto puede variar entre índices. En el caso del factor de forma desde juveniles a adultos solo cambia para Talcahuano, el cual disminuye. La circularidad en juveniles es mayor en Calbuco, pero en adultos esto ocurre en Talcahuano. La redondez muestra en juveniles un menor índice en Calbuco, lo cual cambia en los adultos, siendo Talcahuano quien registra una menor redondez. En el Caso de la elipticidad y rectangularidad, tanto en juveniles como en adultos, la media de estos indicadores no muestra diferencias (Tabla 26).

Tabla 26. Variables morfométricas básicas e índices de forma de los otolitos por grupo de edad de sardina común para cada zona de muestreo

						Factor de				
Grupo		Area	Perímetro	Largo	Ancho	Forma	Circularidad	Redondez	Elipticidad	Rectangularidad
de Edad	Zona	Media±d.e.	Media±d.e.	Media ± d.e.	Media ± d.e.	Media ± d.e.	Media±d.e.	Media ± d.e.	Media ± d.e.	Media ± d.e.
	Talcahuano	8,20 ± 1,60	11,95 ± 1,42	4,40 ±0,54	2,75 ±0,25	0,72 ± 0,64	17,56 ± 1,03	0,54 ±0,04	0,23 ± 0,03	0,67 ± 0,02
0	Corral	8,21 ± 1,57	11,99 ± 1,38	4,41 ± 0,53	2,75 ± 0,25	0,72 ±0,66	17,63 ± 1,03	0,54 ± 0,04	0,23 ±0,03	0,67 ± 0,02
	Calbuco	8,02 ± 1,18	12,00 ± 1,15	4,37 ±0,4	2,73 ±0,20	0,70 ±0,66	18,03 ± 1,18	0,53 ±0,03	0,23 ±0,03	0,67 ± 0,02
	Talcahuano	15,87 ±2,12	17,61 ± 1,38	6,40 ±0,44	3,76 ±0,32	0,64 ±0,04	19,65 ± 1,11	0,49 ±0,03	0,26 ± 0,03	0,66 ± 0,02
1	Corral	14,70 ±2,37	16,66 ± 1,49	6,10 ± 0,53	3,62 ± 0,32	0,66 ± 0,04	19,02 ± 1,16	0,50 ± 0,03	0,26 ± 0,03	0,66 ± 0,02
	Calbuco	14,47 ±2,50	16,63 ± 1,55	6,07 ± 0,57	3,59 ±0,29	0,66 ± 0,04	19,22 ± 1,06	0,50 ± 0,04	0,26 ± 0,03	0,66 ± 0,02
2	Calbuco	18,71 ±2,43	18,88 ± 1,55	6,92 ±0,49	4,04 ± 0,29	0,66 ±0,04	19,14 ± 1,37	0,50 ± 0,04	0,26 ± 0,03	0,67 ± 0,02

El análisis GAM de los índices de forma, muestra una estabilización de la forma del otolito, representado por la asíntota de los índices respecto al tamaño de los peces, a partir de los 11,5 cm LT (Figura 23).). Los análisis de devianza del GAM, que modela la relación entre los índices de forma con respecto a la longitud del pez como covariable, presentaron ajustes regulares para la mayoría de los índices de forma, cuya devianza explicada varió entre el 14% y 50%, siendo la rectangularidad la de peor desempeño, a diferencia de la Circularidad y Factor de Forma cuya devianza fue mayor al 48% (Tabla 27).

En este análisis el ANDEVA, consideró la longitud del pez como covariable suavizadora con la interacción de las zonas, ya que estas son significativas para explicar las variaciones de los índices. La zona







incluida también como factor predictor, evidenció, en el caso del Factor de Forma, la circularidad y rectangularidad, la existencia de diferencias significativas entre Talcahuano y Calbuco, no así entre Corral y Calbuco. En el caso de la Redondez y Elipticidad no se observan diferencias significativas entre las tres zonas de muestreo (Tabla 27; Figura 23).

Tabla 27. Resumen del análisis de devianza de los modelos aditivos generalizados (GAM) de cada índice de forma en su relación con la longitud del pez entre zonas de muestreo

Índice	Factor	Estimación	E.E	t _{value}	P value	Índice	Factor	Estimación	E.E	t _{value}	P value
	(Intercept)	0,688	0,004	186,80	<2e-16		(Intercept)	0,241	0,003	95,10	<2e-16
	Zona Corral	0,004	0,005	0,75	0,455		Zona Corral	0,001	0,003	0,29	0,77
or de Forma	Zona Talcahuano	-0,010	0,005	-2,23	0,026	_	Zona Talcahuano	0,005	0,003	1,51	0,13
	s(Long):ZonaCalbuco	3,490	4,305	17,38	0,000	icidad	s(Long):ZonaCalbuco	2,714	3,385	15,60	0,00
ctor	s(Long):ZonaCorral	2,790	3,439	29,93	< 2e-16	Elipt	s(Long):ZonaCorral	2,363	2,943	15,35	0,00
Fa	s(Long):ZonaTalcahuano	2,758	3,429	71,67	< 2e-16		s(Long):ZonaTalcahuano	3,253	4,022	23,88	<2e-16
	LogLike	858,7 (gl=13,0)					Log Like	996,4 (gl=12	2.3)		-
	Devianza %	49,9					Devianza %	31,4			
Circularidad	(Intercept)	1,836	0,100	183,09	<2e-16		(Intercept)	0,668	0,002	422,46	<2e-16
	Zona Corral	-0,100	0,133	-0,75	0,453		Zona Corral	-0,001	0,002	-0,26	0,793
	Zona Talcahuano	0,283	0,128	2,21	0,028	lad	Zona Talcahuano	-0,005	0,002	-2,29	0,022
	s(Long):ZonaCalbuco	3,511	4,329	17,11	1,44E-13	gularic	s(Long):ZonaCalbuco	2,064	2,603	2,45	0,072
	s(Long):ZonaCorral	2,658	3,285	30,24	< 2e-16	ctang	s(Long):ZonaCorral	2,074	2,601	7,82	0,000
•	s(Long):ZonaTalcahuano	2,368	2,966	78,44	< 2e-16	Re	s(Long):ZonaTalcahuano	2,094	2,640	13,91	0,000
	Log Like	-630.1 (g=12,5)					L og Like	1183,5 (g=1	10.24)		
	Devianza %	48,3					Devianza %	13,7			
	(Intercept)	0,519	0,005	111,03	<2e-16						
	Zona Corral	0,001	0,006	0.184	0.854						
	Zona Talcahuano	-0,007	0,005	-1243,00	0.215						
ondez	s(Long):ZonaCalbuco	6,804	7,591	8,66	2.37e-10						
Red	s(Long):ZonaCorral	2,563	3,176	17,90	2.78e-11						
	s(L ong): Z ona Tal cahuano	3,116	3,855	31,08	< 2e-16						
	Log Like	905,4(gl=16,5)									
	Devianza %	37,6									
	Devianza %	37,6									









Figura 23. Gráficas de interpolación de los índices de forma del modelo aditivo generalizado (GAM). Los gráficos de la izquierda muestran los residuos parciales de cada índice de forma con respecto a la longitud como variable predictora, donde el área gris corresponde al intervalo de confianza al 95%. Los gráficos de la derecha muestran el efecto del factor zona sobre los índices







Análisis de Wavelet y elíptica de Fourier de los otolitos

La evaluación de la calidad de la reconstrucción del contorno del otolito de juveniles y adultos de sardina común con el método de Fourier y Wavelet, muestra que la calidad aumenta con el número de coeficientes y niveles, respectivamente. El contorno del otolito puede ser reconstruido con un 98,5% de exactitud, utilizando un número de 12 armónicos de Fourier y 5 niveles de Wavelet (Figura 24).



Figura 24. Calidad de la reconstrucción del contorno del otolito a partir de los coeficientes de Fourier y Wavelet. La línea roja vertical muestra el nivel de Wavelet y número de armónicos de Fourier necesarios para reconstruir el contorno del otolito con una exactitud del 98,5%.

Análisis de Wavelet y elíptica de Fourier de los otolitos de juveniles

La forma promedio del otolito de sardina común juvenil fue muy similar entre zonas. Sin embargo, pequeñas diferencias se observan en la reconstrucción del otolito aproximadamente en los 100° (cerca del antirostro), cerca de los 200° y 360 o 0° (Figura 25). Estas diferencias en el contorno, son confirmadas por el promedio de los coeficientes de Wavelet graficados para cada coordenada polar. Los valores más altos muestran los grados en que existe una mayor diferencia en los contornos (Figura 26).









Figura 25. Contorno promedio de los otolitos de sardina común de Talcahuano (TH), Corral (CR) y Calbuco (CB), basados en la reconstrucción de Wavelet (A) y Fourier (B), para juveniles de la cohorte 2018. El número representa el ángulo en grados basado en las coordenadas polares de Wavelet. El punto central de los ejes es el centroide del otolito o punto central de las coordenadas polares



Figura 26. Promedio con su desviación estándar de los coeficientes de Wavelet con el ángulo en grados para todos los otolitos combinados de juveniles de la cohorte 2018. ICC corresponde una proporción de la varianza entre grupos o correlación entre clases (línea sólida)







El resultado del análisis canónico de coordenadas principales de los coeficientes de Fourier y Wavelet del contorno de los otolitos de juveniles de sardina común, muestra en los gráficos de las puntuaciones canónicas, la proximidad espacial de la forma de los otolitos entre las zonas (Figura 27). El test de PERMANOVA muestra que no existen diferencias significativas entre las zonas (Tabla 28).

Tabla 28. Resultado del test de PERMANOVA de las puntuaciones canónicas de los coeficientes de Fourier y Wavelet
de la forma de los otolitos de juveniles de sardina común entre las zonas de Talcahuano, Coral y Calbuco, para la
cohorte 2018; GL: Grados de libertad

		GL	Varianza	F	Valor-P
rier	Modelo	2	0,01248	1	0,122
Four	Residual	163	0,6821		
relet	Modelo	2	3	2	0,095
Way	Residual	163	135		









Figura 27. Puntuaciones canónicas del análisis CAP de los coeficientes de Fourier (A) y Wavelet (B) del contorno de los otolitos de juveniles de sardina común de la cohorte 2018

Análisis de Wavelet y elíptica de Fourier de los otolitos de adultos

La forma promedio del otolito de sardina común adulta fue muy similar entre zonas. Sin embargo, pequeñas diferencias se observaron en la reconstrucción del otolito aproximadamente en los 100° (cerca del antirostro), cerca de los 280° y 360° (Figura 28). Estas diferencias en el contorno, fueron confirmadas por el







promedio de los coeficientes de Wavelet graficados para cada coordenada polar. Los valores más altos muestran los grados en que existe una mayor diferencia en los contornos (Figura 29).



Figura 28. Contorno promedio de los otolitos de sardina común de Talcahuano (TH), Corral (CR) y Calbuco (CB), basados en la reconstrucción de Wavelet (A) y Fourier (B), para adultos de la cohorte 2018. El número representa el ángulo en grados basado en las coordenadas polares de Wavelet. El punto central de los ejes es el centroide del otolito o punto central de las coordenadas polares



Figura 29. Promedio con su desviación estándar de los coeficientes de Wavelet con el ángulo en grados para todos los otolitos combinados de adultos de la cohorte 2018. ICC corresponde a la proporción de la varianza entre grupos o correlación entre clases (línea solida)







El resultado del análisis canónico de coordenadas principales de los coeficientes de Fourier y Wavelet del contorno de los otolitos de adultos de sardina común, muestra en los gráficos de las puntuaciones canónicas, la proximidad espacial de la forma de los otolitos entre las zonas (Figura 30). El test PERMANOVA muestra que no existen diferencias significativas entre las zonas (Tabla 29).

Tabla 29. Resultado del test PERMANOVA de las puntuaciones canónicas de los coeficientes de Fourier y Wavelet de la forma de los otolitos de adultos de sardina común entre las zonas de Talcahuano, Coral y Calbuco, para la cohorte 2018; GL: Grados de libertad

		Gl	Varianza	F	P-value
Fourier	Modelo	2	0,01414	1,508	0,142
	Residual	196	0,91923		
et	Modelo	2	2,71	1,43	0,111
Wavel	Residual	196	185,59		









Figura 30. Puntuaciones canónicas del análisis CAP de los coeficientes de Fourier (A) y Wavelet (B) del contorno de los otolitos de juveniles de sardina común de la cohorte 2018.

6.1.5 Análisis de crecimiento somático de sardina común entre zonas

Análisis del crecimiento de los annuli

Como se indicó en la metodología, se ensayaron once modelos lineales mixtos para determinar cuál es la combinación de variables predictoras, factores fijos y aleatorios, que explican de mejor forma el crecimiento de sardina común, usando como variable respuesta el ancho de los annuli, no obstante el modelo que considera efectos aleatorios del pez M4 (n de peces=12.763) en intercepto y pendiente no fue posible ajustar, dado la sobre-parametrización del modelo, con un mayor número de efectos aleatorios que datos (n=18.296) para estimarlos.







Los once modelos ajustados mostraron un alto poder explicativo, ya que en todos los casos la devianza explicada por los factores fue superior al 90%. El modelo M6, que incluye como efectos aleatorios en intercepto y pendiente el año de crecimiento, además de los efectos fijos: edad, zona (Z), año de incremento (A) y la cohorte (CA, año de nacimiento), fue seleccionado, ya que presentó un menor AICc y Δ AICc. Para este último indicador un valor delta de cero corresponde al mejor modelo (Tabla 30).

Tabla 30. Indicadores de desempeño de los modelos que permiten explicar el crecimiento de sardina común a partir de distintas variables predictoras: gl: grados de libertad; AICc: criterio de información de Akaike corregido para tamaño de muestras pequeños; ΔAICc: diferencia entre cada modelo y el modelo con menor AICc; LL: likelihood (verosimilitud) y R2: condicional (devianza explicada por los factores fijos y azar).

Modelo	gl	AIC _c	ΔAIC _c	LL	R ²
M1	18	-20750,94	119,4	10393,5	0,942
M2	18	-20750,94	119,4	10393,5	0,942
M3	18	-20750,94	119,4	10393,5	0,943
M5	20	-20870,35	0	10455,2	0,944
M6	20	-20870,35	0	10455,2	0,951
M7	19	-20748,93	121,4	10393,5	0,943
M8	19	-20748,93	121,4	10393,5	0,943
M9	19	-20748,93	121,4	10393,5	0,943
M10	22	-20866,34	4	10455,2	0,949
M11	24	-20862,33	8	10455,2	0,949

El modelo lineal de efectos mixto mostró que el crecimiento de sardina común (ancho de los annuli) está determinado o explicado significativamente por: la edad de formación del annulus, la cohorte (año de nacimiento), la zona de origen (Talcahuano, Corral y Calbuco) y el año de incremento del anillo, con un intercepto no significativo (Tabla 31).







Tabla 31. Resumen de los parámetros estimados (intercepto y variables predictoras) del modelo LM mixto, con su error estándar (EE), test estadístico t y nivel de significancia, que evalúa las variaciones del crecimiento individual de sardina común para distintos factores

Fuente	Estimación	EE	Gl	t _{valor}	Pr>t
Intercepto	-0,0628	0,2341	11250	-0,27	0,7885
Edad	-2,4020	0,0899	5	-26,72	< 0,001
Año: 2015	0,5537	0,3304	16480	1,68	0,0938
Año: 2016	1,0120	0,3326	12520	3,04	0,0024
Año: 2017	1,6430	0,3375	4691	4,87	< 0,001
Año: 2018	2,1740	0,3482	844	6,24	< 0,001
Año: 2019	2,6580	0,3736	137	7,12	< 0,001
Año: 2020	3,1640	0,4366	30	7,25	< 0,001
Cohorte: 2014	-0,5238	0,0199	130	-26,30	< 0,001
Cohorte: 2015	-0,9984	0,0423	50	-23,63	< 0,001
Cohorte: 2016	-1,5960	0,0711	22	-22,46	< 0,001
Cohorte: 2017	-2,1440	0,1115	10	-19,22	< 0,001
Cohorte: 2018	-2,6520	0,1775	6	-14,94	< 0,001
Cohorte: 2019	-3,1530	0,2928	5	-10,77	< 0,001
Zona: Corral	-0,0160	0,0026	18280	-6,20	< 0,001
Zona: Calbuco	-0,0074	0,0026	18280	-2,83	0,0047

El análisis de devianza para los efectos fijos ratifica lo anterior, mostrando que la edad es la principal variable en explicar el crecimiento de annuli, seguido por la cohorte y en menor importancia, pero significativas, la zona y el año, lo que permite indicar que existen diferencias significativas en el crecimiento de annuli de sardina común entre edades, cohortes, años de crecimiento y zonas de origen, con p<0,01 (Tabla 32).







Tabla 32. Resultado del ANDEVA, que compara el efecto de variables predictoras del modelo de crecimiento lineal de efectos mixtos de sardina común

Fuente	gl	SC		Media SC	F _{valor}	P _r >F
Edad	-	1	13,2	13,23	714	< 0,001
Año	(5	1,4	0,24	13	< 0,001
Cohorte	(6	20,9	3,48	188	< 0,001
Zona	-	2	0,7	0,37	20	< 0,001

6.1.6 Análisis del crecimiento al momento de la captura

El ajuste de la relación longitud-edad con el modelo de von Bertalanffy muestra diferencias en los parámetros de crecimiento y en las longitudes medias por edad entre las zonas. La sardina común de Calbuco presenta una longitud media a la edad mayor que la registrada en Talcahuano y Calbuco (Tabla 33; Figura 11).



Figura 31. Curva y parámetros de crecimiento de von Bertalanffy de sardina común por zona, a partir de la relación longitud edad de las cohortes 2016 a 2020.







El resultado del test de razón de verosimilitud de Kimura (Kimura 1980) mostró que, individualmente, existen diferencias relevantes entre zonas respecto de los parámetros t0 (p=0,001) y K (p=0,002) y L ∞ (p=0.000). La prueba simultánea de todos los parámetros (H4) muestra mayor evidencia en favor de H0 (todos los parámetros difieren entre zonas) que en favor de H4 (todos los parámetros son iguales entre zonas). A su vez, la suma cuadrados residuales (SCR), presenta un valor menor para el modelo general H0 (Tabla 34). Si el test de razón de verosimilitud se aplica para comparar las dos zonas más próximas en términos geográficos (Talcahuano y Corral), muestra también diferencias significativas entre zonas respecto de los parámetros t0 (p=0,04) y K (p=0,04), pero no para el parámetro L ∞ (p=0.46) (Tabla 35).

Tabla 33. Resumen de los parámetros de crecimiento del modelo de von Bertalanffy, con su error estándar (EE), test
estadístico t y significancia de los parámetros, de sardina común para cada zona de estudio correspondiente a datos
talla-edad del periodo 2016-2020

Zona	Parámetro	Estimación	E.E	t _{valor}	P _{valor}
Q	L∞	16,87	0,236	71,48	< 2e-16
iuan	К	0,73	0,074	9,82	< 2e-16
Talcah	to	-0,99	0,146	-6,80	1,25E-11
	L∞	17,15	0,295	58,18	<2e-16
_	К	0,54	0,053	10,27	<2e-16
Corra	t ₀	-1,44	0,156	-9,21	<2e-16
0	L∞	19,25	0,779	24,70	< 2e-16
pucc	К	0,39	0,068	5,71	1,21E-08
Cal	t ₀	-2,04	0,303	-6,74	1,83E-11






Tabla 34. Resultado del test razón de verosimilitud de Kimura que compara los parámetros de crecimiento de vB de sardina común de Talcahuano, Corral y Calbuco

Test	Hipótesis	Chi-cuadrado	gl	Pr>χ ²	Modelo	SCR
H ₀	$\mathbf{L}_{\infty 1} \neq \mathbf{L}_{\infty 2} \neq \mathbf{L}_{\infty 3}, \mathbf{K}_{1} \neq \mathbf{K}_{2} \neq \mathbf{K}_{3}, \mathbf{t}_{01} \neq \mathbf{t}_{02} \neq \mathbf{t}_{03}$				H ₀	22.241
$H_0 vs H_1$	$L_{\infty 1} \neq L_{\infty 2} \neq L_{\infty 3}$	18.83	2	0.000	H1	22.273
$H_0 vs H_2$	$K_1 \neq K_2 \neq K_3$	12.31	2	0.002	H2	22.262
$H_0 vs H_3$	$t_{01} \neq t_{02} \neq t_{03}$	13.79	2	0.001	Н3	22.264
$H_0 vs H_4$	$L_{\infty 1} = L_{\infty 2} = L_{\infty 3}, K_1 = K_2 = K_3, t_{01} = t_{02} = t_{03}$	878.74	6	0.000	H4	23.780

Tabla 35. Resultado del test razón de verosimilitud de Kimura que compara los parámetros de crecimiento de vB de sardina común de Talcahuano y Corral

Test	Hipótesis	Chi- cuadrado	gl	Pr>χ ²	Modelo	SCR
H ₀	$\mathbf{L}_{\infty 1} \neq \mathbf{L}_{\infty 2}, \mathbf{K}_{1} \neq \mathbf{K}_{2}, \mathbf{t}_{01} \neq \mathbf{t}_{02}$				H0	13.740
$H_0 vs H_1$	$L_{\infty 1} = L_{\infty 2}$	0,54	1	0,46	H1	13.741
$H_0 vs H_2$	K ₁ =K ₂	4,4	1	0,04	H2	13.747
$H_0 vs H_3$	$t_{01} = t_{02}$	4,45	1	0,04	H3	13.748
$H_0 vs H_4$	$L_{\infty 1} = L_{\infty 2}, K_1 = K_2, t_{01} = t_{02}$	203,79	3	0,00	H4	14.069







6.2 OBJETIVO ESPECÍFICO No 4.3. Desarrollar un modelo conceptual respecto de las migraciones ontogénicas de los individuos y los posibles procesos de conectividad entre las unidades demográficas y su relación con las variables ambientales

La base de datos estuvo compuesta por 22 campos y 432.688 registros, con información biológico-pesquera para machos, hembras e individuos sexualmente no determinados. A partir de esta base de datos se filtró la información sólo para hembras, descartando aquellos registros inconsistentes en cuanto a longitud total (LT), peso total (PT), peso de la gónada (PG) e Índice Gonadosomático (IGS). Este procedimiento de selección permitió contar con 210.045 registros válidos para la especie (Tabla 36). Para cada grupo de talla el número de individuos disponibles fue mayor en la unidad demográfica de origen oceánico (33°25′-41°30′) respecto de la unidad demográfica de origen estuarino (41°30′-43°36′S).

Tabla 36. Número de individuos hembra analizados con información de IGS, colectados como parte del monitoreo de la pesquería de sardina común en la unidad de pesquería centro-sur, periodo 2003, 2005-2020 (Base de datos de IFOP)

Grupo de talla	Origen			
(cm)	Oceánico	Estuarino		
< 11,5	57.283	9.128		
11,5 - 14,0	74.487	7.261		
> 14,0	60.138	1.748		
Total	191.908	18.137		

Análisis del efecto de los factores mes y origen sobre el IGS en sardina común

El GLM aplicado a la información de IGS para hembras de sardina común mostró un efecto significativo (valor-p < 0,05) del factor mes (Modelo 1) para cada uno de los grupos de talla (Tabla 37, Tabla 38, Tabla 39). Sólo en el caso del grupo de talla < 11,5 cm LT (Tabla 37) el intercepto correspondiente al mes de enero no fue significativo (valor-p > 0,05), al igual que el mes de abril. De la misma manera, el factor origen (Modelo 2) también presentó un efecto significativo (valor-p < 0,05) sobre el IGS para los tres grupos de talla (Tabla 40, Tabla 41, Tabla 42). En el caso del análisis conjunto de los factores mes y origen (Modelo 3), el intercepto (enero-oceánico) no fue significativo (valor-p > 0,05) para el grupo de talla < 11,5 cm LT, al igual que en el caso de los meses mayo y diciembre (Tabla 37). Para los grupos de talla 11,5 – 14,0 cm LT (Tabla 44) y > 14,0 cm LT (Tabla 45), el intercepto (enero-oceánico) fue significativo (valor-p < 0,05), al igual que el factor mes, con excepción del mes de marzo para el grupo de talla 11,5 – 14,0 cm LT cuyo efecto no fue significativo (valor-p > 0,05).







Tabla 37. Resumen de GLM (Mes) aplicado a los datos de IGS provenientes de la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos para sardina común < 11,5 cm LT.

Coeficiente	Estimado	Error Estándar	t	Valor-p
Intercepto (Enero)	-0,04133	0,03233	-1,278	0,201 ns
Febrero	-0,06897	0,03440	-2,005	0,045 *
Marzo	-0,16269	0,03340	-4,870	< 0,001 ***
Abril	0,01335	0,03382	0,395	0,693 ns
Мауо	0,10741	0,03357	3,200	0,001 **
Junio	0,30059	0,03390	8,868	< 0,001 ***
Julio	0,81169	0,03371	24,079	< 0,001 ***
Agosto	0,56846	0,03313	17,158	< 0,001 ***
Septiembre	0,53950	0,03294	16,380	< 0,001 ***
Octubre	0,37315	0,03305	11,292	< 0,001 ***
Noviembre	0,19971	0,03438	5,808	< 0,001 ***
Diciembre	0,11379	0,04109	2,769	0,006 **

* Significativo, ** muy significativo, *** altamente significativo

Tabla 38. Resumen de GLM (Mes) aplicado a los datos de IGS provenientes de la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos para sardina común 11,5 – 14,0 cm LT

Coeficiente	Estimado	Error Estándar	t	Valor-p	
Intercepto (Enero)	-0,09287	0,01890	-4,914	< 0,001 ***	
Febrero	0,12699	0,02224	5,710	< 0,001 ***	
Marzo	0,09118	0,02088	4,367	< 0,001 ***	
Abril	0,20559	0,02179	9,436	< 0,001 ***	
Мауо	0,59085	0,02161	27,347	< 0,001 ***	
Junio	1,02208	0,02188	46,703	< 0,001 ***	
Julio	1,56935	0,02099	74,757	< 0,001 ***	
Agosto	1,57479	0,02160	72,908	< 0,001 ***	
Septiembre	1,28718	0,02048	62,838	< 0,001 ***	
Octubre	0,81423	0,01957	41,597	< 0,001 ***	
Noviembre	0,44851	0,02005	22,368	< 0,001 ***	
Diciembre	0,24078	0,02209	10,899	< 0,001 ***	







Tabla 39. Resumen de GLM (Mes) aplicado a los datos de IGS provenientes de la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos para sardina común > 14,0 cm LT

Coeficiente	Estimado	Error Estándar	t	Valor-p
Intercepto (Enero)	0,30102	0,01930	15,600	< 0,001 ***
Febrero	0,22428	0,02276	9,855	< 0,001 ***
Marzo	0,06426	0,02222	2,892	0,004 **
Abril	0,25526	0,02318	11,013	< 0,001 ***
Мауо	0,63555	0,02362	26,908	< 0,001 ***
Junio	1,25416	0,02345	53,474	< 0,001 ***
Julio	1,56216	0,02120	73,687	< 0,001 ***
Agosto	1,66935	0,02187	76,348	< 0,001 ***
Septiembre	1,67569	0,02154	77,780	< 0,001 ***
Octubre	1,17395	0,01996	58,820	< 0,001 ***
Noviembre	0,92430	0,02042	45,256	< 0,001 ***
Diciembre	0,70673	0,02144	32,967	< 0,001 ***

* Significativo, ** muy significativo, *** altamente significativo

Tabla 40. Resumen de GLM (Origen) aplicado a los datos de IGS provenientes de la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos para sardina común < 11,5 cm LT

Coeficiente	Estimado	Error Estándar	t	Valor-p
Intercepto (Oceánico)	0,23473	0,00308	76,330	< 0,001 ***
Estuarino	0,30908	0,00830	37,260	< 0,001 ***

* Significativo, ** muy significativo, *** altamente significativo

Tabla 41. Resumen de GLM (Origen) aplicado a los datos de IGS provenientes de la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos para sardina común 11,5 – 14,0 cm LT

Coeficiente	Estimado	Error Estándar	t	Valor-p
Intercepto (Oceánico)	0,62045	0,00319	194,720	< 0,001 ***
Estuarino	0,33838	0,01069	31,650	< 0,001 ***

* Significativo, ** muy significativo, *** altamente significativo

Tabla 42. Resumen de GLM (Origen) aplicado a los datos de IGS provenientes de la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos para sardina común > 14,0 cm LT.

Coeficiente	Estimado	Error Estándar	t	Valor-p
Intercepto (Oceánico)	1,31788	0,00337	391,136	< 0,001 ***
Estuarino	-0,13415	0,02005	-6,692	< 0,001 ***







Tabla 43. Resumen de GLM (Mes + Origen) aplicado a los datos de IGS provenientes de la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos para sardina común < 11,5 cm LT

Coeficiente	Estimado	Error Estándar	t	Valor-p
Intercepto (Enero-Oceánico)	-0,04735	0,03122	-1,517	0,129 ns
Estuarino	0,54367	0,00781	69,634	< 0,001 ***
Febrero	-0,26434	0,03333	-7,931	< 0,001 ***
Marzo	-0,28039	0,03229	-8,683	< 0,001 ***
Abril	-0,13482	0,03272	-4,121	< 0,001 ***
Мауо	0,00934	0,03244	0,288	0,773 ns
Junio	0,20790	0,03275	6,348	< 0,001 ***
Julio	0,75459	0,03255	23,181	< 0,001 ***
Agosto	0,56349	0,03198	17,618	< 0,001 ***
Septiembre	0,52978	0,03180	16,662	< 0,001 ***
Octubre	0,31280	0,03191	9,801	< 0,001 ***
Noviembre	0,12405	0,03321	3,735	< 0,001 ***
Diciembre	0,02660	0,03969	0,670	0,503 ns

* Significativo, ** muy significativo, *** altamente significativo

Cuando se analiza el efecto de combinado de los factores mes y origen, más la interacción entre ambos (Modelo 4), el intercepto (enero-oceánico) para el grupo de talla < 11,5 cm LT no fue significativo (valor-p > 0,05), al igual que el origen estuarino, los meses abril, mayo, noviembre y diciembre, y varias de las interacciones estuarino-mes (Tabla 46). Para los grupos de talla 11,5 – 14,0 cm LT (Tabla 47) y > 14,0 cm LT (Tabla 48), el intercepto (enero-oceánico) fue significativo (valor-p < 0,05), al igual que el origen estuarino y todos los niveles del factor mes. Para estos últimos grupos de talla, sólo tuvo un efecto no significativo (valor-p > 0,05) la interacción entre el origen estuarino y los meses octubre, noviembre y diciembre, para el grupo > 14,0 cm LT.







Tabla 44. Resumen de GLM (Mes + Origen) aplicado a los datos de IGS provenientes de la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos para sardina común 11,5 – 14,0 cm LT

Coeficiente	Estimado	Error Estándar	t	Valor-p
Intercepto (enero-Oceánico)	-0,14293	0,01846	-7,742	< 0,001 ***
Estuarino	0,56710	0,00889	63,823	< 0,001 ***
Febrero	0,06145	0,02173	2,828	0,005 **
Marzo	0,02243	0,02041	1,099	0,272 ns
Abril	0,19113	0,02127	8,987	< 0,001 ***
Мауо	0,58415	0,02109	27,701	< 0,001 ***
Junio	1,00754	0,02136	47,169	< 0,001 ***
Julio	1,59324	0,02049	77,750	< 0,001 ***
Agosto	1,58355	0,02108	75,116	< 0,001 ***
Septiembre	1,32756	0,02000	66,370	< 0,001 ***
Octubre	0,82222	0,01910	43,039	< 0,001 ***
Noviembre	0,45839	0,01957	23,422	< 0,001 ***
Diciembre	0,24925	0,02156	11,559	< 0,001 ***

* Significativo, ** muy significativo, *** altamente significativo

Tabla 45. Resumen de GLM (Mes + Origen) aplicado a los datos de IGS provenientes de la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos para sardina común > 14,0 cm LT

Coeficiente	Estimado	Error Estándar	t	Valor-p
Intercepto (Enero-Oceánico)	0,29928	0,01929	15,517	< 0,001 ***
Estuarino	0,12850	0,01623	7,920	< 0,001 ***
Febrero	0,22088	0,02275	9,709	< 0,001 ***
Marzo	0,05425	0,02224	2,439	0,015 *
Abril	0,25070	0,02317	10,818	< 0,001 ***
Мауо	0,62847	0,02362	26,603	< 0,001 ***
Junio	1,25190	0,02344	53,401	< 0,001 ***
Julio	1,56271	0,02119	73,749	< 0,001 ***
Agosto	1,66884	0,02185	76,362	< 0,001 ***
Septiembre	1,67641	0,02153	77,852	< 0,001 ***
Octubre	1,17228	0,01995	58,762	< 0,001 ***
Noviembre	0,92354	0,02041	45,240	< 0,001 ***
Diciembre	0,70585	0,02143	32,941	< 0,001 ***







Tabla 46. Resumen de GLM (Mes + Origen + Mes*Origen) aplicado a los datos de IGS provenientes de la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos para sardina común < 11,5 cm LT

Coeficiente	Estimado	Error Estándar	t	Valor-p
Intercepto (Enero-Oceánico)	-0,04235	0,03077	-1,376	0,169 ns
Estuarino	0,09175	0,29258	0,314	0,754 ns
Febrero	-0,20034	0,03381	-5,925	< 0,001 ***
Marzo	-0,24714	0,03207	-7,706	< 0,001 ***
Abril	-0,06054	0,03270	-1,851	0,064 ns
Мауо	0,02084	0,03206	0,647	0,518 ns
Junio	0,24914	0,03256	7,651	< 0,001 ***
Julio	0,81908	0,03223	25,411	< 0,001 ***
Agosto	0,55598	0,03154	17,629	< 0,001 ***
Septiembre	0,51537	0,03136	16,436	< 0,001 ***
Octubre	0,22043	0,03153	6,990	< 0,001 ***
Noviembre	0,02771	0,03303	0,839	0,402 ns
Diciembre	-0,0003	0,04052	-0,006	0,995 ns
Estuarino-Febrero	0,26566	0,29349	0,905	0,365 ns
Estuarino-Marzo	0,28383	0,29320	0,968	0,333 ns
Estuarino-Abril	0,17238	0,29332	0,588	0,557 ns
Estuarino-Mayo	0,36576	0,29339	1,247	0,213 ns
Estuarino-Junio	0,19724	0,29365	0,672	0,502 ns
Estuarino-Julio	-0,14669	0,29293	-0,499	0,618 ns
Estuarino-Agosto	0,57654	0,29659	1,944	0,052 ns
Estuarino-Septiembre	0,77724	0,29472	2,637	0,008 **
Estuarino-Octubre	1,16764	0,29325	3,982	< 0,001 ***
Estuarino-Noviembre	1,06000	0,29422	3,603	< 0,001 ***
Estuarino-Diciembre	0,57944	0,29943	1,935	0,053 ns







Tabla 47. Resumen de GLM (Mes + Origen + Mes*Origen) aplicado a los datos de IGS provenientes de la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos para sardina común 11,5 – 14,0 cm LT

Coeficiente	Estimado	Error Estándar	t	Valor-p
Intercepto (Enero-Oceánico)	-0,13380	0,01871	-7,151	< 0,001 ***
Estuarino	0,46371	0,06297	7,364	< 0,001 ***
Febrero	0,13570	0,02246	6,042	< 0,001 ***
Marzo	0,10760	0,02095	5,135	< 0,001 ***
Abril	0,24385	0,02161	11,265	< 0,001 ***
Мауо	0,61583	0,02142	28,747	< 0,001 ***
Junio	1,09760	0,02174	50,477	< 0,001 ***
Julio	1,61688	0,02070	78,129	< 0,001 ***
Agosto	1,59847	0,02134	74,900	< 0,001 ***
Septiembre	1,31547	0,02017	65,221	< 0,001 ***
Octubre	0,75617	0,01983	39,043	< 0,001 ***
Noviembre	0,38353	0,01983	19,341	< 0,001 ***
Diciembre	0,22377	0,02182	10,253	< 0,001 ***
Estuarino-Febrero	-0,30561	0,06872	-4,447	< 0,001 ***
Estuarino-Marzo	-0.34670	0,06626	-5,232	< 0,001 ***
Estuarino-Abril	-0,44024	0,07076	-6,221	< 0,001 ***
Estuarino-Mayo	-0,30433	0,07108	-4,281	< 0,001 ***
Estuarino–Junio	-0,76731	0,07102	-10,805	< 0,001 ***
Estuarino–Julio	-0,60647	0,07524	-8,061	< 0,001 ***
Estuarino-Agosto	-0,22673	0,07357	-3,082	0,002 **
Estuarino-Septiembre	0,27710	0,08537	3,246	0,001 **
Estuarino-Octubre	0,87097	0,06560	13,277	< 0,001 ***
Estuarino-Noviembre	1,03106	0,06764	15,244	< 0,001 ***
Estuarino-Diciembre	0,32632	0,07541	4,327	< 0,001 ***







Tabla 48. Resumen de GLM (Mes + Origen + Mes*Origen) aplicado a los datos de IGS provenientes de la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos para sardina común > 14,0 cm LT

Coeficiente	Estimado	Error Estándar	t	Valor-p
Intercepto (Enero-Oceánico)	0,29313	0,01933	15,165	< 0,001 ***
Estuarino	0,58398	0,16627	3,512	< 0,001 ***
Febrero	0,23842	0,02289	10,418	< 0,001 ***
Marzo	0.09581	0,02249	4,260	< 0,001 ***
Abril	0,26563	0,02335	11,376	< 0,001 ***
Мауо	0,64837	0,02389	27,138	< 0,001 ***
Junio	1,27420	0,02356	54,077	< 0,001 ***
Julio	1,57310	0,02123	74,102	< 0,001 ***
Agosto	1,68014	0,02191	76,674	< 0,001 ***
Septiembre	1,68536	0,02157	78,138	< 0,001 ***
Octubre	1,16906	0,02000	58,448	< 0,001 ***
Noviembre	0,91641	0,02047	44,778	< 0,001 ***
Diciembre	0,70997	0,02149	33,039	< 0,001 ***
Estuarino-Febrero	-0,74014	0,17721	-4,177	< 0,001 ***
Estuarino-Marzo	-0,84303	0,17057	-4,943	< 0,001 ***
Estuarino-Abril	-0,63462	0,17649	-3,596	< 0,001 ***
Estuarino-Mayo	-0,65581	0,17470	-3,754	< 0,001 ***
Estuarino-Junio	-0,97539	0,18302	-5,329	< 0,001 ***
Estuarino-Julio	-0,91199	0,18962	-4,809	< 0,001 ***
Estuarino-Agosto	-0,74927	0,18366	-4,080	< 0,001 ***
Estuarino-Septiembre	-0,80832	0,19805	-4,082	< 0,001 ***
Estuarino-Octubre	-0,10279	0,16924	-0,607	0,544 ns
Estuarino-Noviembre	0,22849	0,17314	1,320	0,187 ns
Estuarino-Diciembre	-0,35581	0,17881	-1,990	0,047 ns







Cuando se evaluó la bondad del ajuste de los cuatro (4) modelos a través de la devianza y el AIC, se observó que, para los grupos de talla < 11,5 cm LT (Tabla 49), 11,5 – 14,0 cm LT (Tabla 50) y > 14,0 cm LT (Tabla 51), el factor origen (modelo 2) fue el de menor ajuste. La bondad del ajuste fue incrementando con la complejidad del modelo, esto es, modelo 1 < modelo 3 < modelo 4.

Tabla 49. Comparación en la bondad de ajuste entre modelos GLM para la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos en sardina común < 11,5 cm LT

Modelo	Devianza	Devianza	Devianza (%)	AIC	F	Valor-p
	nula	Residual				
Mes	36.730	31.378	14,6	138.70	-	
				0		
Origen	36.730	35.978	2,0	147.76	1.087	< 0,001 ***
				5		
Mes – Origen	36.730	29.242	19,9	134.02	1.447	< 0,001 ***
				1		
Mes – Origen – Mes*Origen	36.636	28.101	23,5	131.39	245	< 0,001 ***
				9		

* Significativo, ** muy significativo, *** altamente significativo

Tabla 50. Comparación en la bondad de ajuste entre modelos GLM para la unidad de pesquería entre la R	legión de
Valparaíso y la Región de Los Lagos en sardina común 11,5 – 14,0 cm LT	

Modelo	Devianza	Devianza	Devianza (%)	AIC	F	Valor-p
	nula	Residual				
Mes	62.576	43.326	30,8	180.11	-	
				6		
Origen	62.576	61.818	1,2	209.15	3.904	< 0,001 ***
				3		
Mes – Origen	62.576	41.269	34,0	176.14	3.944	< 0,001 ***
				2		
Mes – Origen – Mes*Origen	62.576	38.707	38,1	170.92	492	< 0,001 ***
				5		







Tabla 51. Comparación en la bondad de ajuste entre modelos GLM para la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos en sardina común > 14,0 cm LT

Modelo	Devianza	Devianza	Devianza (%)	AIC	F	Valor-p
	nula	Residual				
Mes	42.280	27.276	35,5	124.94	-	
				8		
Origen	42.280	42.250	0,1	152.00	3.431	< 0,001 ***
				9		
Mes – Origen	42.280	27.248	35,6	124.88	3.125	< 0,001 ***
				7		
Mes – Origen – Mes*Origen	42.280	26.995	36,2	124.33	53	< 0,001 ***
				1		









Figura 32. Valores de IGS promedio mensual y origen (oceánico y estuarino) predichos por los GLM correspondientes al modelo 4, ajustados para sardina común en los grupos de talla < 11,5 cm LT, 11,5 – 14,0 cm LT y > 14,0 cm LT, para la unidad de pesquería entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos







Para el modelo con la mejor bondad de ajuste (modelo 4), la predicción del IGS mensual por unidad de origen mostró para cada uno de los grupos de talla una mayor actividad reproductiva del grupo de origen estuarino hacia los últimos meses del año (octubre, noviembre), en comparación con el grupo de origen oceánico, cuya máxima de actividad reproductiva tuvo lugar entre los meses de julio y septiembre (Figura 32).

6.2.1 Análisis de antecedentes bibliográficos en sardina común

El Método de Producción de Huevos (MPDH) para evaluar el stock desovante de sardina común data del año 2022, y se ha implementado cada año durante los meses de mayor actividad reproductiva, habitualmente entre septiembre y octubre. Su diseño se basa en cubrir la zona oceánica costera entre los 33°40'S y 41°20'S. Entre los años 2002 y 2021, los principales focos de concentración de huevos de sardina común se ubican latitudinalmente entre: i) Loanco (35°36'S) y Punta Nugurne (35°59'S); ii) Golfo de Arauco (36°47'S-37°09'S); iii) sur de isla Mocha (38°27'S) y Valdivia (39°49'S) (Figura 33). La extensión y densidad de estos focos de abundancia presentan una variación de tipo anual (Figura 34), que reflejaría cambios en distribución espacial del desove, así como en el tamaño del stock desovante.



Figura 33. Distribución de huevos de sardina común en el periodo 2002-2021 (Fuente: MPDH 2021).









Figura 34. Función de distribución de la densidad de huevos de sardina común estimada para el periodo comprendido entre los años 2002 y 2018 (Bonicelli et al. 2019).









Figura 35. Distribución espacio temporal de la presencia y densidad acústica de sardina común (rojo) y anchoveta (negro), durante los cruceros RECLAS 1999, 2001-2020 (Saavedra et al. 2020).

La distribución espacial de huevos de sardina común se corresponde aproximadamente con la distribución espacial de individuos reclutas y adultos, que se evalúa durante la estación estival (enero) por medio del crucero RECLAS (Figura 35). En el Mar Interior de Chiloé la evaluación hidroacústica se realiza durante la estación otoñal (abril) y busca evaluar el stock de las principales especies de pelágicos pequeños en el mar interior de las regiones de Chiloé y Aysén, esto es, sardina austral, sardina común y anchoveta. Dificultades técnicas y geográficas dificultan la implementación del método a través de transectas, tal y como ocurre en la zona oceánica. La estructura de tamaños registrada en el Mar Interior de Chiloé durante la estación otoñal está compuesta de individuos juveniles y adultos (Figura 36). Huevos y larvas de sardina común se distribuyen desde el Seno de Reloncaví hasta las costas de Melinka en la Región de Aysén (Figura 37), estadíos que son observados durante la estación primaveral (Montecinos et al. 2012).









Figura 36. Estructuras de talla para sardina común agrupada por zonas, sectores Chiloé y Cordillera, X Región. Crucero abril 2017. Línea vertical indica separación de juveniles y adultos (Legua et al. 2018)









Figura 37. Distribución horizontal de los estadíos tempranos de S. bentincki (ind·1000 m-3) durante el crucero CIMAR 12-2: A) huevos B) larvas pre-flexión y C) larvas post-flexión, y al CIMAR 13-2: D) huevos; E) larvas pre-flexión y F) larvas post-flexión (Montecinos et al. 2012)

6.2.2 Modelo conceptual

Desde el punto de vista del análisis estadístico y revisión bibliográfica para la propuesta de modelo conceptual respecto de las migraciones ontogénicas de los individuos de sardina común y los posibles procesos de conectividad entre las unidades demográficas y su relación con las variables ambientales, y en función de las unidades demográficas identificadas por parte de los distintos enfoques metodológicos: micro-estructural, morfométrico, macro-estructural, isotópico y química elemental, se define lo siguiente:

- El área de desove para la especie sardina común comprende focos que se distribuyen tanto en la zona oceánico costera como en el Mar Interior de Chiloé. La extensión y densidad de tales focos varían anualmente, lo que influye la estructura demográfica poblacional.
- Para desovantes primerizos (11,5 14,0 cm LT) y desovantes repetitivos (> 14,0 cm LT) ocurre un ciclo reproductivo caracterizado por un periodo de baja actividad (diciembre-mayo) y un periodo de mayor actividad (junio-noviembre).







- El periodo de mayor actividad reproductiva en el Mar Interior de Chiloé presenta una extensión superior en comparación con la zona oceánico costera. Esta diferencia se refleja posteriormente en los periodos donde se observa la señal más alta de reclutamiento, la cual tiene lugar en enero para la zona oceánico costera, y en abril para el Mar Interior de Chiloé.
- En términos de la distribución espacial promedio por grupo de edad, no existe evidencia fuerte a favor de la existencia de áreas de desove, crianza y alimentación, diferenciadas en zona oceánico costera (Aedo et al. 2020), sino que corresponden a áreas compartidas espacialmente, cuya composición de tallas varía según las migraciones espaciales que experimenta la población (Figura 38).
- En el Mar Interior de Chiloé existe una zona de crianza que puede ser tipificada como marginal, toda vez que la composición de adultos está conformada mayoritariamente por el aporte de individuos desovados en la zona oceánico costera. La progenie resultante del desove en la zona del mar interior presentó una baja expresión en la población adulta que se distribuye en la zona oceánico costera.



Figura 38. Distribución especial de sardina común por grupo de edad (juveniles, AG 1; reclutas, AG 2; adultos, AG 3). Valores de densidad acústica (m2/mn2) en escala logarítmica, promedio años 2001-2016 (Aedo et al. 2020).







6.3 OBJETIVO ESPECÍFICO No 4.4. Estimación de grado de mezcla entre las posibles unidades demográficas identificadas

6.3.1 Análisis del potencial discriminante

Índices Microestructurales

El potencial discriminante de los índices microestructurales fue inferior al de las composiciones elementales e isotópicas, particularmente para el caso de las muestras de origen estuarino, donde el error de auto-asignación fue superior al 56%. Los errores de estimación fueron notablemente menores, alcanzando un máximo de 5,1% para las muestras de origen oceánico (Tabla 52).

Composición elemental

El análisis de la composición elemental de las regiones nucleares de los otolitos presentó un alto potencial discriminante. Mientras que los errores de estimación fueron iguales a cero, los errores de auto-asignación corregida presentaron valores de 0 y 10,3% para las muestras de juveniles de origen oceánico y estuarino, respectivamente (Tabla 53).

Isótopos estables

Al igual que en el caso de los metales, el análisis de isótops estables presentó un alto potencial discriminante. Con errores de estimación practicamente iguales a cero, los errores de auto-asignación corregida presentaron valores de 0 y 6,7% para las muestras de juveniles de origen oceánico y estuarino, respectivamente (Tabla 54).

Estimación de las contribuciones de cada área de crianza a cada unidad de manejo

De las tres fuentes de información analizadas, los índices basados en microincrementos diarios no cumplieron a cabalidad los criterios de exactitud, precisión y consistencia definidos previamente, siendo, por tanto, excluidos del modelo final de estimación de tasas de auto-reclutamiento y mezcla. Este modelo, basado entonces en metales e isótopos estables, estimó tasas de auto-reclutamiento de 6% para Calbuco (origen estuarino) y de 97-99% para Corral y Talcahuano (Tabla 55).







Tabla 52. Métricas de evaluación del potencial discriminante de los índices micro-estructurales G21-40 (grosor medio anillos diarios 21-40) y R21-40 (radio medio anillos diarios 21-40): i) estimación de las contribuciones estimadas de cada origen a cada mezcla de juveniles (valor esperado=1.0), ii) auto-asignación corregida considerando correlación dentro de lances y validada mediante una aproximación "de navaja", excluyendo una observación a la vez, y iii) consistencia, definida como el porcentaje de adultos cuya distancia de Mahalanobis al centroide más cercanos fue inferior a 2,5.

Origen	i. Contribución estimada			ii. Auto-	iii. Consistencia		
	Estuarino	Océanico	Error (%)	Estuarino	Océanico	Error (%)	(%)
Estuarino	0,997	0,003	0,3	28	37	56,9	91,1
Oceánico	0,051	0,949	5,1	16	104	13,3	48,3

Tabla 53. Métricas de evaluación del potencial discriminante de las concentraciones relativas de Li, B, Mg, Zn, Sr, Sn y Ba: i) estimación de las contribuciones estimadas de cada origen a cada mezcla de juveniles (valor esperado=1.0), ii) auto-asignación corregida considerando correlación dentro de lances y validada mediante una aproximación "de navaja", excluyendo una observación a la vez, y iii) consistencia, definida como el porcentaje de adultos cuyas distancias de Mahalanobis al centroide más cercanos fue inferior a 2

Origen	i. Contribución estimada			ii. Auto-	ii. Auto-asignación corregida			
	Estuarino	Océanico	Error (%)	Estuarino	Océanico	Error (%)	(%)	
Estuarino	1,000	0,000	0,0	26	3	10,3	51,8	
Oceánico	0,000	1,000	0,0	0	65	0,0	72,5	

Tabla 54. Métricas de evaluación del potencial discriminante de las concentraciones relativas δ^{13} C y δ^{18} O: i) estimación de las contribuciones estimadas de cada origen a cada mezcla de juveniles (valor esperado=1.0), ii) auto-asignación corregida considerando correlación dentro de lances y validada mediante una aproximación "de navaja", excluyendo una observación a la vez, y iii) consistencia, definida como el porcentaje de adultos cuya distancia de Mahalanobis al centroide más cercanos fue inferior a 2,5

Origen	i. Contribución estimada			ii. Auto-	iii. Consistencia		
	Estuarino	Océanico	Error (%)	Estuarino	Océanico	Error (%)	(%)
Estuarino	0,999	<0,001	<0,1	14	1	6,7	79,3
Oceánico	<0,001	0,999	<0,1	0	87	0,0	86,8







Tabla 55. Contribución estimada de áreas de crianza estuarinas y oceánicas a las mezclas de adultos de sardina común *Strangomera bentincki* por zona de pesca. Estimaciones del modelo de mezcla realizada mediante algoritmo EM condicionado a las medias observadas en los juveniles. Errores estándar estimados por bootstrap

Zona de pesca	Fuente de información	Origen (Zona de crianza)		
		Estuarino	Océanico	Error estándard
Calbuco	Microincrementos diarios	67.0%	32.8%	28.2%
	Metales	5.1%	94.9%	21.2%
	Isótopos estables	6.9%	93.1%	25.8%
	Integrado Metales + Isótopos	6.0%	94.0%	11.8%
Corral	Microincrementos diarios	0.0%	100.0%	28.2%
	Metales	3.6%	96.4%	17.8%
	Isótopos estables	2.9%	97.1%	17.1%
	Integrado Metales + Isótopos	3.2%	96.7%	8.7%
Talcahuano	Microincrementos diarios	0.0%	99.9%	<0.001
	Metales	0.0%	100.0%	<0.001
	Isótopos estables	0.0%	99.9%	<0.001
	Integrado Metales + Isótopos	0.0%	99.9%	< 0.001

6.3.2 Análisis de conglomerados espaciales

El análisis de conglomerados espaciales de los valores de δ^{13} C y δ^{18} O observados en las regiones nucleares de los otolitos de peces juveniles sugirió la existencia de tres conglomerados de juveniles (modelo más informativo, Tabla 56), los cuales coincidieron sólo parcialmente con la agrupación definida por las zonas de pesca. De esta manera, se identificó un primer conglomerado distribuido, principalmente, entre Talcahuano e Isla Mocha, pero con algunos miembros identificados al sur de esta Isla. Un segundo conglomerado se ubicó principalmente. entre Isla Mocha y Corral, pero con lances asociados en la costa occidental (Chiloé Insular) del Golfo de Ancud y un tercer conglomerado, limitado al Seno de Reloncaví y a los fiordos Reloncaví y Comau (Figura 39).







Tabla 56. Análisis comparativo de modelos alternativos de agrupamiento de los lances con presencia de juveniles en conglomerados espaciales

Número de conglomerados	Número de parámetros	log-verosimilitud	DIC	ΔDIC	Probabilida d wDIC
3	80	55,3	-216,5	0,0	1,00
2	74	54,1	-198,1	18,5	0,00
1	68	26,5	-105,5	111,1	0,00



Figura 39. Distribución espacial de lances con presencia de juveniles de sardina común *Strangomera bentincki*, agrupados en conglomerados definidos en función de los valores isotópicos δ^{13} C y δ^{18} O observados en secciones nucleares de otolitos







6.4 OBJETIVO ESPECÍFICO Nº 4.5. Comparar mediante análisis multi-metodológico, la hipótesis de una posible unidad demográfica de anchoveta en aguas interiores de la Región de los Lagos

6.4.1Análisis Químico de Otolitos

Composición elemental e isotópica de los otolitos

Los valores observados y las pruebas de hipótesis relacionadas con el análisis univariado de la composición elemental de las secciones nucleares de otolitos de peces juveniles mostraron que solo algunos metales presentaban diferencias relevantes en sus valores medios entre zonas, como fue el caso del Mn55 y del Sr88. El Mn55 mostró concentraciones mucho mayores en el MIC ($4,5\pm1,10$ EE) que en las zonas 1, 2 y 3 ($2,7\pm1,12,6\pm1,1$ y 1, $6\pm1,1$), respectivamente (Figura 40, Tabla 57). El análisis multivariado de otolitos de peces juveniles, mostró que el modelo más informativo fue aquel que consideró cuatro fuentes separadas de origen, representadas por las tres zonas de estudio (DIC= 1772,8). El modelo nulo que consideró sólo una fuente de origen (Zona 1+2+3+MIC) fue el modelo menos informativo (DIC= 1951,3; Tabla 48).









Figura 40. Concentraciones de Li⁷, Mg²⁵, Mn⁵⁵, Sr⁸⁸ y Ba¹³⁸ relativas al ⁴³Ca (µg·g -1) en secciones nucleares de otolitos de juveniles de anchoveta *Engraulis ringens.* Zona 1=Arica-Antofagasta; Zona 2=Atacama-Coquimbo; Zona 3=Valparaíso -Los Lagos y MIC: ar Interior de Chiloé. Letras distintas indican diferencias significativas (p<0.05). Letras distintas indican diferencias de medias de acuerdo a la hipótesis más informativa, dada una probabilidad (peso de Akaike) >0.67







Tabla 57. Medias ajustadas (X) de las concentraciones de Li ⁷ , Mg ²⁵ , Mn ⁵⁵ , Sr ⁸⁸ y Ba ¹³⁸ relativas al ⁴³ Ca (µg·g -1) en
secciones nucleares de otolitos de juveniles de anchoveta <i>Engraulis ringens</i> . EE=error estándar.

Elemento	Medias ajustadas ± EE									
	Zona 1	Zona 2	Zona 3	MIC						
Li ⁷	7,9 ± 2,69	10,7 ± 2,69	10,4 ± 2,69	8,0 ± 2,69						
Mg ²⁵	0,78 ± 0,200	0,57 ± 0,200	0,94 ± 0,200	0,59 ± 0,200						
Mn ⁵⁵	2,7 ± 1,10	2,6 ± 1,10	1,6 ± 1,10	4,5 ± 1,10						
Sr ⁸⁸	1,2 ± 0,15	1,0 ± 0,15	0,8 ± 0,15	1,0 ± 0,15						
Ba ¹³⁸	0,38 ± 0,158	0,59 ± 0,158	0,33 ± 0,158	0,55 ± 0,158						

Tabla 58. Comparación de modelos multivariados (GLMM) donde las concentraciones de de Li⁷, Mg²⁵, Mn⁵⁵, Sr⁸⁸ y Ba¹³⁸ relativas al ⁴³Ca en otolitos de ejemplares juveniless de anchoveta *Engraulis ringens* es explicada por distintas hipótesis sobre la segregación de las zonas de origen de las muestras. Zona 1: Arica-Antofagasta, Zona 2: Atacama-Coquimbo, Zona 3: Valparaíso-Los Lagos y MIC: Mar Interior de Chiloé.; DIC=Criterio de Información de Devianza (Hadfield, 2010)

Hipótesis	Número de parámetros	log-verosimilitud	DIC	ΔDIC	Probabilid ad wDIC
Z1 / Z2 / Z3 / MIC	290	-824,8	1772,8	0,0	0,988
Z1+Z2 / Z3 / MIC	260	-837,8	1786,6	13,8	<0,001
Z1 / Z2+Z3 / MIC	260	-839,8	1789,4	16,6	<0,001
Z1+Z2+Z3 / MIC	230	-857,5	1812,4	39,6	<0,001
Z1 / Z2 / Z3+MIC	260	-885,4	1877,5	104,7	<0,001
Z1+Z2 / Z3+MIC	230	-894,9	1887,3	114,6	<0,001
Nulo (Z1+Z2+Z3+MIC))	196	-929,9	1951,3	178,5	<0,001

Para el caso de los isótopos estables se debió testear una cuarta hipótesis, donde el modelo más verosímil fue el que separó el Mar Interior de Chiloé en dos Zonas una insular (MIC1) y otra continental (MIC2). Se encontró evidencia de diferencias univariadas en las secciones nucleares de otolitos de peces juveniles entre zonas de muestreo en las concentraciones medias de ambos isótopos estables. Para el caso de δ^{13} C, se







observan diferencias entre las Zona 1 y 2 del resto de las zonas, que presenta valores medios más bajos que las otras zonas. Por otra parte, se encontró diferencias en los valores medios de δ^{18} O en todas las zonas siendo el MIC2 el que presenta el valor medio más bajo (Figura 41).

El análisis multivariado de isótopos estables de otolitos de peces juveniles, mostró que el modelo más informativo fue aquel que consideró cuatro fuentes separadas de origen, representadas por las tres zonas de estudio Zona 1, Zona 2, Zona 3 más MIC1 y MIC2 (DIC= 79,8). El modelo nulo que consideró sólo una fuente de origen (zona I+II+II) fue el modelo menos informativo (DIC= 193,1; Tabla 59).



Figura 41. Concentraciones relativas de ¹³C (panel izquierdo) y ¹⁸O (panel derecho) por cada zona en secciones nucleares de otolitos de ejemplares juveniles de *Engraulis ringens*. Zona 1=Arica-Antofagasta; Zona 2=Atacama-Coquimbo; Zona 3=Valparaíso-Los Lagos, MIC1=Mar Interior de Chiloé insular y MIC2=Mar Interior de Chiloé continental. Letras distintas indican diferencias significativas entre zonas (p<0.05).







Tabla 59. Comparación de modelos multivariados (GLMM) donde las concentraciones relativas de isótopos estables (δ^{18} O y δ^{13} C) en otolitos de ejemplares juveniles de anchoveta *Engraulis ringens* son explicada por distintas hipótesis sobre la segregación de las zonas de origen de las muestras. Z1: Arica-Antofagasta, Z2: Atacama-Coquimbo, Z3: Valparaíso-Los Lagos, M1: Mar Interior de Chiloé insular y M2=Mar Interior de Chiloé continental. DIC=Criterio de Información de Devianza (Hadfield, 2010)

Hipótesis	Número de parámetros	log- verosimilitud	DIC	ΔDIC	Probabilid ad
					wDIC
Z1 / Z2 / Z3+M1 / M2	60	-59,2	79,8	0,0	0,999
Z1 / Z2 / Z3 / M1 / M2	66	-53,0	94,3	14,5	<0,001
Z1+Z2 / Z3+M1 / M2	54	-62,1	96,0	16,2	<0,001
Z1 / Z2+Z3 / M1 / M2	60	-58,1	96,4	16,6	<0,001
Z1+Z2 / Z3 / M1 / M2	60	-55,8	99,1	19,3	<0,001
Z1 / Z2 / Z3 / M1+M2	60	-72,7	177,8	98,0	<0,001
Z1+Z2 / Z3 / M1+M2	54	-77,2	186,2	106,4	<0,001
Z1 / Z2+Z3 / M1+M2	54	-76,7	186,9	107,1	<0,001
Z1+Z2 / Z3+ M1+M2	48	-80,2	192,0	112,3	<0,001
Nulo (Z1+Z2+Z3+M1+M2)	41	-81,0	193,1	113,3	<0,001

6.4.2 Análisis de la Microstructura de Otolitos

Características Microestructurales de los otolitos

La microestructura de otolitos sagitales de ejemplares juveniles de la anchoveta recolectados en Calbuco, presentó las tres zonas microestructurales descritas para esta especie y otros pelágicos pequeños (Figura 42). La primera zona se caracterizó por presentar microincrementos altamente resolubles, depositados a partir de una primera perturbación algo difusa, formada a aproximadamente los $7\pm1,4$ µm y que rodeó a un único primordio central, pero que se tornaron más distintivos a partir de una segunda perturbación concéntrica visible a aproximadamente a los $12\pm1,3$ µm en dirección caudal. En la mayoría de los ejemplares se observó un incremento sostenido en el grosor de los micro incrementos a medida que se progresó en edad en la zona I, variando de entre los 1- 5 µm cercanos al primordio hasta alcanzar aproximadamente entre 6 y 20 µm, para los primero 40 días de vida. La zona de transición (Zona II) formada inmediatamente con posterioridad a la zona I estuvo caracterizada por presentar una baja resolución, altamente







hialinizada, que dificultó la identificación de los anillos diarios, que resultaron levemente visibles hacia la región dorsal del otolito. La zona III, se caracterizó por presentar microincrementos resolubles y homogéneos (Figura 42). La micro-estructura de la región nuclear de los otolitos sagitales de ejemplares adultos, evidenció características similares, con incrementos altamente resolubles para los primeros 40 días de vida.



Figura 42. Fotografías bajo luz trasmitida de otolitos en posición sagital, ilustrando las zonas micro-estructurales de un ejemplar juvenil de... cm LT de la anchoveta, recolectado en la zona de Calbuco, durante el otoño del año 2013. El panel de la derecha corresponde a una magnificación alrededor de la zona nuclear. Pr: primordio

Perfiles de grosores y radios

Un análisis comparativo entre los perfiles de grosores y radios se llevó a cabo entre ejemplares juveniles, procesados durante la ejecución del presente proyecto, con ejemplares de la misma cohorte de la zona centro-sur (Valaparaíso-Talcahuano). Un total de 51 y 112 secciones de otolitos de juveniles y 34 y 40 secciones de otolitos de adultos, estuvieron disponibles para este análisis para Calbuco y la zona centro-sur,







respectivamente. La base de datos correspondió a un diseño longitudinal balanceado hasta el día 40, con un total de 17.940 registros. Los MLEM con pendiente e intercepto aleatorios ajustados para juveniles de origen conocido, evidenciaron que la zona geográfica tuvo efecto significativo en explicar las variabilidades en el grosor y radio para los primeros 20-40 días de vida de la especie, y donde la zona de Calbuco mostró los registros medios de ambas variables significativamente mayores (Figura 43).



Figura 43. Perfiles promedios de radios y grosores por zona geográfica, para ejemplares juveniles (paneles superiores) y adultos (paneles inferiores) de la anchoveta

Las ANOVA derivadas de los MLEM demostraron que existieron diferencias significativas en el grosor y en el radio, tanto en juveniles como en adultos entre ejemplares colectados en la zona centro-sur y Calbuco, donde el factor zona incorporado como efecto fijo explicó el 41, 50, 33 y 52 % de la variabilidad, para el grosor en juveniles, radios en adultos, grosor en adultos y radios en adultos, respectivamente (Tabla 60).







Tabla 60. Resumen de las fuentes de variación y significancia de un ANOVA derivada de cuatros modelos lineales de efectos mixtos con intercepto y pendiente aleatorios, ajustados a los grosores y radios medidos entre los días 21 y 46, en ejemplares de la anchoveta recolectados en la zona centro-sur y en Calbuco. Var= Variable; FV=Fuente de variación; SC=Suma de cuadrados; C:M Cuadrados medios; GLd=Grados de libertad de denominador

	Fuente de					
Variable (estado)	Variabilidad	SC	СМ	GLd	F	Pr(> t)
Grosor (juveniles)	Zona	7.328	7.328	162	202.44	< 2.2E-16
	Ln (Edad)	11.467	11.467	162	316.81	< 2.2E16
Radio (juveniles)	Zona	0.054	0.054	162	162.38	< 2.2e-16
	Ln (Edad)	2.523	2.523	162	7565.72	< 2.2e-16
Grosor (adultos)	Zona	2.521	2.521	68	72.66	2.45E-12
	Ln (Edad)	3.248	3.248	68	93.64	2.025E-14
Radio (adultos)	Zona	0.054	0.054	162	162.38	< 2.2E-16
	Ln (Edad)	2.523	2.523	162	7565.72	< 2.2E-16

Capacidad discriminatoria del grosor y radio

La capacidad discriminatoria del grosor y radio paras las muestras de juveniles se evaluó a través de un ADL, acompañado de un análisis multivariado, usando la base de datos truncada entre los 20 y 40 días de vida balanceada y transformada, siguiendo los mismos procedimientos aplicados en sardina común. Se probaron varias combinaciones de ADL, donde los con una variable exploratoria única y con dos variables fueron los que mostraron la mayor capacidad para discriminar de forma significativa los juveniles entre las dos zonas geográficas, con porcentajes de clasificaciones correctas cercanas al 90%. En la Tabla 58 se muestra un caso ilustrativo con un modelo de dos variables, que evidenció resultados similares tanto en juveniles como en adultos.

Tabla 61. Resúmenes derivados de los ADL, con matrices de clasificación originales y con validación cruzada, para evaluar la capacidad del grosor y radio de otolitos sagitales, para discriminar juveniles (a) y adultos de anchoveta, recolectados en la zona centro-sur (CS) y Calbuco (Cal). Los porcentajes de clasificación fueron corregidos utilizando una aproximación Jacknife. Fa: Estadístico F aproximado; WL: Wilk's Lamda

			C	riginal		Validada					
	Modelo	Zona	Cal	CS	%	Cal	CS	%	Fa	WL	Р
(a)	$Z=\alpha+\beta 1\times LnG_{20}$	Calbuco	48	3	94	48	3	94	98,79 0	,46(1,160)	<0,001
	$_{40}+\beta 2\times LnR_{20}$	CS	13	98	88	13	98	88			
	40 1 20	Total	61	101	90	61	101	90			
(b)	$Z=\alpha+\beta 1\times LnG_{20}$	Calbuco	26	3	90	25	4	86	32,37 0	,5(1,66)	<0,001
	$_{40}+\beta 2\times LnR_{20}$	CS	3	36	92	3	36	92			
		Total	29	39	91	28	40	90			







6.4.3 Análisis del contorno de los otolitos

La forma promedio del otolito de anchoveta adulta es similar entre zonas. Sin embargo, pequeñas diferencias se observan en la reconstrucción del otolito entre en los 150° (en la excisura entre el rostro y anti-rostro) y los 220° (Figura 44). Estas diferencias en el contorno, son confirmadas por el promedio de los coeficientes de Wavelet ploteados para cada coordenada polar. Los valores más altos muestran los grados en que existe una mayor diferencia en los contornos (Figura 45).



Figura 44. Contorno promedio de los otolitos de anchoveta de Talcahuano (TH), Corral (CR) y Calbuco (CB), basados en la reconstrucción de Fourier (A) y Wavelet (B), para adultos de la cohorte 2015-2016. El número representa el ángulo en grados basado en las coordenadas polares de Wavelet. El punto central de los ejes es el centroide del otolito o punto central de las coordenadas polares.



Figura 45. Promedio con su desviación estándar de los coeficientes de Wavelet con el ángulo en grados para todos los otolitos combinados de adultos de la cohorte 2015-2016. ICC corresponde a la proporción de la varianza entre grupos o correlación entre clases (línea solida).

El resultado del análisis canónico de coordenadas principales de los coeficientes de Fourier y Wavelet del contorno de los otolitos de adultos de anchoveta, muestra en los gráficos de las puntuaciones canónicas, la proximidad espacial de la forma de los otolitos entre las zonas Arica-Antofagasta con Caldera-Coquimbo y la distancia de estas dos con respecto a Talcahuano y Calbuco, como también la distancia entre Talcahuano y Calbuco (Figura 46). El test de ANOVA-like de permutaciones muestra que no existen diferencias significativas entre las zonas (Tabla 62).

Tabla 62. Resultado del test ANOVA-like de permutaciones de las puntuaciones canónicas de los coeficientes de Fourier y Wavelet de la forma de los otolitos de adultos de anchoveta entre las zonas de Talcahuano, Coral y Calbuco, para la cohorte 2015-2016.

		Gl	Varianza	F	P-value
urier	Modelo	3	0,264	22,81	0.001
Foi	Residual	170	0,655		
ivelet	Modelo	3	19,38	11,0	0,001
еM	Residual	170	99,68		









Figura 46. Puntuaciones canónicas del análisis CAP de los coeficientes de Fourier (A) y Wavelet (B) del contorno de los otolitos de adultos de anchoveta de la cohorte 2015-2016. AA corresponde a la zona Arica Antofagasta, CC a Caldera-Coquimbo, TH a Talcahuano y CB a Calbuco







7. ANALISIS Y DISCUSION DE RESULTADOS

7.1 Análisis de la Química de Otolitos

Los resultados obtenidos permiten validar la utilización de modelos discriminantes basados en la concentración relativa de metales (Li, B, Mn, Zn, Sr y Ba) y el uso de isótopos estables (δ^{13} C y δ^{18} O) para la identificación del origen de individuos en el Océano Pacífico sur oriental, considerando que la incorporación de estos elementos e isótopos no es al azar, sino qe refleja la concentración de ellos en el medioambiente y/o es afectada por variables como la salinidad y la temperatura(Campana & Thorrold 2001; Elsdon & Gillanders 2002; Campana 2005; Elsdon *et al.* 2008) lo que permite utilizarlos para reconstruir la historia ambiental del pez y sus patrones migratorios lo que permite la identificación de unidades demográficas (Thorrold *et al.* 1997b; Secor 1999; Campana 2005). Los datos permitieron determinar los vectores de medias y las matrices de varianza-covarianza que definen cada una de las zonas de origen o crianza de sardina común, datos que posteriormente se utilizaron para estimar las proporciones de mezcla (o contribuciones) de cada grupo al stock adulto presente en cada una de las zonas de interés (Niklitschek & Darnaude, 2016).

Los principales métodos de identificación de unidades demográficas o stocks a partir del análisis químico de otolitos se basan en la cuantificación de las concentraciones de metales, principalmente Ba, Sr, Mg y Mn (Campana 1999), y de las concentraciones relativas de isótopos estables, principalmente de carbono-13 (δ^{13} C), oxígeno-18 (δ^{18} O) y estroncio-87 (δ^{87} Sr). La concentración relativa de estroncio (Sr/Ca) es un indicador de salinidad y temperatura, existiendo una relación positiva respecto de la salinidad y de forma algo más compleja, pero en general negativa, respecto de la temperatura (Elsdon & Gillanders 2003, 2006). Lo contrario ocurre con Ba, cuya presencia en otolitos (Ba/Ca) mantiene una relación negativa con la salinidad del ambiente, dando cuenta de ambientes con baja concentración salina (Elsdon & Gillanders 2005). Los niveles de δ^{18} O en el otolito son directamente proporcionales a su concentración en el hábitat y, de esta manera, se encuentra positivamente correlacionada con la salinidad, pero negativamente correlacionado con la temperatura del mar. Aunque los niveles de δ^{13} C en el otolito son afectados por su concentración en el agua de mar, no existe una proporcionalidad directa ya que el δ^{13} C en el otolito es afectado también fuertemente por la composición de la dieta, el nivel metabolismo y la actividad reproductiva (Kalish 1991; Wurster et al. 1999; Rooker & Secor 2004).

Recientemente ha aumentado la evidencia científica sobre la potencia discriminante de metales e isótopos estables. También existe evidencia no publicada que, al menos en ciertas poblaciones y hábitats,







los isótopos estables tienden a alcanzar mayor potencia estadística con un número equivalente de muestras. Este ha sido, por ejemplo, el caso de la merluza de tres aletas alrededor de Sudamérica (Niklitschek *et al*. 2008) y del atún de aleta amarilla en el Atlántico norte (D. Secor, com. pers.). El alto potencial resolutivo de esta técnica ha sido también destacado por otros autores, incluyendo los trabajos de Thresher (1999) y Volpedo et al. (2006).

Tanto el análisis de la composición elemental como de la composición isotópica de otolitos de juveniles de S. bentincki mostraron diferencias entre las zonas oceánicas y estuarinas, áreas que presentan diferencias ambientales lo suficientemente pronunciadas y prolongadas como para inducir marcas químicas reconocibles y propias de cada zona (Campana 1999). También se evidenció cierto grado de movilidad o mezcla entre zonas a lo largo del primer año de vida, lo que se puede observar en las composiciones elementales e isotópicas en las secciones nucleares de los otolitos de juveniles y adultos.

Se encontraron diferencias en la composición elemental e isotópica entre las secciones nucleares y los bordes de los otolitos de adultos, indicando la existencia de cambios de hábitat dentro de zonas. La disminución de las concentraciones de ⁸⁸Sr y ²⁴Mg y el aumento de δ^{18} O en los bordes de los otolitos de adultos, dentro de cada zona, sugieren el desplazamiento a hábitats más fríos, ya sea por su mayor proximidad a zonas de surgencia y/o a su mayor profundidad que las zonas de crianza, algo similar a lo observado en anchoveta en la zona oceánica (Garcés *et al.* 2019) y en el presente trabajo (objetivo 5). Si bien existen trabajos que indican que las concentraciones de Mg en el otolito podrían estar regulados de manera fisiológica y que no sería un indicador ambiental confiable (Martin & Thorrold 2005; Woodcock *et al.* 2012), otros trabajos indican una correlación positiva entre este elemento y la temperatura del agua de mar (Schuchert *et al.* 2010; Javor & Dorval 2017; Cuevas *et al.* 2019). De ser así, en este caso, es posible que procesos fisiológicos sean más importantes que los efectos del ambiente para este metal, sin embargo, otros marcadores como ⁸⁸Sr y δ^{18} O si permiten identificar con mayor seguridad estos cambios de hábitat (Begg & Weidman 2001; Martin et al. 2004; Elsdon & Gillanders 2006).

La composición elemental analizada en el borde de otolitos de peces adultos, entregó evidencia, de cierto grado de mezcla entre zonas en la etapa adulta de *S. bentincki*. En general, el análisis de la composición isotópica y elemental en otolitos, entregó resultados consistentes entre sí y las diferencias observadas entre éstas, se pueden atribuir a la diferente resolución entregada por cada metodología. Por otro lado, se observaron diferencias entre periodos en la composición elemental en otolitos. Esto puede ser relacionado







a la existencia de variación inter-anual de las condiciones ambientales y/o al comportamiento migratorio de la especie.

Las señales isotópicas, por su parte, mostraron dos zonas de origen, una estuarina y otra oceánica donde tanto los individuos de Corral como los de Talcahuano tienen una clara señal oceánica. Los juveniles capturados en Calbuco mostraron resultados ampliamente variables que podría estar indicando la presencia de juveniles que migraron tempranamente hacia el Mar Interior de Chiloé o nacieron en ese lugar. Análisis genéticos realizados con alozimas ya habían detectados leves diferencias en las muestras de sardina común procedentes del Mar Interior de Chiloé versus muestras de la zona de Talcahuano y de San Antonio (Galleguillos et al. 1997).

Las señales isotópicas de δ^{18} O, presentó mayores valores medios y menor variabilidad en zonas oceánicas lo que podría ser explicado por la utilización de hábitats de crianza más oceánicos y menos variables (espacial y/o temporalmente) que los hábitats estuarinos como ocurriría con parte de las muestras procedentes de en Calbuco. La mayor variabilidad observada en los valores de δ^{13} C para la zona de Calbuco sugiere la existencia de cambios importantes en la productividad del ecosistema (Quay *et al.* 2003) y/o en la disponibilidad relativa de presas (Gauldie 1996) para sardina común, esto considerando la importancia del efecto de la dieta para este último isótopo (Begg & Weidman 2001).

De manera alternativa a las explicaciones ya formuladas, las diferencias encontradas entre las medias de las regiones nucleares de los juveniles y los adultos podrían resultar de procesos selectivos asociados a la menor o mayor sobrevivencia de juveniles que utilicen determinados fragmentos del hábitat de crianza. Las diferencias químicas encontradas entre las regiones nucleares y marginales de los otolitos adultos muestran evidencia de migraciones ontogenéticas entre hábitats de crianza y alimentación, las cuales podrían tener un sentido horizontal hacia aguas más oceánicas y/o vertical hacia aguas más profundas, pero en cualquier caso más saladas que las áreas de crianza. Ambas migraciones serian consistentes con el conocimiento disponible para esta especie en aguas interiores (Contreras *et al.* 2014).

7.2 Análisis de la Microestructura de Otolitos

La caracterización de la micro-estructura de juveniles de la sardina común evidenció dos hallazgos contrapuestos, por una parte, una elevada resolución de los micro incrementos dentro del primer y parte de segundo mes de vida (i.e., Zona I), que contrastó con la perdida de resolución en la secuencia de los micro-incrementos a medida que los ejemplares incrementaron en edad (Zonas II & III). La mayor resolución micro-estructural en la Zona I, es consistente con los hallazgos reportados por Cerna *et al.* (2015), para la






misma especie en la zona centro sur de Chile y también se alinean con los hallazgos reportados para otras especies de clupeoídeos, en las fases iniciales larval y juvenil temprana (*e.g.*, Waldron 1994; Fey 2002; Plaza et al. 2006; Aldanondo et al. 2011). En contraposición, la micro-estructura durante la fase juvenil tardía fue mucho más compleja, debido a la existencia de perturbaciones, macro-bandas y discontinuidades. Es importante destacar que la mayor complejidad en la micro-estructura de la fase juvenil tardía de peces teleósteos en un hecho reconocido, debido a que en esta etapa es donde se concentra el mayor crecimiento somático y también del otolito (Campana et al. 1992; Panfili et al. 2002). Así por ejemplo en algunas especies de crecimiento rápido, se ha validado que las macro-bandas de mayor grosor y los micro-incrementos más finos en su interior, corresponden a los micro-incrementos diarios y subdiarios, respectivamente (e.g., Cermeño et al. 2003; Cermeño et al. 2008; Plaza et al. 2019). Sin embargo, es importante enfatizar también, que los micro-incrementos muy finos pueden agregarse en cúmulos de micro-incrementos (bandas de mayor grosor), cuando el crecimiento es muy reducido, dando una falsa apariencia de secuencialidad de estas bandas (Campana & Jones 1992). En el presente estudio esta situación fue observada principalmente hacia el eje posterior de los otolitos, porque hacia el rostro la secuencia de anillos de menor grosor fue mucho más resoluble. Por consiguiente, en ausencia de un estudio de validación de la periodicidad de formación de los micro-incrementos, es razonable inferir que las macro-bandas observadas corresponden a cúmulos de micro-incrementos diarios agregados, que sólo se visualizan de forma independiente en el eje de mayor área hacia el rostro.

La mayor resolución reportada en la zona I, fue también evidente en la micro-estructura de otolitos de peces adultos, lo que constituye un hallazgo promisorio, porque los indicadores registrados en los juveniles, también perduran en la fase adulta, aspecto que también fue reportado para sardina austral y anchoveta (Niklitschek *et al.* 2018; Niklitschek & Toledo 2021). Hasta la fecha prácticamente no existen estudios que hayan intentado revelar la micro-estructural larval y juvenil temprana en otros peces teleósteos de otras latitudes, a partir de peces adultos, por lo que se ignora si es una característica es factible de revelar sólo en peces de vida corta, con otolitos poco voluminosos, o si trataría de una generalidad, sólo limitada por una incapacidad metodológica de preparación de otolitos muy grandes a nivel micro-estructural.

El análisis de perfil de grosores y radios a nivel micro-estructural evidenciaron diferencias aparentes, a partir de la tercera semana de vida entre zonas. Estas diferencias se hicieron más evidentes después de la tercera semana y hasta los primeros 45 días, donde los MLEM evidenciaron que las zonas de Talcahuano y Corral se diferenciaron significativamente de Calbuco, que fue donde se apreciaron los







registros más bajos. Es importante destacar que los resultados derivados de este tipo de enfoque son robustos, porque incorpora toda la variabilidad individual en función de las zonas que actúan como factores fijos. Estos resultados fueron también fueron consistentes con los MANOVA asociados a los análisis discriminantes lineales (ADL), que evidenciaron diferencias significativas entre zonas, cuando se usaron indicadores de grosores y radios promedios, para el mismo periodo. Los resultados derivados de los modelos discriminantes construidos a partir de los indicadores micro-estructurales en juveniles de origen conocido, respalda la hipótesis de dos orígenes natales, uno estuarino asociado a Calbuco y uno oceánico asociado a Talcahuano y Calbuco, donde se validó que aproximadamente el 70% de los ejemplares juveniles analizados se mantuvieron asociadas a esas dos macro-zonas, durante parte de su segundo mes de vida.

Es importante destacar que el crecimiento en los estadios tempranos de peces teleósteos, es altamente dependiente de la temperatura del mar que impacta las tasas metabólicas de los individuos y condiciona también las tasas de bio-mineralización de sus otolitos (e.g., Mosegaard *et al.* 1988; Wright 1991; Hussy *et al.* 2020). Otro forzante importante son los cambios en la productividad biológica, que inciden en disponibilidad de alimento para larvas y juveniles (Autores). Por ello se espera que el crecimiento somático temprano varíe en función del periodo de nacimiento, en función de la variabilidad estacional de estas variables (e.g., Hernández *et al.* 2020). En este contexto es bien conocido que la zona centro-sur de Chile, principalmente entre los 35–40°S, presenta elevados niveles de productiva primaria (rango 5–10 g Cm⁻² d⁻¹; Escribano & Morales 2012), particularmente en las zonas costeras, durante las estaciones de primavera y verano (Thiel *et al.* 2007; Escribano & Morales 2012). Las zonas estuarinas del mar interior de Chiloé, también tiene un ciclo de productividad similar, pero altamente impactada por el ingreso de agua dulce, donde los mayores niveles de productividad reportados para esta zona alcanzan los 4 gC m⁻² d⁻¹ (Iriarte *et al.* 2007). Si bien estos niveles de productividad son considerados elevados en un contexto de ecosistema de altas latitudes y temperaturas más frías, las diferencias siguen siendo marcadas, lo que puede estar explicando las menores tasas de crecimiento de los juveniles en la zona de Calbuco.

En el presente no fue posible datar la totalidad de los juveniles analizados, debido a la reducción del crecimiento en la fase juvenil tardía. Por ello no fue posible verificar si ejemplares provenientes de las tres zonas contrastadas provinieron de cohortes de nacimiento consistentes. Sin embargo, la submuestra analizada permitió evidenciar que los ejemplares analizados tuvieron fechas de nacimiento que fluctuaron de entre mediados de primavera de 2017 e inicios del verano de 2018, lo que es indicativo que no todos los ejemplares estuvieron sujetos a las mismas condiciones de temperatura y productividad. Si a pesar de esta variabilidad potencial, las tendencias centrales evidenciaron la existencia de estos dos tipos de orígenes







natales, es razonable inferir que estas diferencias se acrecentarían si se tuviese la oportunidad de comparar el crecimiento temprano entre las tres zonas contrastadas, para una misma cohorte de nacimiento mensual.

Un hallazgo distintivo fue que el crecimiento somático temprano reconstruido a partir de otolitos de adultos, se diferenció más claramente entra las zonas extremas, alcanzando aproximadamente un 75% de porcentaje de segregación entre las zonas de origen oceánico (Talcahuano-Corral) y la zona estuarina del mar interior de Chiloé. La mayor capacidad discriminatoria del grosor y radio en las fases tempranas observadas en ejemplares adultos, ha sido también observada en estudios previos para la sardina austral y la anchoveta (Niklitschek *et al.* 2018; Niklitschek *et al.* 2021). En este contexto, es importante destacar que los ejemplares adultos son los que verdaderamente sobrevivieron a esas fases iniciales vulnerables (Anderson 1988) Por lo tanto, parece razonable inferir estos sobrevivientes debiesen provenir mayoritariamente de periodos de nacimientos similares y consistentes, lo que se traduciría en una menor variabilidad del crecimiento y consecuentemente en una mayor capacidad discriminatoria entre zonas.

Es importante destacar también, que contrariamente a lo evidenciado en fases posteriores, en las primeras tres semanas el crecimiento diario del otolito fue homogéneo entre zonas, de forma similar a los reportado recientemente para sardina austral, para las regiones Los Lagos y de Aysen (Niklitschek *et al.* 2021). Más aún los grosores y radios reconstruidos a partir de juveniles no variaron significativamente para las tres semanas de vida, para la anchoveta de tres zonas ampliamente distanciadas geográficamente a lo largo de la costa de Chile (Niklitschek *et al.* 2018). Por ello, estos autores han inferido que más que un origen común, los resultados estarían asociados a la ontogenia larval. Por ejemplo, es bien conocido que las larvas de peces pelágicos pequeños en latitudes templadas y altas, eclosionan muy poco desarrolladas y a un tamaño muy pequeño, los que se traduce en crecimientos larvales reducidos (Campana *et al.* 1987; Garrido *et al.* 2015), independiente del área geográfica en que habiten.

7.3 Análisis morfométrico de otolitos

El perfil de cambio de los índices de forma con respecto a la longitud del pez, a través de un modelo GAM, busca identificar la longitud o tamaño del pez en el cual la forma del otolito de sardina común se estabiliza (Tuset *et al.* 2003; Curin-Osorio *et al.* 2012; Cerna *et al.* 2019). Los resultados mostraron que la forma del otolito se estabiliza después que el pez alcanza la talla media de madurez, que es de 10,7 cm LT de acuerdo con Bustos & Cubillos (2016). Este resultado confirma que el análisis de forma de los otolitos en peces mayores a 11,5 cm LT, es decir a partir del primer año de vida, es adecuado para determinar la existencia de distintas unidades demográficas, lo cual es coherente con los criterios establecidos por Cadrin (2000).







El análisis de devianza (ANDEVA) del GAM que modela los cambios en los índices de forma respecto de la longitud del pez como covariable, y la zona como predictores, evidenció para tres índices, Factor de Forma, Circularidad y rectangularidad, mostró diferencias significativas entre Talcahuano y Calbuco, no así entre Corral y Calbuco. Los otros dos índices no muestran diferencias entre zonas. Este resultado se debe tomar con precaución, puesto que, la falta de discriminación de los índices de forma podría ser explicado también por la limitación del método empleado. Los índices de forma consideran en el cálculo medidas básicas (longitud, ancho, área, perímetro), que contienen poca información sobre la forma o contorno del otolito. Las relaciones entre las variables geométricas, longitud, ancho, área y perímetro, que constituyen los índices de forma, es probable que reflejen en mayor proporción, cambios asociados a la ontogenia del individuo que la influencia ambiental. Además, la devianza explicada fue baja, solo el Factor de Forma y la Circularidad alcanzaron valores cercanos al 50%.

El análisis del contorno del otolito de sardina común con los métodos de Fourier y Wavelet produjo resultados similares en términos de la comparación general de la reconstrucción del contorno promedio del otolito, lo cual es adecuado para discriminar grupos. Sin embargo, el método de Wavelet permitió también detectar la región específica del otolito donde ocurren las diferencias, usando como referencia el ángulo del contorno del otolito (Libungan & Páisson 2015). En este contexto, es importante subrayar que la estimación de la calidad en la reconstrucción del contorno del otolito de peces juveniles y adultos, a partir de los coeficientes de Fourier y Wavelet, fue alta, ya que, solo fue necesario el uso de 12 armónicos de Fourier (45 coeficientes) y 5 niveles de Wavelet para explicar el 98,5% de la varianza. Esto permitió disponer en la mayoría de los casos, de un número de variables predictoras (coeficientes) menor que el número de otolitos usados en la comparación, requisito necesario para la aplicación de los análisis multivariados.

Los resultados derivados de los análisis de Fourier y Wavelet, demostraron que la forma de los otolitos de peces juveniles y adultos de las zonas de Talcahuano, Corral y Calbuco no son diferentes entre sí, tanto, a partir del análisis canónico de coordenadas principales como el test ANOVA de permutaciones, aplicado sobre los coeficientes de Fourier y Wavelet. Este resultado es confirmado con el análisis de contorno, que en el caso de Wavelet advierte una clara sobreposición del contorno medio de los otolitos entre las tres zonas. La no existencia de diferencia significativas entre los otolitos, en ambas etapas de la historia de vida, puede tener dos posibles explicaciones: la primera sugeriría que los peces corresponden a una misma unidad demográfica, con una zona de origen en común, a partir de la cual ocurría un posterior desplazamiento temprano de los peces (larvas o pre-reclutas) hacia cada una de las zonas. La segunda







posible explicación se basa en que, aun siendo unidades demográficas distintas, las condiciones ambientales similares de sus hábitats unida a los factores genéticos que determinan la forma de los otolitos, no permitiría el surgimiento de fenotipos distintos del contorno del otolito de sardina común, que podrían tener áreas de desove independientes.

En el presente estudio también se analizó el crecimiento considerando los incrementos anuales presentes en los otolitos, basado en que este indicador contiene una respuesta biológica que integra los efectos intrínsecos (ontogenéticos) y extrínsecos (ambiental). Se aplicaron modelos de efectos mixtos, debido a que este método es suficientemente flexible para testear variaciones dentro y entre individuos (Dingemanse & Dochtermann 2013), y a nivel poblacional (Leites *et al.* 2012), permitiendo diferenciar adecuadamente la expresión fenotípica a lo largo de un gradiente ambiental (Morrongiello & Thresher 2015). El modelo más verosímil, de los once que fueron ensayados para representar las variaciones del crecimiento, fue seleccionado, de acuerdo con AICc y Δ AICc, aquel que incluyó como efectos aleatorios en intercepto y pendiente el año de crecimiento, además de los efectos fijos: edad, zona (Z), año de formación del incremento (A) y la cohorte (CA, año de nacimiento). El modelo evidenció que la edad fue la principal variable que explicó el crecimiento de annuli de sardina común, como ocurre en casi todas las especies de peces ya que es principalmente un efecto intrínseco (genético), seguido por la cohorte, la zona y el año, lo que permite indicar que existen diferencias significativas en el crecimiento de annuli de sardina común entre edades, cohortes, años de formación del annuli y zonas de origen. La existencia de diferencias significativas en el tamaño medio de los annuli entre zonas sugiere que el patrón de crecimiento es distinto entre las tres zonas de estudio.

Los resultados derivados del análisis bio-cronológico de los annuli, fueron consistentes al encontrado con el análisis de la relación talla-edad de los peces al momento de la captura, aplicando el modelo de crecimiento de von Bertalanffy. El resultado del test de razón de verosimilitud de Kimura (Kimura 1980) mostró que existen diferencias significativas entre zonas respecto de los parámetros de crecimiento, aceptando la hipótesis nula. Aunque, es posible observar que las tallas medias a la edad, estimada con el modelo, de Talcahuano y Corral son más próximas entre sí, que las observadas para la zona de Calbuco, que presenta tamaños medios a la edad mayores. Esta mayor similitud en las tallas medias a la edad, es confirmada con la comparación de los parámetros de crecimiento entre Talcahuano y Corral, que mostró que el parámetro L ∞ no es significativamente distinto entre estas zonas y los parámetros K y t₀ son distintos cuando se usa un alfa de 0,05, pero similares si se emplea un alfa de 0,01. Esto sugiere que la zona







de Calbuco es la que entrega el mayor peso a las diferencias significativas encontradas entre las tres zonas de estudio.

7.4 Modelo Conceptual

La distribución de las especies es consecuencia de las estrategias de dispersión y de las capacidades diferenciales de sobrevivencia de los distintos estados de historia de vida (Getzlin et al. 2008), siendo estas últimas dependientes del rango de tolerancia fisiológica a factores ambientales abióticos y bióticos (Cook-Patton et al. 2015). La distribución conocida de sardina común se extiende latitudinalmente entre el límite norte de la Región de Valparaíso y el límite norte de la Región de Aysén, mientras que el stock explotable se concentra entre Punta Topocalma y Corral (Legua et al. 2018; Saavedra et al. 2020), siendo de distribución oceánico costera. Los resultados obtenidos a partir de los análisis: micro-estructural, morfométrico, macroestructural, isotópico y química elemental, apoyan la hipótesis de dos unidades demográficas, esto es, una de origen oceánico costera y otra de origen estuarino en el Mar Interior de Chiloé. Diversos estudios sobre patrones distribucionales en Chile continental identifican al extremo norte del archipiélago de Chiloé (ca. 42°S) como el límite geográfico que permite definir dos principales regiones biogeográficas, una templada cálida-norte y otra templada frío-sur (Ojeda et al. 2000; Camus 2001; Navarrete et al. 2014). Consecuentemente, se podría esperar que este quiebre biogeográfico, propiciado por cambios en el ambiente físico, constituya una barrera natural para el desplazamiento de individuos juveniles de sardina común, y a su vez para la expresión diferenciada de los rasgos de historia de vida al norte y sur del sector norte del archipiélago de Chiloé. Al respecto, la estacionalidad del ciclo reproductivo en sardina común presentó marcadas diferencias entre las unidades demográficas de origen oceánico y de origen estuarino. Adicionalmente, y a consecuencia de la mayor extensión de la actividad reproductiva en individuos de sardina común provenientes del Mar Interior de Chiloé, la señal de reclutamiento ocurre con un desplazamiento aproximado de tres meses entre la unidad demográfica de origen oceánico (enero), respecto de la unidad demográfica de origen estuarino (abril).

7.5 Niveles de mezcla

La utilización de marcas naturales para identificar origen y estimar tasas de mezcla entre unidades demográficas requiere de ciertas condiciones sistema-específicas y problema-específicas, las cuales nunca se encuentran garantizadas (Pella & Masuda 2005). En general, se requiere que estas marcas presenten patrones de variabilidad espacial y temporal acordes con la pregunta o problema que se intenta resolver y







que la variabilidad temporal de las marcas dentro de cada zona de origen es similar o mayor a la variabilidad entre zonas de origen, como ocurrió, en el presente caso, con los índices microestructurales. Tanto el análisis de composición elemental como de isótopos estables cumplieron con los estándares de precisión, exactitud y consistencia definidos previamente para la estimación de tasas de mezcla entre unidades demográficas. Los índices microestructurales presentaron, sin embargo, mostraron una alta variabilidad entre individuos, similar a la variabilidad entre zonas de crianza, lo cual redujo notablemente su potencial discriminante.

Es importante que las marcas seleccionadas no estén asociadas a factores que determinen diferencias importantes en sobrevivencia, como, por ejemplo, mayores tamaños de eclosión y/o mayor crecimiento. En este caso, los adultos sobrevivientes presentarían una menor variabilidad y, en definitiva, una distribución de marcas distinta (truncada) y no comparable a los juveniles de su respectiva zona de origen, llevando a sobre-estimar las proporciones de mezcla. Si todos los requerimientos anteriores se cumplieran cabalmente y los muestreos de juveniles ya adultos fueran temporal y espacialmente adecuados, se esperaría errores de estimación y auto-asignación similares a cero e indicadores de consistencia entre juveniles y adultos cercanos al 100%. En el presente proyecto, los requisitos antes descritos fueron cumplidos adecuadamente en el caso de los isótopos estable y de las concentraciones elementales de metales, pero no así en el caso de los microincrementos diarios.

Nuestros resultados muestran evidencia de un área de crianza en aguas estuarinas del Mar Interior de Chiloé. Aunque esta área aporta fracciones menores a los stocks adultos explotado en Chiloé (5-7%) y Corral (3-4%) y, virtualmente, nada al stock explotado en Talcahuano, no se debe olvidar, la importancia de estos reservorios reproductivos, que por encontrarse en hábitats segregados y distantes tienden a presentar asincronía ambiental respecto al hábitat reproductivo principal. De esta manera, estos reservorios pueden ser claves para la resiliencia de una población o especie frente a la variabilidad y el cambio ambiental (Secor & Kerr 2009; Kerr *et al.* 2010).

Sin perjuicio de lo anterior, nuestros datos de composición elemental como isotópica revelaron la existencia de una migración relativamente temprana de peces juveniles en sentido norte-sur, tanto desde el área de Talcahuano al área Corral-Tirúa, como desde esta última a la costa occidental del Golfo de Ancud. Esta migración, sugerida por el análisis de conglomerados explicaría los altos valores de δ^{18} O y Sr observados en un número importante de muestras de Calbuco. Es necesario reconocer, que, a pesar de la evidencia encontrada respecto de una zona potencial de crianza en aguas estuarinas ubicadas al NE del Mar Interior de Chiloé, aún no es posible asegurar la existencia de una zona de desove en esta misma área.







7.6 Unidad poblacional de anchoveta en el mar interior de Chiloé

De las aproximaciones utilizadas, los isótopos estables no cumplieron con los criterios de selección para ser utilizados como en el análisis de mezcla. Los restantes marcadores dan soporte a un escenario posible de cuatro unidades demográficas de anchoveta (Figura 47), una correspondiente al Mar Interior de Chiloé y las otras tres a las actuales unidades de manejo. Las unidades demográfica Norte y Mar Interior de Chiloé presentaron las mayores tasas de autoreclutamiento (79 y 85% respectivamente), mientras que lo contrario ocurrió con las unidades Caldera-Coquimbo y Corral-Isla Mocha. Se debe considerar que estas tasas de mezcla podrían variar en respuesta a cambios ambientales en la calidad del hábitat y/o en el tamaño de la población (MacCall 1989) por lo que deben ser tratadas con precaución.



Figura 47. Tasas de mezcla estimadas, tasas de autorreclutamiento y extensión latitudinal de las unidades demográficas (UD) correspondientes a las unidades de manejo chilenas de anchoveta *Engraulis ringens*. Colores de UE vinculados a masas de agua superficial reportados por Silva *et al.* (2009, modificado de su original con permiso del editor). AAIW, Agua Antártica Intermedia; ESSW, Agua Subsuperficial Ecuatorial; SAAW, Agua Subantártica; STW, Agua Subtropical. Los intervalos discontinuos de la extensión de DU corresponden a intervalos latitudinales en los que no había muestras de adultos disponibles [Modificado de Garcés *et al.* 2019]

El análisis del contorno del otolito de anchoveta para la cohorte 2015-2016 con el método de elíptica de Fourier y Wavelet de anchoveta mostró que existen diferencias significativas entre las zonas de estudio. Estas diferencias también se aprecian desde un punto de vista grafico en la reconstrucción del contorno







medio de los otolitos y las gráficas de distancias canónicas. El contorno del otolito de Calbuco se aprecia más grande en la cauda y con una excisura entre rostro y anti-rostro más profunda, que la observada en aquellos otolitos procedentes de la zona de Talcahuano y aun mayor que aquellos otolitos de Arica-Antofagasta y Caldera-Coquimbo. En cuanto a las distancias canónicas, la zona de Calbuco y Talcahuano muestran una distancia relevante entre ellas y de estas con respectos a la zona de Arica-Antofagasta y Caldera-Coquimbo, que confirma el resultado de la ANOVA, que evidencia la existencia de diferencias significativas. Estos resultados coinciden con estudios previos que, usando esta misma metodología, encuentran diferencias significativas entre las zonas Arica-Antofagasta, Caldera-Coquimbo y Valparaíso-Valdivia (Cerna *et al.* 2019; Machuca *et al.* 2019; Niklitschek *et al.* 2018), a la que se sumaría, con el presente estudio la zona de Calbuco, como una unidad demográfica independiente de las anteriores, basado en el método de análisis el contorno de los otolitos.

Los resultados del análisis de la microstructura de los otolitos de la zona nuclear fueron consistentes con los resultados del análisis morfométrico, y parecieran respaldar la hipótesis de que tanto juveniles como adultos de la anchoveta, se mantuvieron segregados entre la tercera y sexta semana de vida en sus sitios de origen, y que la zona del mar interior de Chiloé, pareciera constituir una unidad demográfica independiente de la zona centro-sur. Sin embargo, estos resultados deben ser tomados con precaución hasta confirmar que las cohortes comparadas provengan de fechas de nacimiento consistentes. Para el caso de los ejemplares de Talcahuano, se ha demostrado que proviene de la cohorte de primavera del año 2015 (Garcés et al. 2019; Hernández et al. 2020). Para el caso del presente estudio no se dispuso de registros de edad diaria a la fecha de captura, como para reconstruir las fechas de nacimiento; no obstante, todos los ejemplares de Calbuco analizados provienen de muestreos a mediados de abril de 2016, para ejemplares que fluctuaron entre 7 y 10 cm de LT. Aunque es razonable inferir que la mayoría de estos ejemplares provengan también de la cohorte de primavera, no hay que descartar que exista un potencial efecto cohorte, dado el elevado crecimiento observado, sobre todo de los ejemplares de menor talla analizados. Precisamente el mayor crecimiento somático observado en la zona del Calbuco, parece contrario al patrón de reducción del crecimiento temprano con la latitud reportado en esta misma especie para el mismo año de estudio (Garcés et al. 2019; Hernández et al. 2020), y también por lo reportado en otras especies en zonas estuarinas de altas latitudes y en fiordos (Baumann et al. 2007; Landaeta et al. 2012). A esto se suma que el mismo patrón de mayor crecimiento fue observado en los adultos, es decir cuando ellos transitaron por esas fases vulnerables. Más aún, en el caso de la sardina común (especie endémica) el crecimiento fue menor en la zona de Calbuco que en las zonas de Talcahuano y Corral, aunque fue en un año reciente. Por ello sería







interesante, tener registros de crecimiento somático de ambas especies en los mismos años, para verificar si este elevado crecimiento está ocurriendo independiente de la especie, presumiblemente asociado al ambiente, o alternativamente a algún otro forzante aún no detectado.







8. CONCLUSIONES

- Los resultados de la composición elemental de las regiones nucleares de otolitos de peces juveniles de sardina común mostraron diferencias importantes en la concentración relativa de Li, B, Mn, Sr y Ba, las que permitirían dividir las muestras en dos orígenes principales uno estuarino y otro oceánico.
- La composición isotópica de las regiones nucleares de los otolitos de individuos juveniles de sardina común mostró evidencia similar a la encontrada con metales, las que también permitirían dividir en dos orígenes principales uno estuarino y otro oceánico.
- Las menores concentraciones relativas de Sr observadas en las muestras de juveniles provenientes de Calbuco junto con los valores menores de δ¹⁸O permiten asociarlas a un hábitat de procedencia de tipo estuarino.
- La alta variabilidad observada en ambos isótopos para las muestras provenientes de Calbuco, podrían ser explicados por posibles procesos de migración temprana desde zonas oceánicas hacia el Mar Interior de Chiloé.
- Tanto los resultados del análisis de metales como los isótopos estables en juveniles de la cohorte 2018 coincidieron en dar mayor soporte a la hipótesis de dos orígenes, una en la zona de Calbuco o estuarina y otra en la zona de Corral-Talcahuano u oceánica, que a las otras tres hipótesis alternativas (H0: origen único, H1: tres orígenes, H2: dos orígenes Calbuco y Corral-Talcahuano y H3: dos orígenes estuarino y oceánico.
- La microestructura de otolitos sagitales de juveniles y adultos mostró una elevada resolución, que permitió la reconstrucción del crecimiento somático para los primeros 45 días de vida de esta especie en las tres zonas geográficas, en la modalidad de índices de grosores y radios.
- Los radio y grosores medios de juveniles entre los 21 y 45 días de vida variaron significativamente entre las zonas oceánicas combinadas (Talcahuano-Corral) y la zona estuarina de Calbuco, evidenciando niveles de fidelidad a cada zona cercanas al 75%, sustentando la hipótesis de dos orígenes de forma consistente con los resultados de la microquímica de otolitos.
- Los índices de forma permitieron establecer que la forma del otolito de sardina común varía con la longitud del pez, mostrando para los cinco índices, que la forma del otolito se estabiliza a partir de los 11,5 cm LT, cuando el pez ya ha alcanzado la talla media de madurez.
- El ANDEVA del GAM que incluyó la zona como factor predictor de los índices de forma del otolito de sardina común, evidenció la existencia de diferencias significativas entre Calbuco y Talcahuano en tres de los cinco índices analizados. Los dos restantes no mostraron diferencias entre zonas.







- El análisis canónico de coordenadas principales y el test ANOVA de permutaciones de los descriptores de Fourier y Wavelet del contorno de los adultos de sardina común, mostró que no existieron diferencias significativas entre zonas
- El análisis de crecimiento basado en un análisis de los annuli a través de un modelo lineal mixto y un análisis de la relación talla-edad utilizando el modelo de von Bertalanffy mostraron que existen diferencias significativas en el crecimiento de sardina común entre las tres zonas de estudio (Talcahuano, Corral y Calbuco).
- En sardina común, las unidades demográficas de origen oceánico y estuarino presentaron diferencias en la estacionalidad del ciclo reproductivo, siendo más extensa en la unidad demográfica estuarino. Estas diferencias se proyectan posteriormente en el periodo durante el cual se registra la señal del reclutamiento (oceánico en enero y estuarino en abril).
- El área de desove en el Mar Interior de Chiloé está conformada por una importante contribución de individuos adultos nacidos en la zona oceánico costera. Por el contrario, el área de desove de la zona oceánico costera presenta una baja contribución de individuos adultos nacidos en la zona estuarina. La población de sardina común presenta una estructura espacial compleja, que exhibe plasticidad en la expresión de los rasgos de historia de vida y ocurrencia de grupos migratorios y residentes, con consecuencias en la dinámica poblacional y manejo pesquero.
- Las composiciones elemental e isotópica de las regiones nucleares de los otolitos de sardina común presentaron el mayor potencial discriminante entre áreas de crianza, cumpliendo los estándares predefinidos para su utilización en el modelo de mezcla.
- El área de crianza oceánica correspondería al origen dominante (>94%) de los adultos presentes en todas las zonas de extracción analizada, particularmente de la zona de Talcahuano, que no presentó evidencia de recibir contribuciones desde el área de crianza estuarina.
- El área de crianza estuarina contribuiría de manera marginal (<6%) a la población adulta explotada en las distintas zonas de pesca, incluida la zona de Calbuco donde alcanzó su mayor nivel de contribución.
- Los resultados del análisis de la composición elemental y la microestructura de los otolitos de la zona nuclear fueron consistentes con los resultados del análisis morfométrico, y parecieran respaldar la hipótesis de que tanto juveniles como adultos de la anchoveta, se mantuvieron segregados de las otras zonas de origen, y que la zona del mar interior de Chiloé, pareciera constituir una unidad demográfica independiente de la zona centro-sur.







9. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Aedo G, Garcés C, Niklitschek E, Musleh S, Cubillos L, Quiñones R (2020) Spatial distribution of small pelagic fishes: implications for fishing quota allocations. Mar Policy 120: 104147
- Abaunza P, Murta AG, Campbell N, Cimmaruta R, Comesaña AS, Dahle G, Santamaría MTG, Gordo LS., Iversen SA, MacKenzie K, Magoulas A, Mattiucci S, Molloy, J, Nascetti, G, Pinto AL, Quinta R, Ramos P, Sanjuan, A, Santos AT, Stransky C. (2008). Stock identity of horse mackerel (*Trachurus trachurus*) in the Norheast Atlantic and Mediterranean Sea: Integrating the results from different stock identification approaches. Fish Res 89: 196-209
- Akaike H (1973) Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In: Second International Symposium on Information Theory. Petrov BN, Caski F (eds) Akademiai Kaido, Budapest, p 267–281
- Aldanondo N, Cotano U, Etxebeste E (2011) Growth of young-of-the-year European anchovy (*Engraulis encrasicolus, L.*) in the Bay of Biscay. Scientia Marina 75: 227-235
- Amrhein V, Greenland S, McShane B (2019) Scientists rise up against statistical significance. Nature 567:305.
- Anderson MJ (2006) Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. Biometrics 62:245–253.
- Anderson JT (1988). A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. J Northw Atl Fish Sci 8: 55–66.
- Aranís A., A. Gómez, K. Walker, M. Ramírez, S. Mora, L. Caballero, G. Eisele, F. Cerna, C. Valero; A. López, C. Machuca, L. Muñoz, M. Troncoso, M. Albornoz, nJ. Bonicelli, U. Cifuentes. 2019. Informe Final, Investigación Situación Pesquería Pelágica Zona Centro-Sur, 2018. Seguimiento del Estado de Situación de las Principales Pesquerías Nacionales. Subsecretaria de Pesca, Inst. Fom. Pesq. 256 p, más Anexos
- Araya M, Niklitschek EJ, Secor DH, Piccoli PM (2014) Partial migration in introduced wild chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) of southern Chile. Estuar Coast Shelf S 149:87–95
- Ashford J, Serra R, Carlos Saavedra J, et al. (2011). Otolith chemistry indicates large-scale connectivity in Chilean jack mackerel (*Trachurus murphyi*), a highly mobile species in the Southern Pacific Ocean[J]. Fisheries Research. 2011: 291-299.
- Avise JC (1995) Mitochondrial DNA polymorphism and a connection between genetics and demography of relevance to conservation. Conserv Biol 9:686–690
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. Journal of Statistical Software 67:1–48.
- Baumann H, Peck MA, Götze HE, Temming A (2007) Starving early juvenile sprat *Sprattus sprattus (L.)* in western Baltic coastal waters: evidence from combined field and laboratory observations in August and September 2003. J Fish Biol 70:853–866.
- Begg G, Campana S, Fowler AJ, Suthers IM (2005) Otolith research and application: current directions in innovation and implementation. Mar Freshwater Res 56:477–483.
- Begg GA, Brown RW (2000) Stock identification of haddock *Melanogrammus aeglefinus* on Georges Bank based on otolith shape analysis. Trans Am Fish Soc 129:935-945
- Begg GA, Friedland KD, Pearce JB (1999) Stock identification & its role in stock assessment & fisheries management: an overview. Fish Res 43:1-8
- Begg GA, Waldman JR (1999) An holistic approach to fish stock identification. Fish Res 43:35-44
- Begg, GA, Friedland KD, Pearce JB (1999) Stock identification and its role in stock assessment and fisheries management: an overview. Fisheries Research 43: 1-8.







- Begg GA, Weidman CR (2001) Stable d13C and d18O isotopes in otoliths of haddock *Melanogrammus aeglefinus* from the northwest Atlantic Ocean. Marine Ecology Progress Series 216:223–233.
- Bergenius MA, Mapstone JBD, Begg GA, Murchie CD (2005) The use of otolith chemistry to determine stock structure of three epinepheline serranid coral reef fishes on the Great Barrier Reef, Australia. Fish Res 72:253-270
- Bergenius MAJ, Mapstone BD, Begg GA, Murchie CD (2005) The use of otolith chemistry to determine stock structure of three epinepheline serranid coral reef fishes on the Great Barrier Reef, Australia. Fisheries Research 72: 253-270.
- Bird JL, Eppler DT, Checkley DM (1986) Comparisons of herring otoliths using Fourier series shape analysis. Can. J Fisher. Aquat. Sci. 43: 1228-1234.
- Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, Stevens MHH, White JSS (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. Trends Ecol Evol 24:127–135
- Bolles K, Begg G A (2000) Distinction between silver hake (*Merluccius bilinearis*) stocks in U. S. waters of the Northwest Atlantic based on whole otolith morphometrics. Fish. Bull. 98: 451-462.
- Bonicelli J, Angulo J, Saavedra JC, Cubillos LA, Castro L, Soto S, Claramunt G (2019) Evaluación del stock desovante de anchoveta y sardina común entre la V y X Regiones, año 2018. Convenio de Desempeño 2018, Instituto de Fomento Pesquero.
- Box GE, Cox DR (1964) An analysis of transformations. Journal of the Royal Statistical Society Series B (Methodological) 26:211–252.
- Brophy D, Danilowicz BS (2002) Tracing populations of Atlantic herring (*Clupea harengus L*.) in the Irish and Celtic Seas using otolith microstructure. ICES J Mar Sci 59(6):1205-1313
- Burnham K, Anderson D (2004) Model selection and multi-model inference (Second Edition). Springer, New York (USA)
- Bustos B, Cubillos L (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
- Cadrin S X (2000) Advances in morphometric identification of fishery stocks. Reviews in Fish Biology and Fisheries. 10: 91-112.
- Campana ES, Jones CM (1992). Analysis of otolith microstructure data, p 73-100. In D.K. Stevenson and SE Campana (ed) Otolith microstructure examination and analysis. Can. Spec. Publ. Fich. Aquat. Sci. 117.
- Campana S (1999) Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. Mar Ecol Prog Ser 188:263–297
- Campana S (2005) Otolith science entering the 21st century. Mar Freshwater Res 56:485–495
- Campana S E, Casselman J M (1993) Stock discrimination using otolith shape analysis. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science. 50: 1062-1083.
- Campana S, Chouinard GA, Hanson JM, Frechet A, Brattey J (2000) Otolith elemental fingerprints as biological tracers of fish stocks. Fish Res 46(1-3):343-357
- Campana S, Fowler AJ, Jones CM (1994) Otolith elemental fingerprint for stock identification of Atlantic cod (*Gadus morhua*) using laser ablation ICPMS. Can J Fish Aquat Sci 51(9):1942-1950
- Campana S, Thorrold SR (2001) Otoliths, increments, and elements: keys to a comprehensive understanding of fish populations? Can J Fish Aquat Sci 58:30–38.
- Campana S, Thorrold SR (2001) Otoliths, increments, and elements: keys to a comprehensive understanding of fish populations? Can J Fish Aquat Sci 58:30–38.
- Campana SE, Casselman JM (1993) Stock discrimination using otolith shape analysis. Can J Fish Aquat Sci 50:1062-1083







- Campana SE, Gagne JA, Munro J (1987). Otolith microstructure of larval herring (*Clupea harengus*): image or reality? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 44, 1922–1929.
- Campana, E. S., & Jones, C. M. (1992). Analysis of otolith microstructure data. In D. K. Stevenson & S. E. Campana (Eds.), Otolith microstructure examination and analysis Canadian special publication of fisheries and aquatic sciences (Vol. 117, pp. 73–100). Ottawa, Canada: Department of Fisheries and Oceans
- Camus PA (2001) Biogeografía marina de Chile continental. Rev Chil Hist Nat 74: 587-617.
- Cermeño P, Uriarte A, Morales-nin B, Cotano M, Alvarez P (2008) Setting up interpretation criteria for ageing juvenile european anchovy otoliths. Scientia Marina 72, 733–742.
- Cermeño P, Uriarte A, Murguía AM, Morales-Nin B (2003). Validation of daily increment formation in otoliths of juvenile and adult European anchovy. Journal of Fish Biology 62, 679–691.
- Cerna F, Plaza G, Gómez M, Machuca C, Canales C, López A, Moyano G, Hernández A, Olguín O (2015) Caracterización de la historia de vida de anchoveta, sardina común y sardina austral de la zona centro sur. Informe Final FIP N° 2013-19. 84 p + anexos
- Cerna F, Plaza G., Colaboradores: Gómez M, Machuca C, Canales C, López A, Moyano G, Hernández A, Olguín O (2015) Caracterización de la historia de vida de anchoveta, sardina común y sardina austral de la zona centro sur. Informe Final FIP N° 2013-19. 84 p + anexos.
- Cerna F, Saavedra-Nievas J, Plaza G, Niklitschek E, Morales-Nin B (2019) Ontogenetic and intraspecific variability in otolith shape of anchoveta (*Engraulis ringens*) used to identify demographic units in the Pacific southeast off Chile. Marine and Freshwater Research, 70: 1794–1804.
- Cerna F, Saavedra-Nievas JC, Plaza-Pasten G, Niklitschek E, Morales-Nin B (2019) Ontogenetic and intraspecific variability in otolith shape of anchoveta (*Engraulis ringens*) used to identify demographic units in the Pacific Southeast off Chile. Mar Freshwater Res 70(12):1794-1804
- Cuevas MJ, Górski K, Castro LR, 2, Vivancos A, Malcolm R (2019). Otolith elemental composition reveals separate spawning areas of anchoveta, *Engraulis ringens*, off central Chile and northern Patagonia. Sci Mar. 83(4).
- Clausen LAW, Bekkevold D, Hatifield EMC. Mosegard H (2007) Application and validation of otolith microstructure as a stock identification method in mixed Atlantic herring (*Clupea harengus*) stocks in the North Sea and western Baltic. ICES J Mar Sci 64:377–385
- Contreras T, Castro LR, Montecinos S, Gonzalez HE, Soto S, Muñoz MI, Palma S (2014) Environmental conditions, early life stages distributions and larval feeding of patagonian sprat *Sprattus fuegensis* and common sardine *Strangomera bentincki* in fjords and channels of the northern Chilean patagonia. Progress in Oceanography 129:136–148.
- Cook-Patton SC, Lehmann M, Parker JD (2015) Convergence of three mangrove species towards freezetolerant phenotypes at an expanding range edge. Funct Ecol 29: 1332–1340.
- CRAN (2018) Package 'glm'. https://cran.r-project.org/web/packages/glm2/glm2.pdf.
- Cubillos L, Claramunt G (2009) Length-structured analysis of the reproductive season of anchovy and common sardine off central southern Chile. Mar Biol 156: 1673–1680.
- Curin-Osorio S, Cubillos L, Chong J (2012) On the intraspecific variation in morphometry & shape of sagittal otoliths of common sardine, *Strangomera bentincki*, off central-southern Chile. Sci Mar 76(4):659-666
- Curin-Osorio S, Cubillos L, Chong J (2012) On the intraspecific variation in morphometry and shape of sagittal otoliths of common sardine, *Strangomera bentincki*, off central-southern Chile. Scientia Marina 76: 659-666.
- Dempster AP, Laird NM, Rubin DB (1977) Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm. J R Stat Soc B 39:1–38.
- Dray S, Bauman D, Blanchet G, Borcard D, Clappe S, Guenard G, Jombart T, Larocque G, Legendre P, Madi N,







Wagner HH (2020) Adespatial: multivariate multiscale spatial analysis.

- Elsdon TS, Gillanders BM (2002) Interactive effects of temperature and salinity on otolith chemistry: challenges for determining environmental histories of fish. Can J Fish Aquat Sci 59:1796–1808
- Elsdon TS, Gillanders BM (2003) Reconstructing migratory patterns of fish based on environmental influences on otolith chemistry. Rev Fish Biol Fisher 13:219–235
- Elsdon TS, Gillanders BM (2005) Alternative life-history patterns of estuarine fish: barium in otoliths elucidates freshwater residency. Can J Fish Aquat Sci 62:1143–1152
- Elsdon TS, Gillanders BM (2006) Temporal variability in strontium, calcium, barium, and manganese in estuaries: Implications for reconstructing environmental histories of fish from chemicals in calcified structures. Estuar Coast Shelf Sci 66:147–156
- Elsdon TS, Wells BK, Campana S, Gillanders BM, Jones CM, Limburg KE, Secor DH, Thorrold SR, Walther BD (2008) Otolith chemistry to describe movements and life-history parameters of fishes: hypotheses, assumptions, limitations and inferences. In: Oceanography and Marine Biology: An Annual Review, 1st ed. Gibson RN, Atkinson RJA, Gordon JDM (eds) CRC Press, p 297–330
- Escribano R, Morales E. Carolina (212) Spatial and temporal scales of variability in the coastal upwelling and coastal transition zones off central-southern Chile (35–40°S). Progress in Oceanography 92– 95: 1-7

Everitt BS, Hand DJ (1981) Finite mixture distributions. Chapman & Hall, London-New York

- Fey DP 2002. Formation of daily increments in otoliths of larval and juvenile herring (*Clupea harengus*) and early juvenile smelt (*Osmerus eperlanus*) in low food conditions. Archives of Fisheries and Marine Research 49: 189-197
- Fox J, Weisberg S (2011) An R companion to applied regression, 2nd ed. Sage Publications, California, USA.
- Gaemers PM (1984) Taxonomic position of the Cichlidae (Pisces, Perciformes) as demonstrated by the morphology of their otoliths. Neth J Zool 34:91-98
- Galleguillos R, Troncoso L, Monsalves J, Oyarzun C (1997) Diferenciación poblacional en la sardina chilena Strangomera bentincki (Psces: Clupeidae) análisis genético de variabilidad proteínica. Rev Chil Hist Nat 70:351-361
- Garcés C, Niklitschek EJ, Plaza G, Cerna F, Leisen M, Toledo P, Barra F (2019) Anchoveta *Engraulis ringens* along the Chilean coast: Management units, demographic units and water masses: Insights from multiple otolith-based approaches. Fish Oceanogr 28:735-750
- Garrido S, Ben-Hamadou R, Santos AMP, Ferreira S, Teodósio MA, Cotano U, Irigoien X, Peck MA, Saiz E, Ré (2015). Born small, die young: Intrinsic, size-selective mortality in marine larval fish. Sci Rep. 5: 17065.
- Gauldie RW (1988) Tagging and genetically isolated stocks of fish: a test of one stock hypothesis and the development of another. J Appl Ichthyol 4(4):168-173
- Gauldie RW (1996) Biological factors controlling the carbon isotope record in fish otoliths: Principles and evidence. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology 115:201–208.
- Getzin S, Wiegand T, Wiegand K, He F (2008) Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands. J Ecol 96: 807–820.
- Graps A (1995) An Introduction to Wavelets. IEEE Comput Sci Eng 2:50–61
- Graps A (1995). An Introduction to Wavelets. IEEE Computational Science & Engineering 2: 50–61.
- Hadfield JD (2010) MCMC methods for multi-response generalized linear mixed models: the MCMCglmm R package. Journal of Statistical Software 33:1–22.
- Hamer PA, Jenkins GP (1996) Larval supply and short-term recruitment of a temperate zone demersal fish, the King George whiting, *Sillaginodes punctata* Cuvier and Valenciennes, to an embayment in southeastern Australia. J Exp Mar Biol Ecol 208:197-214







- Hauser L, Ward RD (1998) Population identification in pelagic fish: the limits of molecular markers. In book: Advances in Molecular Ecology (pp.191-224) Edition: Volume 306 Chapter: 10
- Hecht T, Appelbaum S (1982) Morphology & taxonomic significance of the otoliths of some bathypelagic *Anguilloidei & saccopharyngoidei* from the Sargasso Sea. Helgoländer Meeresun 35:301-308
- Hilborn R, Mangel M (1997) The ecological detective: confronting models with data. Princeton University Press
- Hoenig JM, Heisey DM (2001) The abuse of power: The pervasive fallacy of power calculations for data analysis. Am Stat 55:1–6
- Houde ED, Zastrow CE (1993) Ecosystem and taxon-specific dynamic and energetics properties of larval fish assemblages. Bull Mar Sci 53:290–335
- Husebo A, Slotte A, Mosegaard H (2005) Mixing of populations or year class twinning in Norwegian spring spawning herring? Mar Freshwater Res 56:763-772
- Hüssy K, Limburg KE, de Pontual H, Thomas ORB. Cook PK, Heimbrand Y, Blass M, Sturrock AM (2020). Trace Element Patterns in Otoliths: The Role of Biomineralization. Rev Fish Sci Aquac. DOI: 10.1080/23308249.2020.1760204
- Iriarte JL, HE González, KK Liu, C Rivas & C Valenzuela. 2007. Spatial and temporal variability of chlorophyll and primary productivity in surface waters of southern Chile (41.5-43°S). Estuarine, Coastal and Shelf Science 74: 471-480
- Javor BJ, Dorval E (2017) Composition and inter-annual variability in trace element profiles of Pacific sardine otoliths. CalCOFI Rep 58:95–104
- Jenkins GP (1987) Age and growth of co-occurring larvae of two flounder species, *Rhombosolea. tapirina* and *Ammotretis rostratus*. Mar Biol 95:157-166
- Jochum KP, Scholz D, Stoll B, Weis U, Wilson SA, Yang Q, Schwalb A, Börner N, Jacob DE, Andreae MO (2012) Accurate trace element analysis of speleothems and biogenic calcium carbonates by LA-ICP-MS. Chem Geol 318:31–44.
- Kalish JM (1991) 13C and 18O isotopic disequilibria in fish otoliths: metabolic and kinetic effects. Mar Ecol Prog Ser 75:191–203
- Kell LT, Crozier WW, Legault CM (2004) Mixed and multi-stock fisheries. Oxford University Press.
- Kerr LA, Cadrin SX, Secor DH (2010) The role of spatial dynamics in the stability, resilience, and productivity of an estuarine fish population. Ecological Applications 20:497–507.
- Landaeta M, Lopez G, Suárez-Donoso N, Bustos, AC, Balbontin F (2012). Larval fish distribution, growth and feeding in Patagonian fjords: potential effects of freshwater discharge. Environmental Biology of Fishes volume 93, pages73–87.
- Legendre P, Legendre L (2012) Numerical Ecology, 3rd English edition, Second English Edition. Elsevier Science B.V., Amsterdam, The Netherlands.
- Legua J, Lillo S, Molina E, Cerna F, López A, Sánchez F, Castillo J, Eisele G, Landaeta M, Lang C, Cifuentes U, Bustamante A, Valdenegro A, Parada L (2018). Evaluación hidroacústica de pequeños pelágicos en aguas interiores de la X y XI Regiones, año 2017. Convenio de Desempeño 2017, Instituto de Fomento Pesquero.
- Levene H (1960) Robust tests for equality of variances. In: Contributions to probability and statistics: essays in honor of Harold Hotelling. Olkin I, Ghurye SG, Hoeffding W, Madow WG, Mann HB (eds) Stanford University Press, Stanford, California (USA), p 278–292
- Libungan LA, Pálsson S (2015) ShapeR: An R Package to Study Otolith Shape Variation among Fish Populations. PloS ONE 10(3):1-12
- Lleonart J, Salat J, Torres GJ (2000) Removing allometric effects of body size in morphological analysis. J Theor Biol 205:85-93
- Luck GW, Daily GC, Ehrlich PR (2003) Population diversity and ecosystem services. Trends Ecol Evol







18:331-336

- Machuca C, Cerna F, Muñoz L. 2019. Identificación de stocks de *Engraulis ringens* en Chile utilizando morfometría de otolitos. Revista de Biología Marina y Oceanografía, 54(1): 144-149
- Martin GB, Thorrold SR (2005) Temperature and salinity effects on magnesium, manganese, and barium incorporation in otoliths of larval and early juvenile spot *Leiostomus xanthurus*. Mar Ecol Prog Seri 293:223–232
- Martin GB, Thorrold SR, Jones CM (2004) Temperature and salinity effects on strontium incorporation in otoliths of larval spot (Leiostomus xanthurus). Can J Fish Aquat Sci 61:34–42. doi: 10.1139/f03-143
- Miller TJ, Crowder LB, Rice JA, Marschall EA (1988) Larval size and recruitment mechanisms in fishes: Toward a conceptual framework. Can J Fish Aquat Sci 45:1657-1668
- Montecinos S, Castro L, Muñoz MI (2012) Distribución de huevos y larvas de sardina común (*Strangomera bentincki*) en los fiordos y canales del sur de Chile. Cienc Tecnol Mar 35: 71–90.
- Mosegaard H, Svedeang H, Taberman K (1988) Uncoupling of somatic and otolith growth rates in Arctic Char (*Salvelinus alpinus*) as an effect of differences in temperature response. Can J Fish Aquat Sci. 45(9, 1514–1524. doi:10.1139/f88-180.
- Navarrete AH, Lagos NA, Ojeda FP (2014) Latitudinal diversity patterns of Chilean coastal fishes: searching for causal processes. Rev Chil Hist Nat 1:2. https://doi.org/10.1186/0717-6317-1-2.
- Neilson JD, Geen GH, Chan B (1985) Variability in dimensions of salmonid otolith nuclei: Implications for stock identification and micro-structure interpretation. Fish B-NOAA 83 (1):80-90
- Niklitschek EJ, Cerna F, Ferrada S, Garcés C, Oliva M, Plaza G, Toledo P (2018) Determinación de unidades poblacionales de anchoveta (*Engraulis ringens*) en Chile. Informe Final FIPA 2015-22. Universidad de Los Lagos/Centro i~mar, Puerto Montt, Chile
- Niklitschek EJ, Cerna F, Ferrada S, Garcés C, Oliva M, Plaza G, Toledo P (2018) Determinación de unidades poblacionales de anchoveta (*Engraulis ringens*) en Chile. Informe Final FIPA 2015-22. Universidad de Los Lagos/Centro i~mar, Puerto Montt, Chile.
- Niklitschek EJ, Cerna F, Ferrada S, Garcés C, Oliva M, Plaza G, Toledo P (2018) Determinación de unidades poblacionales de anchoveta (*Engraulis ringens*) en Chile. Informe Final FIPA 2015-22. Universidad de Los Lagos/Centro i~mar, Puerto Montt, Chile.
- Niklitschek EJ, Darnaude AM (2016) Performance of maximum likelihood mixture models to estimate nursery habitat contributions to fish stocks: a case study on sea bream *Sparus aurata*. PeerJ 4:e2415
- Niklitschek EJ, Leiva F, Robles Y, Garcés C (2015) Marcadores biológicos: Microquímica en otolitos. In: Origen natal y distribución geográfica de reineta en Chile. Proyecto FIP 2013-21. Ferrada S, Canales-Aguirre C, Oliva M, Niklitschek EJ, Leal E, Carrasco C (eds) Universidad de Concepción, Concepción, Chile, p 79–98
- Niklitschek EJ, Secor DH, Roa-Ureta R, Lafon A, Valenzuela X (2008) Comparación de la composición microquímica de otolitos de merluza de tres aletas *Micromesistius australis* entre áreas de reproducción de los océanos Atlántico y Pacífico. In: Unidades poblacionales de merluza de tres aletas (*Micromesistius australis*). Informe Final FIP 2006-15. Niklitschek E, Toledo P, Lafon A (eds) Universidad Austral de Chile (Centro Trapanada), Coyhaique, Chile, p 73–81
- Niklitschek EJ, Secor DH, Toledo P, Lafon A, George-Nascimento M (2010) Segregation of SE Pacific and SW Atlantic blue whiting stocks: evidence from complementary otolith microchemistry and parasite assemblages. Env Biol Fish 89:399–413
- Niklitschek EJ, Toledo P (2011) Origen natal de contingentes de bacalao de profundidad (*Dissostichus eleginoides*) capturados en aguas chilenas. Informe final subcontrato Universidad de Concepción / Universidad Austral de Chile-Universidad de Los Lagos. Universidad de Los Lagos, Puerto Montt,







Chile.

Niklitschek EJ, Toledo P (eds) (2021) Determinación de unidades demográficas de sardina austral en las regiones X y XI. Pre-informe final Proyecto FIPA 2018-38. Universidad de Los Lagos/Centro i~mar, Puerto Montt

- Niklitschek EJ, Toledo P (eds) (2021) Determinación de unidades demográficas de sardina austral en las regiones X y XI. Universidad de Los Lagos/Centro i~mar, Puerto Montt.
- Niklitschek EJ, Toledo P, Rojas O, Barría C (2012) Aproximación basada en microquímica de otolitos. In: Determinación de unidades poblacionales de sardina austral entre la X y XII regiones de Chile. Informe Final Proyecto FIP 2010-17. Galleguillos R, Ferrada S, Canales C, Hernández C, Oliva M, González MT, Cubillos L, Niklitschek E, Toledo P (eds) Universidad de Concepción, Concepción, Chile, p 146–166
- Ojeda FP, Labra FA, Muñoz AA (2000) Biogeographic patterns of Chilean littoral fishes. Rev Chil Hist Nat 73: 625–641.
- Panfili J, Pontual (de) H. Troadec H, Wright PJ (2002) Manual offish sclerochronology. Brest, France: Ifremer-IRD coedition, 464 p
- Pannella G (1971) Fish otoliths: daily growth layers and periodical patterns. Sci 173:1124–1127
- Parisi-Baradad V, Lombarte A, García-Ladona E, Cabestany J, Piera J, Chic Ó (2005) Otolith shape contour analysis using affine transformation invariant wavelet transforms & curvature scale space representation. Mar Freshwater Res 56:795-804
- Paton C, Hellstrom J, Paul B, Woodhead J, Hergt J (2011) Iolite: Freeware for the visualisation and processing of mass spectrometric data. J Anal Atom Spectrom 26:2508–2518.
- Pella J, Masuda M (2005) Classical discriminant analysis, classification of individuals, and source population composition of mixtures. In: Stock identification methods: Applications in fishery science. Cadrin SX, Friedland KD, Waldman JR (eds) Elsevier Academic Press, Amsterdam, p 517–522
- Pinheiro JC, Bates DM (2000) Mixed effects models in S and S-PLUS. Springer Verlag, New York (USA).
- Plaza G, Campana SE, Cerna F, Takasuka A, Rodríguez-Valentino C, Contreras JE, Moyano G, Hernández A, Gómez M (2019) Revisiting daily age determination in juvenile anchoveta *Engraulis ringens*. Mar Freshwat Res70: 1143-1149.
- Plaza G, Honda H, Sakaji H, Nashida K (2005) Preparing fish sagittae for examination of daily growth increments of young-of-the-year fishes: A modification of the embed method. J Fish Biol 66:592-597
- Plaza G, Honda H, Sakaji H, Nashida K (2006). Patterns of growth in the early life history of the round herring Etrumeus teres. J Fish Biol 68:1421-1435
- Popper A, Ramcharitar J, Campana S (2005) Who otoliths? Insight from inner ear physiology and fisheries biology. Mar Freshwater Res 52:497–504
- Pothin K, Gonzalez-Salas C, Chabanet P, Lecomte-Finiger R (2006) Distinction between *Mulloidichthys flavolineatus* juveniles from Reunion Island & Mauritius Island (south-west Indian Ocean) based on otolith morphometrics. J Fish Biol 69: 38-53
- Quay P, Sonnerup R, Westby T, Stutsman J, McNichol A (2003) Changes in the 13C/12C of dissolved inorganic carbon in the ocean as a tracer of anthropogenic CO2 uptake. Global Biogeochemical Cycles 17:4–1.
- Raventós N, Macpherson E (2001) Planktonic larval duration and settlement marks on the otoliths of Mediterranean littoral fishes. Mar Biol 138:1115–1120
- Rohlf FJ (1990) Fitting Curves to outlines. Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop. Special Publication 2:167-178. University of Michigan, Museum of Zoology. Ann Arbor.
- Rooker J, Secor DH (2004) Stock structure and mixing of Atlantic bluefin tuna: evidence from stable δ^{13} C and δ^{18} O isotopes in otoliths. Collective Volume of Scientific Papers ICCAT 56:1115–1120







- Saavedra A, Vargas R, Grendi C, Bustamante A, Cifuentes U, Pizarro M, Sánchez F, Gutiérrez J, Núñez S, Molina E, Cerna F, López A, Silva J, Luna R, Vásquez S, Klarian S, Fernandoy F, Cárcamo C, Curaz S, Vargas J, Quintanilla I (2020) Evaluación hidroacústica de los stocks de anchoveta y sardina común entre las Regiones de Valparaíso y Los Lagos, año 2020. Convenio de Desempeño 2019, Instituto de Fomento Pesquero.
- Sakamoto T, van der Lingen CD, Shirai K, Ishimura T, Geja Y, Peterson J, Komatsu K (2020) Otolith delta O-18 and microstructure analyses provide further evidence of population structure in sardine Sardinops sagax around South Africa. ICES J Mar Sci 77:2669-2680
- Schwarz G (1978) Estimating the dimension of a model. Ann Stat 6:461–464
- Searle SR (1987) Linear models for unbalanced data. Wiley, New York (USA).
- Secor DH (1999) Specifying divergent migrations in the concept of stock: the contingent hypothesis. Fish Res 43:13–34
- Secor DH (2010) Is otolith science transformative? New views on fish migration. Env Biol Fish 89:209–220

Secor DH (2015) Migration ecology of marine fishes, 1st ed. JHU Press, Baltimore, USA.

- Secor DH, Kerr LA (2009) Lexicon of life cycle diversity in diadromous and other fishes. American Fisheries Society Symposium 69:537–556.
- Shepherd JG, Cushing SH (1980) A mechanism for density-dependent survival of larval fish as the basis of stock recruitment relationship. J Du Cons 40: 67-75
- Schuchert PC, Arkhipkin AI, Koenig AE (2010) Traveling around Cape Horn: otolith chemistry reveals a mixed stock of Patagonian hoki with separate Atlantic and Pacific spawning grounds. Fish Res 102:80–86. doi: 10.1016/j.fishres.2009.10.012
- Smith KM (1992) Regional differences in otolith morphology of the deep slope red snapper *Etelis carbunculus*. Can J Fish Aquat Sci 49:795-804
- Smith S, Campana S (2010) Integrated stock mixture analysis for continous and categorical data, with application to genetic-otolith combinations. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 67:1533–1548.
- Sponaugle S, Cowen RK (1994) Larval durations and recruitment patterns of two Caribbean gobies (Gobiidae): contrasting early life histories in demersal spawner. Mar Biol 120:133-143
- Stauffer C, Grimson WEL (2000) Learning patterns of activity using real-time tracking. IEEE T Pattern Anal 22:747–757
- Stenevik EK, Fossum P, Johannessen A, Folkvord A (1996) Identification of Norwegian spring spawning herring (*Clupea harengus* L.) larvae from spawning grounds off western Norway applying otolith microstructure analysis. Sarsia 80:285-292
- Stevenson D, Campana S (1992) Otolith microstructure examination and analysis. Can Spec Publ Fish Aquat Sci 117
- Swan SC, Gordon JDM, Morales-Nin B, Shimmield T, Sawyer T, Geffen AJ (2003) Otolith microchemistry of Nezumia aequalis (Pisces: Macrouridae) from widely different habitats in the Atlantic and Mediterranean. Mar Biol Assoc UK 83:883–886
- Taylor BL, Dizon AE (1996) The need to estimate power to link genetics and demography for conservation. Conserv Biol 10:661–664
- Taylor BL, Dizon AE (1999) First policy then science: why a management unit based solely on genetic criteria cannot work. Mol Ecol 8: S11–S16
- Thorrold S, Jones C, Campana S (1997a) Response of otolith microchemistry to environmental variations experienced by larval and juvenile Atlantic croaker (*Micropogonias undulatus*). Limnol Oceanogr 42:102–111
- Thorrold SR, Campana SE, Jones CM, Swart PK (1997b) Factors determining [delta] 13C and [delta] 180 fractionation in aragonitic otoliths of marine fish. Geochimica et Cosmochimica Acta 61:2909–







2919

Thresher RE (1999) Elemental composition of otoliths as a stock delineator in fishes. Fish Res 43:165–204

- Toledo P, Darnaude AM, Niklitschek EJ, Ojeda V, Voué R, Leiva FP, Labbone M, Canales-Aguirre CB (2019) Partial migration and early growth of southern hake *Merluccius australis*: a journey between estuarine and oceanic habitats off Northwest Patagonia. ICES J Mar Sci 76:1094–1106.
- Tracey SR, Lyle JM, Duhamel G (2006) Application of elliptical Fourier analysis of otolith form as a tool for stock identification. Fisheries Research 77: 138-147.
- Turan C (2000) Otolith shape & meristic analysis of herring (*Clupea harengus*) in the North-East Atlantic. Arch Fish Mar Res 48:213-225
- Turan C, Oral M, Öztürk B, Düzgüneş E (2006) Morphometrics & meristic variation between stocks of bluefish (*Pomatomus saltatrix*) in the Black, Marmara, Aegean & northeastern Mediterranean Seas. Fish Res 79:139-147
- Tuset VM, Lozano IJ, Gonzalez JA, Pertusa JF, García-Díaz MM (2003) Shape indices to identify regional differences in otolith morphology of comber, *Serranus cabrilla* (L., 1758). Journal of Applied Ichthyology 19:88–93.
- Tuset VM, Rosin PL, Lombarte A (2006) Sagittal otolith shape as useful tool for the identification of fishes. Fish. Res., 81: 316-325.
- Ubukata T (2003) Phlylogenetic constraits & adaptive modification in shell outline of the pectinidae (bivalvia). An elliptic Fourier analysis. Venus 62(3-4):149-160
- Venables WN, Ripley BD (2002) Modern applied statistics with S, 4th edition. Springer, New York.
- Victor BC (1982) Daily otolith increment and recruitment in two coral reef wrasses, *Thalassoma* bisfasciatum and *Helichoeres bivittatus*. Mar Biol 71:203-208
- Volkoff MC, Titus RG (2006) Use of Otolith Microstructure to Discriminate Stocks of Juvenile Central Valley, California, Fall-Run Chinook Salmon. T Am Fish Soc 136:195-210
- Volpedo AV, Miretzky P, Fernandez Cirelli A (2006) Stocks pesqueros de *Cynoscion guatucupa* y *Micropogonias furnieri* (Pisces, Sciaenidae), en la costa atlántica de Sudamérica: comparación entre métodos de identificación. Memoria 66:115–130.
- Waldron M (1998) Annual ring validation of the South African sardine *Sardinops sagax* using daily growth increments. South African J Mar Sci 19: 425–430.
- Wasserstein RL, Lazar NA (2016) The ASA's statement on p-values: context, process, and purpose. The American Statistician 70:129–133.
- Wasserstein RL, Schirm AL, Lazar NA (2019) Moving to a world beyond "p < 0.05." The American Statistician 73:1–19.
- Wood S (2006) Generalized additive models: an introduction with R. CRC press.
- Woodcock SH, Munro AR, Crook DA, Gillanders BM (2012) Incorporation of magnesium into fish otoliths: determining contribution from water and diet. Geochimica et Cosmochimica Acta 94:12–21.
- Wright, P.J., 1991. The influence of metabolic rate on otolith increment width in Atlantic salmon parr, *Salmo salar*. L. J Fish Biol. 38(6),929–933. doi:10.1111/j.1095-8649.1991. tb03632.x
- Wurster C, Patterson W, Cheatham M (1999) Advances in micromilling techniques: a new apparatus for acquiring high-resolution oxygen and carbon stable isotope values and major/minor elemental ratios from accretionary carbonate. Comput Geosci 25:1159–1166
- Yoshinaga J, Nakama A, Morita M, Edmonds JS (2000) Fish otolith reference material for quality assurance of chemical analyses. Mar Chem 69:91–97.







ANEXO

TALLER DE DIFUSION DE RESULTADOS

PROYECTO FIP 2021-17

"DETERMINACIÓN DE UNIDADES DEMOGRÁFICAS DE SARDINA COMÚN ZONA CENTRO SUR"

Viernes 1 de septiembre de 2023

1.- AGENDA

Horario	PRESENTACION
14:30-14:40	Introducción general al proyecto (<i>Guido Plaza</i>) Objetivo Específico 1: Desarrollar un diseño experimental geográfico, temporal y biológicamente adecuado
14:40-15:25	 Objetivo Específico 2: Desarrollar un diseño experimental geográfico, temporal y biológicamente adecuado para la identificación de las unidades demográficas de sardina común, considerando la estabilidad de los indicadores en el tiempo Microquímica de otolitos (<i>Pamela Toledo</i>) Microestructura de otolitos (<i>Guido Plaza</i>) Morfometría de otolitos (<i>Francisco Cerna</i>)
15:25-15:40	Objetivo Específico 4 : Estimación de grado de mezcla entre las posibles unidades demográficas identificadas (<i>Edwin Niklitschek</i>)
15:40-15:50	INTERVALO DE DESCANSO
15:50-16:10	Objetivo Específico 3: Desarrollar un modelo conceptual respecto de las migraciones ontogénicas de los individuos y los posibles procesos de conectividad entre las unidades demográficas y su relación con las variables ambientales (<i>Gustavo Aedo</i>)
16:10-16:30	 Objetivo Específico 5: Explorar mediante análisis multimetodológico, la hipótesis de una posible unidad demográfica de anchoveta en aguas interiores de la Región de Los Lagos. <i>Guido Plaza y Edwin Niklitschek</i>
16:30	Conclusiones y discusión final







2.- ASISTENTES

NOMBRE	INSTITUCION
Silvia Hernández	Subsecretaría de Pesca y Acuicultura
Camila Sagua	Subsecretaría de Pesca y Acuicultura
Karín Silva	Subsecretaría de Pesca y Acuicultura
Lilian Troncoso	Subsecretaría de Pesca y Acuicultura
Luciano Espinoza	Subsecretaría de Pesca y Acuicultura
Rafael Hernández	Fondo de Investigación Pesquera y de Acuicultura
Jorge Contreras	Instituto de Fomento Pesquero,
Camilo Rodríguez	Instituto de Fomento Pesquero
Guillermo Moyano	Instituto de Fomento Pesquero
Juan Carlos Saavedra	Instituto de Fomento Pesquero
Amalia López	Instituto de Fomento Pesquero
Francisco Cerna	Instituto de Fomento Pesquero
Cecilia Machuca	Instituto de Fomento Pesquero
Carola Hernández	Instituto de Fomento Pesquero
Jorge Contreras	Instituto de Fomento Pesquero, Instituto de Fomento Pesquero
Gustavo Aedo	Pontificia Universidad Católica de Valparaíso
Guido Plaza	Pontificia Universidad Católica de Valparaíso
Pamela Toledo	Universidad Austral, Universidad de Los Lagos
Edwin Niklitschek	Universidad de Los Lagos







3.- OBSERVACIONES

A continuación, se resumen algunos de los principales aspectos que surgieron del análisis de los resultados durante el taller.

Desde la Subsecretaría de Pesca se destaca la importancia de los resultados obtenidos, para contribuir a comprender de mejor forma los patrones demográficos, tanto para la sardina común, como para la anchoveta en la zona de estudio. Se releva también la importancia que pueden tener estos resultados para la evaluación y gestión de estos recursos de gran importancia comercial.

Desde la Subsecretaría de Pesca se destaca que los resultados se ajustan a la dinámica que se ha venido observando en la sardina común en Chiloé. En este contexto se destaca que los resultados vienen a reforzar lo que se venía planteando con anterioridad para este recurso, donde no es posible observar un patrón homogéneo en su distribución, desde la zona centro-sur hacia el mar de Chiloé, lo que pareciera ser indicativo de la existencia de una barrera que contribuye a la segregación espacial del recurso.

Desde la Subsecretaría de Pesca se solicita clarificar los resultados sobre las 6 muestras de la anchoveta, que mostraron señales químicas particulares. Desde el equipo de trabajo se subraya que se analizaron alrededor de 50 juveniles de la zona del Golfo de Ancud, de las cuales 6 ejemplares mostraron señales isotópicas muy diferentes, y por ello fueron procesadas como un grupo particular. Adicionalmente se destaca que esta unidad demográfica, proporcionalmente tiene una menor contribución al total poblacional, pero puede ser muy importante para la resiliencia de la especie. Se destaca que hay estudios que han demostrado que estos reductos primordiales, juegan un rol crucial para las especies, frente al efecto de eventos climáticos extremos, como por ejemplo un evento ENSO fuerte u otro de naturaleza similar.

Desde la Subsecretaría de Pesca se destaca que es importante considerar que de acuerdo a los resultados de la Evaluación Hidroacústica, la anchoveta se concentra mayoritariamente en la zona continental en la región de Los Lagos. Se recomienda que en futuros estudios se procesen muestras de esta zona para robustecer el alance de los hallazgos reportados. Desde el equipo del proyecto se responde que las muestras procesadas provinieron exclusivamente de la zona Golfo de Ancud y no se contó con muestras de los fiordos,







como para fortalecer el análisis comparativo. Sin embargo, se enfatiza que efectivamente es necesario ampliar la escala espacial de análisis para fortalecer las conclusiones.

Desde la Subsecretaría de Pesca se manifiesta cierta inquietud por el resultado que muestra cierta conexión entre la unidad demográfica de la zona norte y la unidad demográfica potencial de la región de los Lagos, para la anchoveta. ¿Cómo puede ser posible a pesar de la distancia geográfica? ¿Se podría dar esta condición entre el resto de las unidades demográficas contrastadas, como, por ejemplo, entre la Zona Norte y Caldera Coquimbo, o entre está última y la Zona Centro-Sur? Desde el quipo de trabajo del proyecto se subraya que siempre puede existir un riesgo de que exista algún artificio que condiciones los resultados. Por ejemplo, si las tasas de crecimiento en las fases iniciales son similares entre áreas geográficas, y como la tasa de crecimiento puede estar asociada a la concentración de manganeso, esto puede conducir a aumentar la capacidad discriminatoria de este elemento.

Desde el equipo de trabajo del proyecto, se enfatiza que los hallazgos reportados tanto para la sardina como para la anchoveta se restringen a una simple cohorte, y es en ese contexto es que tienen que ser considerados los resultados del estudio. En este mismo tenor se destaca que los peces pelágicos pequeños pueden ampliar o restringir su distribución espacial, en función de sus tamaños poblacionales, y también en función de forzantes ambientales. Por ello es fundamental incrementar el alcance del estudio a diferentes cohortes, para lograr un mejor diagnóstico de la estructura demográfica de esta especie, en un escenario climático cambiante.