

UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
ESCUELA DE GRADUADOS

MAGISTER EN CIENCIAS MENCIÓN PESQUERÍAS



**DINÁMICA POBLACIONAL DE SARDINA COMÚN Y ANCHOVETA EN CHILE
CENTRO-SUR: ESTRUCTURA DE RETROALIMENTACIÓN, INTERACCIÓN
BIOLÓGICA Y ESTOCÁSTICIDAD AMBIENTAL**

MILTON JAIR PEDRAZA GARCIA

Concepción – Chile, Diciembre 2006

**DINÁMICA POBLACIONAL DE SARDINA COMÚN Y ANCHOVETA EN CHILE
CENTRO-SUR: ESTRUCTURA DE RETROALIMENTACIÓN, INTERACCIÓN
BIOLÓGICA Y ESTOCÁSTICIDAD AMBIENTAL**

Por

MILTON JAIR PEDRAZA GARCIA

Tesis presentada a la



ESCUELA DE GRADUADOS
DE LA UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN

Para optar al grado de

MAGISTER EN CIENCIAS MENCIÓN PESQUERÍAS

CONCEPCIÓN – CHILE

Diciembre 2006

UNIVERSIDAD DE CONCEPCION
ESCUELA DE GRADUADOS

La presente tesis se realizó en el Departamento de Oceanografía de la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográfica de la Universidad de Concepción, y ha sido aprobada por la siguiente Comisión Evaluadora:

Profesor Guía

MsC. Luis Antonio Cubillos Santander
Departamento Oceanografía
Universidad de Concepción

Comisión Evaluadora



Dr. Ciro Oyarzun González
Departamento Oceanografía
Universidad de Concepción

Dr. Billy Ernst E
Departamento Oceanografía
Universidad de Concepción

MsC. Aquiles Sepúlveda O.
Instituto de Investigación Pesquera
Talcahuano

Jefe de Programa

Dr. Leonardo Castro C.
Departamento Oceanografía
Universidad de Concepción

INDICE GENERAL

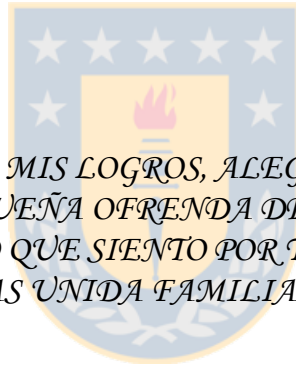
Resumen General	1
Listado de Tablas	3
Listado de Figuras	5
Listado Apendices	6
CAPITULO I	
1. Introduccion General	7
1.2. Hipótesis de Trabajo	11
1.3. Objetivo	11
1.3.1. General	
1.3.2. Específicos	
1.4. Materiales y Métodos	12
1.4.1. Información disponible	12
1.4.2. Modelo de la dinámica poblacional	12
1.4.3. Análisis Estadístico	14
CAPITULO II	
2. Resultados	16
2.1. Exploración de formas funcionales de denso-dependencia en la dinámica poblacional de sardina común y anchoveta en la zona centro sur de Chile	16
Tablas	18
Figuras	21
Apéndice A	25
2.2. Population dynamics of two small pelagic fish in the central-south area off Chile: delayed density-dependence and biological interaction.	29
2.3. Relaciones ambiente – recurso: Su influencia en la dinámica poblacional de sardina común y anchoveta en la zona centro sur de Chile	42
Figuras	43
Tablas	48
CAPITULO III	
3. Discusión General	49
4. Referencias	56



DEDICADO A
MI FAMILIA

*SON ELLOS LA ESTRUCTURA MAS SÓLIDA QUE JAMAS EXISTIRA, DONDE
ME HE APOYADO, ME APOYO Y ME APOYARE PARA ALCANZAR MIS
SUEÑOS.*

*SON ELLOS LOS GENERADORES DE LAS CADENAS DE AMOR QUE ME
UNEN HA ESTE CAMINO, IDEAL PARA MI. ES UNA VIDA FANTASTICA
QUE JAMAS CAMBIARIA.*



*HA ELLOS DEDICO TODOS MIS LOGROS, ALEGRÍAS Y SUEÑOS, ESTOS SON
SOLO UNA PEQUEÑA OFRENDA DE MI PARTE, ANTE LA GRAN
FELICIDAD Y ORGULLO QUE SIENTO POR TENER Y PERTENECER A LA
MEJOR Y MAS UNIDA FAMILIA QUE JAMAS HE CONOCIDO.*

HA ELLOS

OMAR, NELLY, NEDIER, ADRIANA, JULIAN.

LOS QUIERO MUCHISIMO

Agradecimientos

Deseo manifestar mis más sinceros agradecimientos a todas las personas que integran o han integrado este gran programa de estudios Magíster en Ciencias Mención Pesquerías, son ellos los responsables de hacer más fácil la vida lejos de casa, ellos me integraron a esta gran familia llamada o conocida por algunos como “Locademia de Pesquerías”. Entre estas personalidades menciono especialmente:

Rodrigo Wiff, Le´Shago, Gustavo, Argiro, Juancarlitos, Monicacha, Brazuca, Pajarito, Sergiio, Miguel, Mariela, Gataca, Horge, Gastón, Renato, Ciro, Ricardo, Leo, Rubén; Hugo, Sanruca, Sasoto, Pedro Bizarro, Lafon, Churasico, Leomiranda, Chico valero, Daza, Pacheloco, Veas, Landaeta, Espindola, Elisabeth urzua, Cecilia, y a muchos otros a los que pido disculpas por mi falla de memoria.

No quiero dejar pasar la oportunidad de agradecer a la colonia Colombiana que también fue apoyo valioso en momentos donde necesitaba un aire colombiano: Galán, Negro, Ian, Samuel, Diana, Ana María, Jaime, Mónica, Manuel, Ramiro, Sandra, Ivette, Santiaguito, Alan, Efraín, el paisa, Lina, y a muchos otros a los que pido disculpas por mi falla de memoria.

Un especial agradecimiento a Luis Cubillos gran amigo y colega que para mi fortuna pude contar con su apoyo y guía para la realización de este trabajo. Gracias por su entrega y siempre disponibilidad y por las sugerencias y enseñanzas que de el acumule.

También y no por estar de ultimo menos importante, a las personas integrantes del grupo “EPOMAR” por la colaboración y entrega en el trabajo que financia económicamente mi permanencia en Chile. Ellos son por orden de edad: Roberto Torres, German, Carolina, Claudio, Katty y Maria José

RESUMEN GENERAL

En la zona centro-sur de Chile (34°-40°S), la explotación de pequeños pelágicos involucra mayoritariamente a las especies *Strangomera bentincki* (Sardina común) y *Engraulis ringens* (Anchoveta), las cuales son recursos de gran importancia comercial capturadas en aguas costeras por una flota industrial y una artesanal de cerco. La abundancia de estas especies presentan un comportamiento fluctuante e inversa; es así como se ha observado que mientras la abundancia de *S. bentincki* manifiesta una tendencia decreciente en el tiempo, la abundancia de *E. ringens* exhibe una tendencia creciente y viceversa. Estas fluctuaciones de abundancia relativamente opuestas hasta el momento sólo se han analizado parcialmente en el reclutamiento y su relación con la variabilidad ambiental. Sin embargo, también se ha planteado que podrían deberse a otras causas, entre ellas a una probable competencia interespecífica. La hipótesis de competencia o reemplazo se ha planteado en más de una oportunidad cuando se analiza la situación recíproca en el rol de las especies dominantes en el llamado complejo “Sardina-Anchoveta”. En este estudio se pretende generar bases para comprender aspectos de la dinámica poblacional de estos recursos en la zona centro-sur de Chile. Para ello las fluctuaciones de abundancia se analizaron sobre la base de una serie de tiempo de captura por unidad de esfuerzo (CPUE), como un índice de abundancia relativa, considerando la teoría clásica de dinámica de poblaciones y bases ecológicas.

El objetivo general del estudio es determinar modelos matemáticos empíricos que reflejen la estructura determinista de la dinámica poblacional tanto de sardina común como de anchoveta. Estos deben permitir describir las interacciones existentes entre los mecanismos de retroalimentación, los factores denso-dependientes y la estocasticidad del ambiente.

En el capítulo I se presenta una introducción y los materiales y métodos generales, con los cuales se aborda la problemática de la presente tesis. En el Capítulo II (numeral 2.1), se presentan resultados de análisis exploratorios para formas funcionales de denso-dependencia presente en la dinámica poblacional tanto de sardina común como anchoveta. La metodología implicó exploraciones iniciales para determinar formas funcionales de denso-dependencia para ello se trabajó con modelos lineales aditivos los cuales incluían relaciones de tipo intra e inter específicas, otro lado, también se realizaron

regresiones lineales y análisis de varianza con la finalidad de observar las relaciones existentes entre tasas de crecimiento per capita y la abundancia registrada en el pasado de estos recursos. Los principales resultados sugieren la presencia de formas funcionales de denso-dependencia en la dinámica poblacional de ambas poblaciones. Particularmente se observan mayores efectos de mecanismos de regulación intra-específicos en sardina común y una integración de mecanismos de regulación intra e inter-específicos en anchoveta. En el numeral 2.2., se presenta el primer manuscrito derivado de los resultados de este trabajo de tesis. En éste podemos observar la aplicación de análisis para series de tiempo con el fin de detectar la estructura de retroalimentación presente en estos recursos. Los resultados sugieren la presencia de un importante componente denso-dependiente de primer y segundo orden actuando simultáneamente sobre las poblaciones de sardina común y anchoveta, el primero de ellos derivado de efectos tróficos entre las especies interactuantes y, el de segundo orden, producto de la interacción con un predador especialista (el pescador). En el numeral 2.3., se presenta exploraciones entre valores de abundancia obtenidos con el modelo determinista y algunas variables ambientales particulares definidas en la metodología, con el propósito de conocer si estas presentan algún efecto sobre la dinámica poblacional de estos recursos. Los resultados principales indican poca influencia o relación de estas variables ambientales y la dinámica poblacional endógena de estas especies. En el capítulo III, se presenta la discusión general de los resultados encontrados en el desarrollo de esta investigación. Se concluye que los resultados de este trabajo constituyen una aproximación diferente, siendo planteado con el ánimo de aportar al entendimiento de la dinámica poblacional de estos recursos, particularmente en lo relacionado a sus fluctuaciones de abundancia. También se indica que el uso de modelos simples de dinámica poblacional denso-dependiente actuando sobre las tasas de crecimiento, pueden explicar en cierta medida y con sus limitantes las variaciones de abundancia en el tiempo. Lo cual podría ser especialmente importante para el manejo de políticas de explotación conjunta en procura de una adecuada administración futura de la pesquería.

Listado de Tablas

CAPITULO II

RESULTADOS

Numeral 2.1.

- Tabla 1. Resultados del análisis de regresiones lineales y comparación de varianzas, realizados para las relaciones entre la tasa de crecimiento per capita poblacional de sardina común (R_{Xt}) y las abundancias de peces pelágicos pequeños registradas en el pasado (sardina común, X_{t-n} y anchoveta, Y_{t-n}), zona Centro- Sur de Chile. Se excluyen resultados no significativos estadísticamente. 18
- Tabla 2. Resultados del análisis de regresiones lineales y comparación de varianzas, realizados para las relaciones entre la tasa de crecimiento per capita poblacional de anchoveta (R_{Yt}) y las abundancias de peces pelágicos pequeños registradas en el pasado (sardina común, X_{t-n} y anchoveta, Y_{t-n}), zona Centro- Sur de Chile. Se excluyen resultados no significativos estadísticamente. 18
- Tabla 3. Resumen de los procedimientos de ajuste y resultado de Modelos Aditivos Generalizados para la dinámica poblacional de sardina común (se incluye solo modelos con resultados estadísticos óptimos determinados por el criterio AIC_c). Se dividen por mecanismos de interacción endógena, el componente interespecífico y el conjunto de mecanismos intra e interespecíficos. Las variables en los modelos son: R_{Xt} = tasa de crecimiento per capita para la población de sardina común; X_{t-n} = abundancia de sardina común registrada en el pasado $t-n$; Y_t = Abundancia actual de anchoveta; Y_{t-n} = abundancia de anchoveta registrada en el pasado $t-n$. Los modelos más parsimoniosos elegidos de acuerdo al criterio de selección AIC_c son resaltados. 19
- Tabla 4. Resumen de los procedimientos de ajuste y resultado de Modelos Aditivos Generalizados para la dinámica poblacional de sardina común (se incluye solo modelos con resultados estadísticos óptimos determinados por el criterio AIC_c). Se dividen por mecanismos de interacción endógena, el componente interespecífico y el conjunto de mecanismos intra e interespecíficos. Las variables en los modelos son: R_{Yt} = Tasa de crecimiento per capita para la población de anchoveta; Y_{t-n} = Abundancia de anchoveta registrada en el pasado $t-n$; X_t = Abundancia actual de sardina común; X_{t-n} = Abundancia de sardina común registrada en el pasado $t-n$. Los modelos más parsimoniosos elegidos de acuerdo al criterio de selección AIC_c son resaltados. 20

Numeral 2.2.

- Table 1 Summary of the fitting procedures and the results from the most parsimonious models of the population dynamics for common sardine and anchovy. Including endogenous factors, interspecific components and endogenous and interespecific factors for two species. The variables in the model are: R_{Xt} = per capita population growth rate of common sardine, R_{Yt} = per capita population growth rate of anchovy, X_{t-n} = abundance of common sardine at time $t-n$, X_t = abundance of common sardine, Y_t = abundance of anchovy, Y_{t-n} abundance of anchovy time $t-n$. Most parsimonious models according to AIC criteria (We present only the statistically optimal models); p : pvalue; R^2 : coefficient of determination; AIC, Akaike's information criterion. Boldface indicates the most parsimonious models. 35

Table 2. Selected population dynamics models for common sardine and anchovy including coefficients, standard errors and significance of the model parameters. The variables of models have been previously defined in table 1. (Significance codes: *** $p < 0.001$ ** $p < 0.01$ * $p < 0.05$ ns $p < 0.1$)	36
---	----

Numeral 2.3.

Tabla 1. Resultados del análisis de regresiones lineales y comparación de varianzas para la diferencia en abundancia (observada y calculada) y variables ambientales en sardina común.	48
Tabla 2. Resultados del análisis de regresiones lineales y comparación de varianzas para la diferencia en abundancia (observada y calculada) y variables ambientales en anchoveta.	48



Listado de Figuras

CAPITULO II

RESULTADOS

Numeral 2.1.

- Figura 1. Efectos de denso-dependencia sobre la tasa de crecimiento per-capita poblacional (R_{X_t}) de sardina común, creados por la abundancia de si misma (X_{t-n}) y anchoveta (Y_{t-n}) en el pasado. A) Abundancia de sardina común el año anterior X_{t-1} ; B) Abundancia de sardina común dos años antes X_{t-2} ; C) Abundancia de sardina común tres años antes X_{t-3} ; D) Abundancia de anchoveta actual Y_t ; E) Abundancia de anchoveta un año antes Y_{t-1} ; F) Abundancia de anchoveta dos años antes Y_{t-2} 21
- Figura 2. Efectos de denso-dependencia sobre la tasa de crecimiento per-capita poblacional (R_{Y_t}) de anchoveta, creados por la abundancia de si misma (Y_{t-n}) y sardina común (X_{t-n}) en el pasado. A) Abundancia de Anchoveta el año anterior Y_{t-1} ; B) Abundancia de Anchoveta dos años antes Y_{t-2} ; C) Abundancia de Anchoveta tres años antes Y_{t-3} ; D) Abundancia de actual de sardina común X_t ; E) Abundancia de sardina común el año anterior X_{t-1} ; F) Abundancia de sardina común dos años antes X_{t-2} 22
- Figura 3. Efectos no-lineales actuando sobre la tasa de crecimiento per-capita de la población de sardina común (R_{X_t}). A) Presencia de mecanismos de regulación intra-específicos; B) Integración de mecanismos de regulación intra e inter-específicos, y; C) Presencia de mecanismos de regulación inter- específicos, modelo aditivo generalizado con mejor ajuste que describe la dinámica poblacional de la sardina común. [CPUEs1= X_{t-1} , abundancia de sardina común el año anterior; CPUEs2= X_{t-2} , abundancia de sardina común dos años antes; CPUEA= Y_t , abundancia de anchoveta actual; CPUEa1= Y_{t-1} , abundancia de anchoveta el año anterior] 23
- Figura 4. Efectos no-lineales actuando sobre la tasa de crecimiento per-capita de la población de Anchoveta (R_{Y_t}). A) Presencia de mecanismos de regulación intra-específicos; B) Presencia de mecanismos de regulación inter- específicos, y; C) Integración de mecanismos de regulación intra e inter-específicos, modelo aditivo generalizado con mejor ajuste que describe la dinámica poblacional de Anchoveta en la zona Centro – Sur de Chile. [CPUEa2= Y_{t-2} , abundancia de anchoveta dos años antes; CPUEa3= Y_{t-3} , abundancia de anchoveta tres años antes; CPUEa1= Y_{t-1} , abundancia de anchoveta el año anterior; CPUESar = X_t , abundancia actual de sardina común; CPUEs1 = X_{t-1} , abundancia de sardina común el año anterior] 24

Numeral 2.2.

- Figure 1. Time series of relative abundance indices of common sardine and anchovy in the central_south area off Chile (1990–2002) 32
- Figure 2. Conceptual scheme for the population dynamics analysis of common sardine and anchovy in the central-south area off Chile 32
- Figure 3. Partial rate correlation function (PRCF) of the relative abundance of common sardine and anchovy (1990–2002) 33
- Figure 4. Plot of the realized per capita population growth rate against the abundance observed one and two year previous 34

Figure 5. Plot of the realized per capita population growth rate against the abundance observed one and two year previous	36
Figure 6. Simulation of changes in abundance using the deterministic skeleton with endogenous factors, showing an asymptotic convergence to equilibrium	37
Figure 7. Simulation of changes in abundance using the model with endogenous factors in presence of a stochastic environment (A), and realized per capita growth rate as a function of abundance one and two year previous (B) for the simulated time series	37
Figure 8 The spectral density obtained from the simulated dynamics with endogenous factors in presence of a stochastic environment	38
Figure 9. The simulated skeleton in presence of a stochastic environment for endogenous and direct interspecific factors	38
Numeral 2.3.	
Figura 1. Índice de abundancia de sardina común: (●) Datos originales registrados en el puerto de Talcahuano, y (○) Valores estimados a partir del mejor modelo lineal generalizado el cual involucra mecanismos de regulación intra – específicos.	43
Figura 2. Valores residuales entre índices de abundancia para sardina Común en la zona Centro – Sur de Chile.	43
Figura 3. Índice de abundancia de anchoveta: (●) Datos originales registrados en el puerto de Talcahuano, y (○) Valores estimados a partir del mejor modelo lineal generalizado el cual involucra mecanismos de regulación intra e inter – específicos.	44
Figura 4. Valores residuales entre índices de abundancia para anchoveta en la zona Centro – Sur de Chile.	44
Figura 5. Regresiones lineales entre valores residuales de abundancia (observada y estimada) y el campo de viento superficial. (●) Sardina común: A) Campo de vientos superficial entre los 35,5° S y 37,5° S (WIND A) y B) Campo de vientos superficial entre los 38,5° S y 39,5° S (WIND B). (●) Anchoveta: C) Campo de vientos superficial entre los 35,5° S y 37,5° S (WIND A) y D) Campo de vientos superficial entre los 38,5° S y 39,5° S (WIND B).	45
Figura 6. Regresiones lineales entre valores residuales de abundancia (observada y estimada) e índice de Oscilación del sur (ISO). (●) (A) Sardina común y (●) (B) Anchoveta	46
Figura 7. Regresiones lineales entre valores residuales de abundancia (observada y estimada) y temperatura superficial del mar (TSM). (●) (A) Sardina común y (●) (B) Anchoveta	47

Listado de Apéndices

CAPITULO II

Apéndice A	25
------------	----

CAPITULO I

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

La abundancia de los stocks de peces es altamente fluctuante en diversas escalas, tanto espaciales como temporales (Bjørnstad *et al.* 1999). Las causas de estas fluctuaciones son complejas y están determinadas por un conjunto variado de procesos tanto directos como indirectos ya sea de origen biológico, ambiental y/o antropogénico. Entender los procesos responsables de dichas fluctuaciones es uno de los objetivos principales de la ecología de poblaciones (Royama 1992; Murdoch *et al.* 2002). Tradicionalmente han coexistido dos puntos de vista opuestos que tratan de explicar esta dinámica. El primero señala a factores exógenos o también llamados factores denso-independientes (p.e. clima y estacionalidad del ambiente) como los únicos causantes de los cambios en la abundancia de la población (Royama 1992; Bodenheimer 1938 *vide* Lima *et al.* 2000; Andrewartha & Birch 1954 *vide* Lima *et al.* 2000). El segundo, sustenta que la variabilidad en la abundancia de las poblaciones se explica solamente en función de factores endógenos. Estos pueden estar representados tanto por eventos de retroalimentación (mecanismo de feedback), creados por la interacción entre individuos de la misma población, o también por factores de interacción entre poblaciones (factores denso-dependientes), postulándose que son éstos los verdaderos reguladores de las poblaciones naturales (Turchin & Taylor 1992; Turchin 1995; Belgrano *et al.* 2004).

Según los anteriores puntos de entendimiento para la dinámica de las poblaciones, muchos autores han sugerido que cambios a gran escala en las condiciones oceanográficas, vientos, temperatura, salinidad y otras fuerzas ambientales (factores denso –independientes) pueden generar variabilidad en el nivel de mortalidad durante estadios tempranos en la historia de vida de estas especies o, lo cual afectaría temporal y espacialmente los patrones de reclutamiento (Cole & McGlade 1998; Botsford 1986; Arntz *et al.* 1987; Cushing 1995). Por otro lado, otros estudios teóricos y prácticos en poblaciones de peces en zonas templadas que buscaron comprender los procesos que gatillan las variaciones en abundancia de los stocks explotados, enfatizaron que son los factores estocásticos los causales de dichas variaciones (May 1974; Cushing 1995). Sin embargo, se ha documentado que la variabilidad en el reclutamiento también puede ocurrir como resultado de mecanismos intrínsecos de regulación (denso – dependientes), los cuales incluso pueden operar a pequeñas escalas espaciales (Hunt & Scheibling

1997); sugiriéndose que estos factores pueden generar variabilidad a nivel de la mortalidad natural desde estadios tempranos hasta la fase prerrecluta y/o altos niveles de predación y/o canibalismo actuando en los juveniles; de este modo se indica que la interacción denso-dependiente dentro y entre diferentes especies podría en cierta medida explicar la fuerza de las distintas clases anuales, generando un rico espectro de comportamientos dinámicos deterministas, incluyendo ciclos y caos (Hixon & Carr 1997; Hunt & Scheibling 1997; Berryman 1981, 1999; Myer & Cadigan 1993; Bjørnstad *et al.* 1999; Higgins *et al.* 1997a, b; Hixon & Carr 1997). De esta manera se argumenta que los factores denso-dependientes o mecanismos de retroalimentación pueden transcribirse en supresión y/o estabilización que influyen en el crecimiento de la población (McClure 1990; Denno *et al.* 1994, 1995).

En la actualidad, el estudio de la dinámica de las poblaciones naturales contempla la interacción existente entre los factores endógenos y los factores exógenos (Royama 1992; Higgins *et al.* 1997a, b; Leirs *et al.* 1997; Lima *et al.* 1999; Lima 2001; Lima *et al.* 2000; Murdoch *et al.* 2002; Murúa *et al.* 2003; Belgrano *et al.* 2004). Sin embargo, la evidencia empírica de los efectos de la denso-dependencia son escasas (Royama 1977; Berryman 1991), especialmente en el estudio de la dinámica de peces pelágicos pequeños. Esto se debe probablemente a que no hay un consenso general de su importancia, por la incertidumbre que existe en la forma funcional de la denso-dependencia sobre interacciones bióticas (Bjørnstad *et al.* 1999).

La explotación de peces pelágicos pequeños en la zona centro-sur de Chile (34° - 40° S), involucra mayoritariamente las especies *Strangomera bentincki* (Sardina común) y *Engraulis ringens* (Anchoveta). Estos son recursos de gran importancia comercial tanto para el sector industrial como el artesanal, registrándose rangos de extracción (ambos recursos) que van desde las 360,000 a 1,800,000 t entre 1990 y 2004 (Sernapesca 2004). Los desembarques de sardina común manifiestan un comportamiento fluctuante opuesto a los de anchoveta (Cubillos *et al.* 1998). Es así como, se ha observado que mientras la captura por unidad de esfuerzo (CPUE) de *S. bentincki* manifiesta una tendencia decreciente, *E. ringens* exhibe una tendencia creciente, para luego presentar una disminución en concomitancia con la recuperación de la abundancia relativa en sardina común. Varias hipótesis se han postulado con respecto a estas fluctuaciones inversas de abundancia entre estas especies, algunas han sido planteadas con respecto a la

variabilidad ambiental (Fonseca *et al* 1986; Yañez *et al.* 1990,1992; Cubillos *et al.* 1998, Cubillos & Arcos 2002), y otras se han basado en probables mecanismos de competencia interespecífica (MacCall 1983). Aun que la hipótesis de competencia presenta dificultades en su contrastación, esta ha sido postulada para otros peces pelágicos cuando se analiza los cambios de abundancia y el rol de las especies dominantes en el llamado complejo “Sardina-Anchoveta” (Daan 1980; Pauly & Tsukayama 1987; Serra & Tsukayama 1988; Cury & Fontana 1988)

S. bentincki es una especie endémica de Chile distribuida desde el norte de Coquimbo (29° S) hasta Puerto Montt (42° S) (Arrizaga 1981; Serra 1983), pero registra una mayor abundancia en sectores costeros localizados entre Constitución (36° S) y Punta Galera (40°S), con un claro aumento de la frecuencia de aparición y de las densidades hacia el sur del paralelo 38°S. Su distribución espacial está altamente asociada a focos de surgencia costera y en particular la sardina común, con la desembocadura de los ríos principales, motivo por el cual el límite longitudinal de su distribución normalmente no supera las 30-40 millas náuticas desde la costa (Serra 1978; Aguayo & Soto 1978; Arrizaga & Veloso 1982; Yañez *et al.* 1990; Cubillos & Arancibia 1993; Cubillos *et al.* 1994). En cuanto a los aspectos de la biología reproductiva la sardina común es un desovante parcial durante todo el año, pero la máxima actividad reproductiva se presenta fundamentalmente en el segundo semestre, iniciándose entre julio y agosto extendiéndose hasta octubre (Serra *et al.* 1978; Cubillos & Arancibia 1993; Cubillos *et al.* 1994, Arancibia *et al.* 1994, Cubillos *et al.* 1999, 2001), pudiéndose detectar un máximo de densidad de estados larvales en el plancton entre septiembre y octubre (Sepúlveda, 1990) y con un máximo secundario de actividad reproductiva en la segunda mitad del verano. Por otro lado, Arancibia *et al.* (1994) y Cubillos *et al.* (1999, 2001) concluyeron que la estrategia reproductiva de esta especie es comenzar a desovar al término del invierno (agosto), cuando ocurren condiciones oceanográficas que favorecen la retención de huevos en la costa (e.g. transporte hacia la costa, y convergencia debido a la dominancia de vientos norte). Esas condiciones cambian en menos de un mes a un régimen de surgencias moderadas (Arcos & Navarro 1986), que favorecerían tanto en la producción de alimento como su concentración en zonas costeras, y por lo tanto mejorando la sobrevivencia de larvas y juveniles (Castro & Hernández 2000).

La sardina común y anchoveta presenta características similares tales como: su esperanza de vida, una dinámica similar en términos de su co-ocurrencia espacio-temporal, aspectos biológicos y aspectos pesqueros. Entre los aspectos biológicos se puede mencionar: (a) rápido crecimiento corporal, con oscilaciones estacionales en la tasa de crecimiento; (b) una tasa de mortalidad natural relativamente alta; (c) similar estrategia reproductiva; (d) el área y época de desove, así como la época de reclutamiento coinciden espacio-temporalmente, compartiendo un hábitat similar; y (e), pueden conformar cardúmenes y agregaciones mixtas (Cubillos *et al.* 2001, Cubillos *et al.* 2002, Castillo *et al.* 2004, Castro *et al.* 1997, Cubillos *et al.* 2005). Desde el punto de vista pesquero se puede mencionar: i) capturas altamente dependientes de los pulsos anuales de reclutamiento; ii) estacionalidad pesquera; con altas captura y esfuerzo pesquero entre enero y marzo de todos los años; y iii) un reducido número de grupos de edad presentes en la población (*sensu* Cubillos *et al.* 2002).

De esta manera, en el desarrollo de esa investigación se pretendió comprender aspectos de la dinámica poblacional de sardina común y anchoveta en la zona centro – sur de Chile, basándose en sus abundancias relativas, y considerando la similitud en las características biológicas y dinámica espacio-temporal. El enfoque esta orientado a comprender, mediante bases ecológicas y teoría clásica de dinámica de poblaciones, cómo las fluctuaciones de abundancia observadas en estos recursos pueden ser explicadas en términos de factores endógenos que estarían representados tanto por los eventos de retroalimentación creados por la interacción entre individuos como por la denso-dependencia generada por la regulación inter-específica.

1.2. HIPÓTESIS DE TRABAJO

Se plantea que la estructura de retroalimentación y los factores denso-dependientes, en términos de efectos fisiológicos sobre el individuo (tasa de crecimiento y procesos reproductivos) e interacción biológica (intra e inter específica), serían los verdaderos reguladores de la dinámica poblacional de sardina común y anchoveta, siendo estos mecanismos determinantes en las fluctuaciones de abundancia observada en este recurso en la zona centro-sur de Chile.

1.3. OBJETIVOS

1.3.1. General

Verificar las relaciones de densodependencia y retroalimentación en las poblaciones de sardina común y anchoveta y caracterizar estas interacciones a través de modelos matemáticos que separe los efectos producidos sobre la abundancia y tasa de crecimiento per capita.

1.3.2. Específicos

- Comprobar la existencia de una estructura de retroalimentación presente en la dinámica poblacional tanto de sardina común como de anchoveta.
- Explorar los efectos de la denso-dependencia sobre la tasa de crecimiento per capita de sardina común en función de su propia abundancia y la abundancia de anchoveta registrada en el pasado.
- Jerarquizar el efecto de las interacciones entre los factores considerados, sobre las fluctuaciones en abundancia y la dinámica poblacional de estos recursos.
- Entender la variabilidad de abundancia de estos recursos en la zona centro – sur de Chile, con base en las teorías de ecología de poblaciones.
- Determinar la existencia de efectos ambientales de tipo particular sobre la dinámica poblacional de estas especies, mediante la interacción con: Temperatura superficial del mar, el campo de viento superficial y el índice de Oscilación del Sur (IOS).

1.4. MATERIALES Y MÉTODOS

1.4.1. Información disponible

Se utilizó una serie de tiempo de la captura por unidad de esfuerzo (CPUE) como un índice de abundancia relativa anual tanto para sardina común como para anchoveta. Esta serie se registro entre el año 1990 y 2002, siendo obtenida de la pesquería que se genera en el área de Talcahuano. Este índice de abundancia fue estandarizado con la finalidad de aislar los efectos asociados con el poder de pesca y la estructura de la flota, así como efectos temporales de mes y año; para ello se implemento el procedimiento aplicado por [Cubillos *et al.* \(1998, 2002\)](#). El procedimiento consiste en estandarizar el esfuerzo de pesca bajo el concepto de poder de pesca relativo (PPR), definido como la razón entre la tasa de captura de cada unidad de pesca respecto de la tasa de captura de otra embarcación considerada patrón ([Shimada & Shaefer 1956; Kimura 1981](#)). Luego el esfuerzo de pesca estándar de un barco i durante el periodo t (mes), corresponde al producto entre el esfuerzo de pesca nominal y el poder de pesca relativo del barco i . Una vez estandarizado el esfuerzo la CPUE corresponde a la relación entre la captura y el esfuerzo de pesca estándar de las embarcaciones. Para el desarrollo metodológico se asumió que los valores de CPUE registrados estarían reflejando cambios en la abundancia poblacional de cada especie, en tal sentido varios autores han sugerido que la CPUE puede tener varias limitantes al presentarse como índice de abundancia relativa ([Gulland 1974 *fide* Cubillos *et al.* 2002](#)), principalmente en especies que conforman cardúmenes, ya que en estas el coeficiente de capturabilidad puede variar inversamente con la biomasa del stock ([Csirke 1988 *fide* Cubillos *et al.* 2002, Patterson *et al.* 1993; Freon & Misund 1999](#)). Sin embargo, existen otros autores que indican que datos de CPUE proveen información aceptable sobre la abundancia relativa de los recursos, siempre que se disponga de una medida real del esfuerzo efectivo y la capturabilidad no cambie con la abundancia ([Maunder & Punt 2004; Hoyle & Maunder 2004; Hinton & Maunder 2004](#)).

1.4.2. Modelo de la dinámica poblacional

Los factores que se consideraron como determinantes en la dinámica poblacional de sardina común y anchoveta, fueron representados mediante un modelo general logístico

tipo Ricker en tiempo discreto (Ricker 1954), con el cual se ha podido demostrar que la sobrevivencia y reproducción individual está relacionada con la abundancia de la población a través de efectos densodependientes (Berryman & Gutierrez, 1999; Stenseth *et al.* 1996; Forchhammer *et al.* 1998; Berryman 2001 *fide* Lima *et al.* 2002; Bjørnstad *et al.* 1999b). Adicionalmente, este modelo puede estar influenciado por mecanismos estocásticos que para el caso representarían el ambiente. Así, la dinámica temporal de estas interacciones puede ser representada por (para el caso de sardina común):

$$X_t = X_{t-1} * \exp[a_x + f_x(X_{t-1}; X_{t-2}; \dots X_{t-n}) + g_x(X_t; Y_t; Y_{t-1}; \dots, Y_{t-n}) + \varepsilon_t] \quad 1)$$

Donde X_t denota la abundancia de sardina común; a_x es el coeficiente asociado a la tasa de sobrevivencia y reproducción individual; f_x es una función que representa los efectos densodependientes (retroalimentación); g_x es la función que representa los efectos interespecíficos directos (Y_t) e indirectos (Y_{t-1} ; Y_{t-2} ; Y_{t-n}) de la abundancia de anchoveta en el tiempo t ; ε_t es una variable que representa perturbaciones aleatorias estocásticas distribuidas normal $N(0, \sigma^2)$.

Una forma alternativa de expresar la ecuación anterior (1) se basa en la incorporación de tasas de crecimiento poblacional per capita, la cual representa los procesos individuales de sobrevivencia y reproducción que son inherentes a la dinámica poblacional. Esta alternativa es conocida como una función R (Berryman 1999 *fide* Murúa *et al.* 2003), la cual es definida como $R_{Xt} = \log(X_t) - \log(X_{t-1})$, de esta manera la ecuación (1) puede ser expresada como una función R:

$$R_{Xt} = a_x + f_x(X_{t-1}; X_{t-2}; \dots X_{t-n}) + g_x(X_t; Y_t; Y_{t-1}; \dots Y_{t-n}) + \varepsilon_t \quad (2)$$

En esta función alternativa se puede observar la estructura básica de retroalimentación; la integración de los efectos interespecíficos directos o con retraso y las fuerzas estocásticas al interior de la dinámica de las poblaciones naturales (Stenseth *et al.* 1997; Bjørnstad *et al.* 1998, 2001). En estricto rigor el desarrollo metodológico implicó la selección y evaluación de una familia de formas funcionales para f y g , usando la serie de tiempo disponible.

1.4.3. Análisis Estadístico

La determinación de la estructura de retroalimentación tanto para sardina común como para anchoveta, se realizó mediante análisis de funciones parciales de tasas de correlación (PRCF) (Berryman & Turchin 2001).

Las formas funcionales eran determinadas mediante análisis de modelos Generalizados, utilizando las herramientas estadísticas y rutinas disponibles en el software R (Venables & Ripley 1997, 2002; Ihaka & Gentleman, 1996; Hastie & Tibshirani 1990). Los Modelos más parsimoniosos fueron seleccionados usando el criterio de información de Akaike's corregido (AIC_c) para muestras pequeñas (Buckland *et al.* 2001). De esta manera, el mejor modelo corresponde al que minimicé el AIC_c , según:

$$AIC_c = AIC + 2p(p+1)/(n-p-1)$$

Donde $AIC_c = -2 * (\log(\ell)) + 2(p)$ es el criterio de información Akaike's; p es el número de parámetros a ser estimados; n es el numero de años disponible y ℓ es la verosimilitud. Destacamos que una diferencia ≤ 1 en AIC_c se considera no significativa, regla basada en varios procedimientos de selección de modelos basados en el criterio de información (Burnham & Anderson 1998 *vide* Lima *et al.* 2002; Lima *et al.* 2000). Por otro lado, también se implemento como alternativa para la selección de modelos el coeficiente de determinación; valor-F; valor-p; y el criterio de selección "Schwar's Bayesian Criterion" (SBC; S-PLUS 2000) (Murúa *et al.* 2003; Belgrano *et al.* 2004); este ultimo criterio se puede obtener mediante:

$$SBC = -2 * (\log(\ell)) + p + n$$

El ajuste de los distintos modelos evaluados fue desarrollado mediante análisis de regresiones no lineales usando las herramientas estadísticas disponibles en el software R-project (Bates & Watts 1998; Belgrano *et al.* 2004).

Con el propósito de conocer efectos ambientales de tipo particular sobre la dinámica poblacional de estos recursos, se realizó exploraciones mediante regresiones lineales y análisis de varianza entre los valores residuales de curvas de abundancia y las variables ambientales. Las variables ambientales contempladas fueron: Temperatura Superficial del Mar (TSM) en el área local, el campo de viento superficial y Índice de Oscilación del Sur (IOS) como un índice climático global que representará la variabilidad climática en la zona sur del Océano Pacífico Sur. Los datos fueron obtenidos de las siguientes fuentes:

- Temperatura superficial del mar (TSM): Los promedios mensuales de anomalías de temperatura superficial del mar (ATSM) fueron obtenidos desde Integrated Global Ocean Services System Products Bulletin (IGOSS), información compilada y procesada según Reynolds-Smith y disponible en la página (www.irdl.ldeo.columbia.edu/sources/igooss/.nmc/Reyn_SmithOlv2). Los datos tienen una resolución de $1^{\circ} \times 1^{\circ}$, y se utilizó el píxel más cercano a la costa ($74^{\circ}30'S$) entre los $34^{\circ}S$ y $40^{\circ}S$.
- Campo de viento superficial: los datos de la actividad horizontal del viento en términos de turbulencia y forzamiento a lo largo de la costa fueron obtenidos de CERSAT (Centre ERS d'Archivage et de Traitement), sobre la base de los escaterómetros ERS 1, ERS 2, y QuickScat disponible en el sitio (<http://www.ifremer.fr/cersat/en/data/data.htm>).
- La serie de datos de IOS con valores promedio anual fue obtenida directamente en el sitio (<http://www.dnr.qld.gov.au/longpdk/longpdk.htm>).

CAPITULO II

2. RESULTADOS

2.1. Exploración de formas Funcionales de Denso-dependencia en la Dinámica Poblacional de sardina común y anchoveta en la zona Centro-Sur de Chile

La función R_{Xt} para sardina común (tasa de crecimiento per capita poblacional) y sus abundancias registradas en el pasado (X_{t-n}) fueron graficadas y analizadas mediante regresiones lineales simples y comparación de varianzas (Figura 1). Los resultados indican la existencia de una sola relación significativa, la cual se encuentra reflejada por los efectos negativos de la abundancia de sardina común registrada el año anterior (X_{t-1}), actuando sobre la tasa de crecimiento per capita de la población (R_{Xt}) (Tabla 1). Por otro lado, también se puede observar efectos (no significativos) sobre R_{Xt} creados por la abundancia de sardina común (efecto negativo) y la abundancia de anchoveta (efecto positivo) registradas dos años antes (X_{t-2} y Y_{t-2}) (Figura 1, Tabla 1). El procedimiento exploratorio de denso-dependencia para anchoveta nos indica la existencia de varias relaciones significativas entre su tasa de crecimiento per capita poblacional (R_{Yt}) y las abundancias registradas en el pasado. Es así como, se pudo observar efectos negativos de su abundancia registrada dos años antes (Y_{t-2}) y la abundancia de sardina común actual (X_t), actuando sobre R_{Yt} (Figura 2, Tabla 2). Por otro lado, se aprecia efectos positivos de la abundancia de sardina común dos años antes (X_{t-2}), actuando sobre la tasa de crecimiento per capita de la población de anchoveta (Figura 2, Tabla 2). Los modelos resultantes para estas dos especies son muy similares, lo que podría dar cuenta de la interacción entre especies.

Las formas funcionales de la denso-dependencia y los procedimientos de ajuste para sardina común, se entregan resumidos en la Tabla 3. El modelo más parsimonioso que da cuenta de la presencia de relaciones intraespecíficas, es aquel que refleja el conjunto de efectos negativos no-lineales creados por la abundancia de este recurso registrada uno y dos años antes, (X_{t-1}) y (X_{t-2}), actuando sobre la tasa de crecimiento per capita de la población (R_{Xt}) (Figura 3, Tabla 3). Este modelo entrega un valor de AIC_c de 15.802 ($BIC= 17.303$). Por otro lado, el modelo de mejor ajuste que da cuenta del conjunto

de mecanismos intra e interespecíficos, es aquel que refleja los efectos negativos no-lineales creados por la abundancia actual de anchoveta (Y_t) y la abundancia de sardina común del año anterior (X_{t-1}), actuando sobre R_{X_t} . Finalmente, se reconoce que el modelo generalizado con mejor ajuste que describe la dinámica poblacional de la sardina común, es aquel que da cuenta de mecanismos de regulación **Inter-específicos**, reflejados por los efectos de la abundancia actual de anchoveta (Y_t) (negativos no-lineal) y la registrada en el año anterior (Y_{t-1}) (positivos no-lineales), actuando sobre la tasa de crecimiento per capita (R_{X_t}) de la población (Figura 3, tabla 3).

Para la población de anchoveta en la zona centro-sur de Chile, los resultados indican que el modelo generalizado con mejor ajuste que describe su dinámica poblacional, es aquel que da cuenta del conjunto de mecanismos **intra e interespecíficos**, observados en los efectos negativos no-lineales de su abundancia registrada el año anterior (Y_{t-1}) y la abundancia actual de sardina común (X_t), actuando sobre la tasa de crecimiento per-capita (R_{Y_t}) de la población de anchoveta (Figura 4, tabla 4). Por otro lado, el modelo más parsimonioso que involucra solo mecanismos de regulación intraespecíficos es aquel que refleja los efectos negativos no-lineales de la abundancia de este recurso dos años antes (Y_{t-2}) y los efectos positivos no-lineales de su abundancia tres años antes (Y_{t-3}), actuando sobre R_{Y_t} (tabla 4, Figura 4).

Tabla 1. Resultados del análisis de regresiones lineales y comparación de varianzas, realizados para las relaciones entre la tasa de crecimiento per capita poblacional de sardina común (R_{Xt}) y las abundancias de peces pelágicos pequeños registradas en el pasado (sardina común, X_{t-n} y anchoveta, Y_{t-n}), zona Centro- Sur de Chile. Se excluyen resultados no significativos estadísticamente.

Regresión	F	R2	valor p
$R_{Xt} \sim X_{t-1}$	7,906	0,413	0,0183
$R_{Xt} \sim X_{t-2}$	4,375	0,327	0,0660
$R_{Xt} \sim Y_{t-2}$	4,811	0,348	0,0559

Tabla 2. Resultados del análisis de regresiones lineales y comparación de varianzas, realizados para las relaciones entre la tasa de crecimiento per capita poblacional de anchoveta (R_{Yt}) y las abundancias de peces pelágicos pequeños registradas en el pasado (sardina común, X_{t-n} y anchoveta, Y_{t-n}), zona Centro- Sur de Chile. Se excluyen resultados no significativos estadísticamente.

Regresión	F	R2	valor p
$R_{Yt} \sim Y_{t-2}$	8,939	0,498	0,0152
$R_{Yt} \sim X_t$	7,144	0,416	0,0233
$R_{Yt} \sim X_{t-2}$	14,335	0,614	0,0043

Tabla 3. Resumen de los procedimientos de ajuste y resultado de Modelos Aditivos Generalizados para la dinámica poblacional de sardina común (se incluye solo modelos con resultados estadísticos óptimos determinados por el criterio AIC_c). Se dividen por mecanismos de interacción endógena, el componente interespecífico y el conjunto de mecanismos intra e interespecíficos. Las variables en los modelos son: R_{Xt} = tasa de crecimiento per capita para la población de sardina común; X_{t-n} = abundancia de sardina común registrada en el pasado $t-n$; Y_t = Abundancia actual de anchoveta; Y_{t-n} = abundancia de anchoveta registrada en el pasado $t-n$. Los modelos más parsimoniosos elegidos de acuerdo al criterio de selección AIC_c son resaltados.

Modelos para sardina Común	Residual Deviance	Null Deviance	AIC _c
Factores endógenos (intraespecífico)			
$R_{Xt} = f(s(X_{t-1}))$	0.957	2.640	15.709
$R_{Xt} = f(s(X_{t-2}))$	0.969	2.521	16.503
$R_{Xt} = f(s(X_{t-3}))$	1.974	2.458	24.155
$R_{Xt} = f(s(X_{t-1}) + s(X_{t-2}))$	0.439	2.517	15.802
$R_{Xt} = f(s(X_{t-1}) + s(X_{t-3}))$	0.578	2.639	17.679
$R_{Xt} = f(s(X_{t-2}) + s(X_{t-3}))$	0.791	2.458	23.007
	0.174	2.451	7.913
Componente interespecífico (con anchoveta)			
$R_{Xt} = f(s(Y_{t-2}))$	0.633	2.517	11.813
$R_{Xt} = f(s(Y_t))$	0.846	2.632	14.231
$R_{Xt} = f(s(Y_{t-1}))$	1.004	2.632	16.286
$R_{Xt} = f(s(Y_{t-3}))$	1.499	2.458	21.399
$R_{Xt} = f(s(Y_t) + s(Y_{t-1}))$	0.093	2.632	-4.265
$R_{Xt} = f(s(Y_{t-2}) + s(Y_{t-3}))$	0.086	2.452	0.836
$R_{Xt} = f(s(Y_t) + s(Y_{t-3}))$	0.117	2.452	3.908
$R_{Xt} = f(s(Y_t) + s(Y_{t-2}))$	0.194	2.517	6.807
Factores endógenos e Interespecíficos			
$R_{Xt} = f(s(X_{t-1}) + s(Y_t))$	0.103	2.632	-3.020
$R_{Xt} = f(s(X_{t-1}) + s(Y_{t-3}))$	0.081	2.451	0.249
$R_{Xt} = f(s(X_{t-2}) + s(Y_{t-3}))$	0.136	2.451	5.418
$R_{Xt} = f(s(X_{t-1}) + s(Y_{t-2}))$	0.186	2.521	6.343
$R_{Xt} = f(s(X_{t-2}) + s(Y_{t-2}))$	0.244	2.521	9.315

Tabla 4. Resumen de los procedimientos de ajuste y resultado de Modelos Aditivos Generalizados para la dinámica poblacional de sardina común (se incluye solo modelos con resultados estadísticos óptimos determinados por el criterio AIC_c). Se dividen por mecanismos de interacción endógena, el componente interespecífico y el conjunto de mecanismos intra e interespecíficos. Las variables en los modelos son: R_{Yt} = Tasa de crecimiento per capita para la población de anchoveta; Y_{t-n} = Abundancia de anchoveta registrada en el pasado $t-n$; X_t = Abundancia actual de sardina común; X_{t-n} = Abundancia de sardina común registrada en el pasado $t-n$. Los modelos más parsimoniosos elegidos de acuerdo al criterio de selección AIC_c son resaltados.

Modelos para anchoveta	Residual Deviance	Null Deviance	AIC _c
Factores endógenos (intraespecífico)			
$R_{Yt} = f(s(Y_{t-2}))$	0.492	1.950	9.043
$R_{Yt} = f(s(Y_{t-1}))$	1.077	2.159	17.123
$R_{Yt} = f(s(Y_{t-3}))$	1.221	1.942	19.351
$R_{Yt} = f(s(Y_{t-2}) + s(Y_{t-3}))$	0.097	1.942	2.012
$R_{Yt} = f(s(Y_{t-1}) + s(Y_{t-2}))$	0.256	1.951	9.873
$R_{Yt} = f(s(Y_{t-1}) + s(Y_{t-3}))$	0.271	1.942	12.302
Componente interespecífico (con sardina común)			
$R_{Yt} = f(s(X_{t-2}))$	0.543	1.951	10.121
$R_{Yt} = f(s(X_t))$	0.863	2.159	14.477
$R_{Yt} = f(s(X_{t-1}))$	1.129	2.159	17.691
$R_{Yt} = f(s(X_{t-3}))$	1.571	1.942	21.872
$R_{Yt} = f(s(X_t) + s(X_{t-2}))$	0.131	1.950	2.497
$R_{Yt} = f(s(X_{t-1}) + s(X_{t-2}))$	0.186	1.951	6.389
$R_{Yt} = f(s(X_{t-1}) + s(X_t))$	0.457	2.159	14.881
Factores endógenos e Interespecíficos			
$R_{Yt} = f(s(Y_{t-1}) + s(X_t))$	0.092	2.159	-4.357
$R_{Yt} = f(s(Y_{t-2}) + s(X_t))$	0.137	1.950	2.983
$R_{Yt} = f(s(Y_{t-1}) + s(X_{t-2}))$	0.256	2.122	9.834

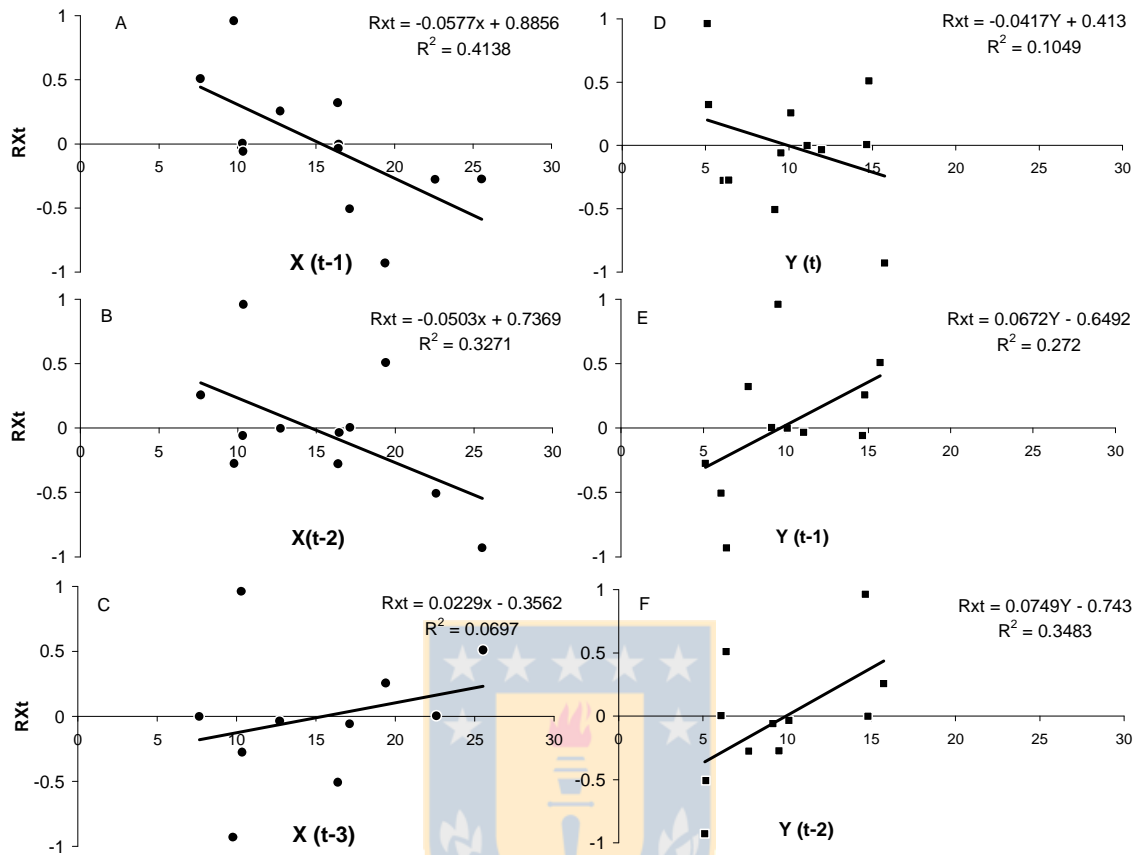


Figura 1. Regresiones lineales entre la tasa de crecimiento per capita poblacional de sardina común y la abundancia de sí misma y anchoveta. A) Abundancia de sardina común el año anterior X_{t-1} ; B) Abundancia de sardina común dos años antes X_{t-2} ; C) Abundancia de sardina común tres años antes X_{t-3} ; D) Abundancia de anchoveta actual Y_t ; E) Abundancia de anchoveta un año antes Y_{t-1} ; F) Abundancia de anchoveta dos años antes Y_{t-2}

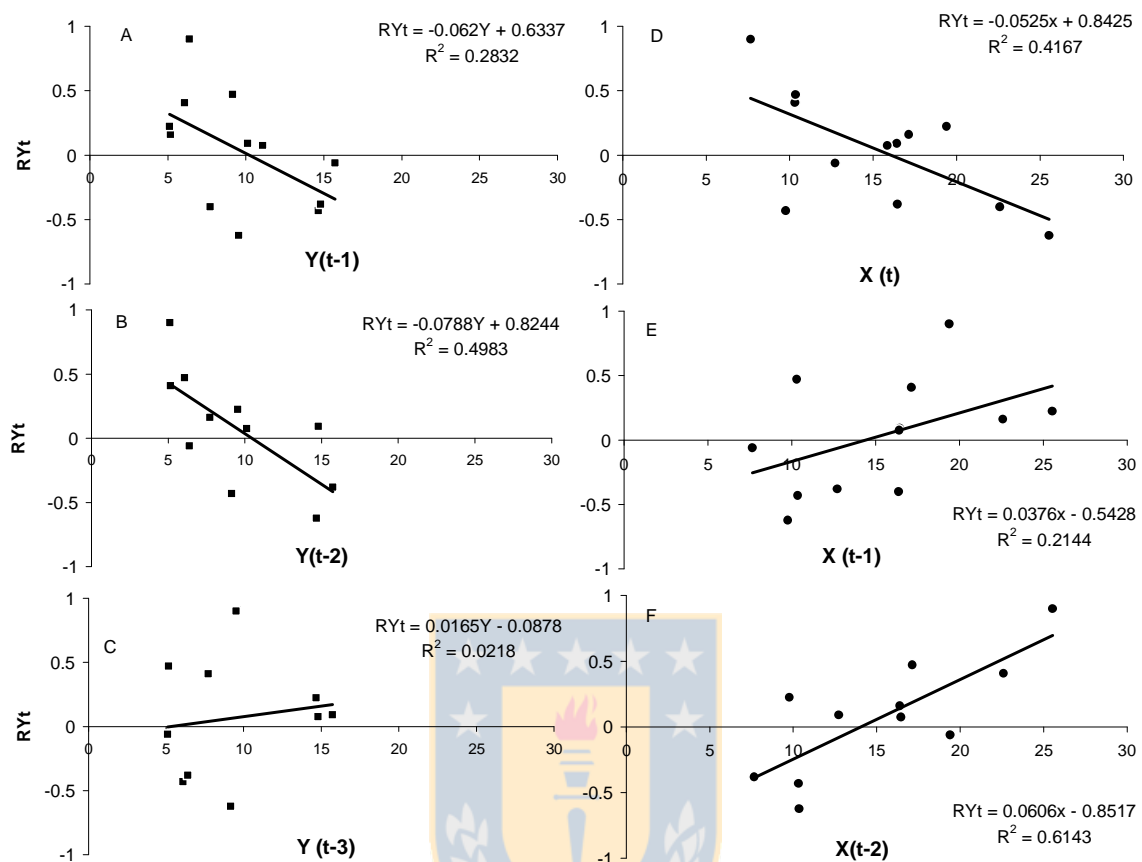


Figura 2. Regresiones lineales entre la tasa de crecimiento per capita poblacional de anchoveta y la abundancia de si misma y sardina común. A) Abundancia de anchoveta el año anterior Y_{t-1} ; B) Abundancia de anchoveta dos años antes Y_{t-2} ; C) Abundancia de anchoveta tres años antes Y_{t-3} ; D) Abundancia de actual de sardina común X_t ; E) Abundancia de sardina común el año anterior X_{t-1} ; F) Abundancia de sardina común dos años antes X_{t-2}

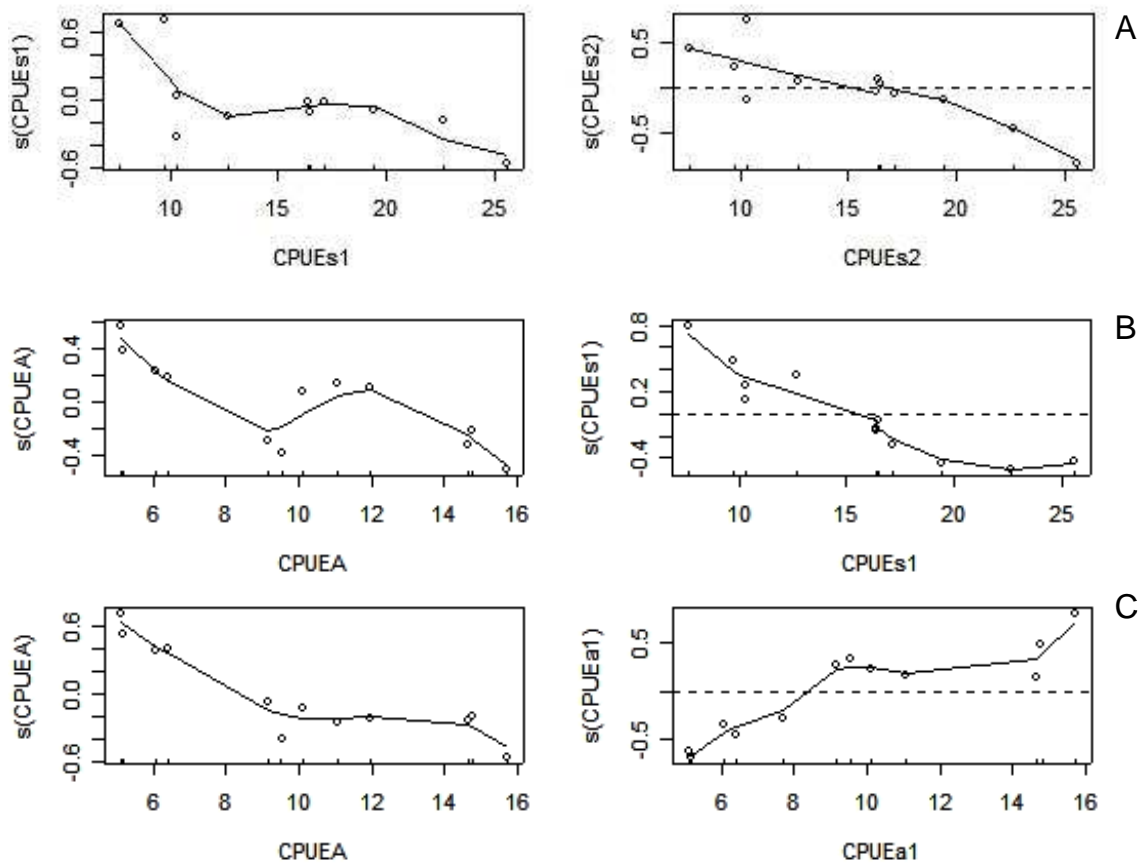


Figura 3. Efectos no-lineales actuando sobre la tasa de crecimiento per-capita de la población de sardina común (R_{Xt}). A) Presencia de mecanismos de regulación intra-específicos; B) Integración de mecanismos de regulación intra e inter-específicos, y; C) Presencia de mecanismos de regulación inter-específicos, modelo aditivo generalizado con mejor ajuste que describe la dinámica poblacional de la sardina común. [CPUEs1= X_{t-1} , Abundancia de sardina común el año anterior; CPUEs2= X_{t-2} , Abundancia de sardina común dos años antes; CPUEA= Y_t , Abundancia de anchoveta actual; CPUEa1= Y_{t-1} , Abundancia de anchoveta el año anterior]

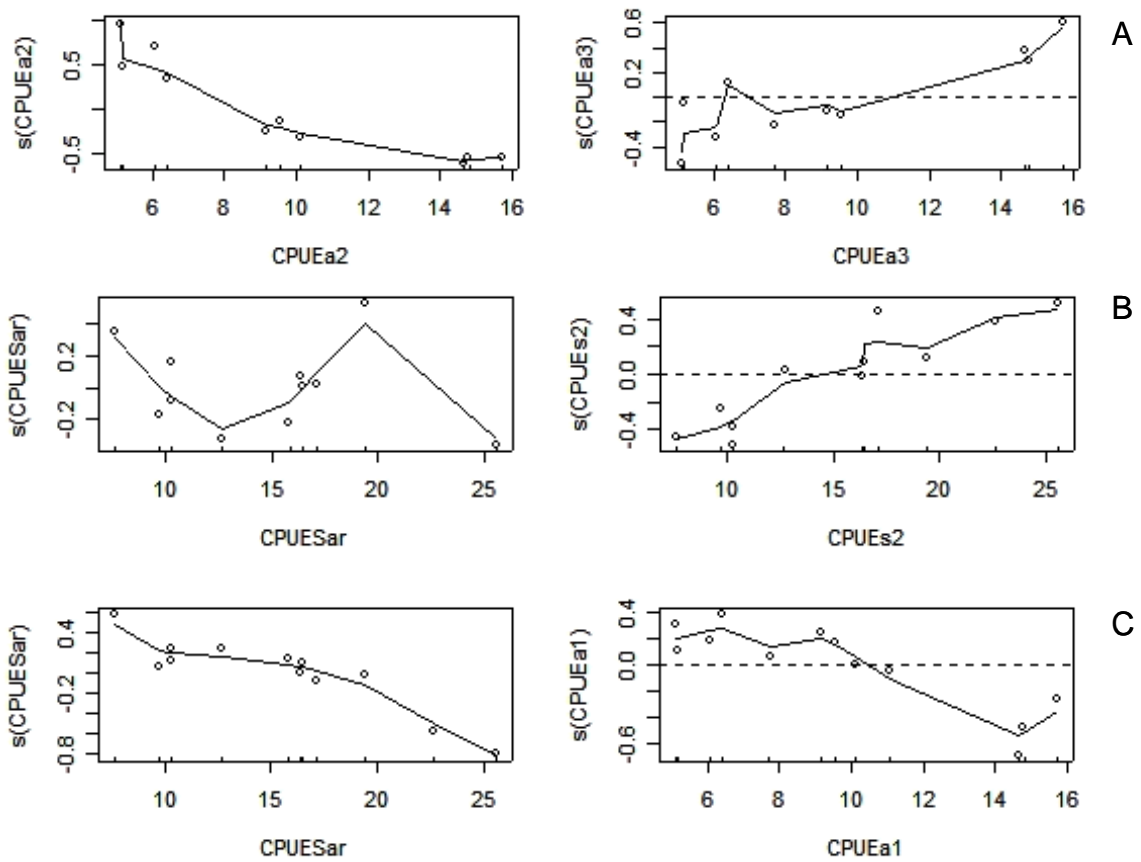
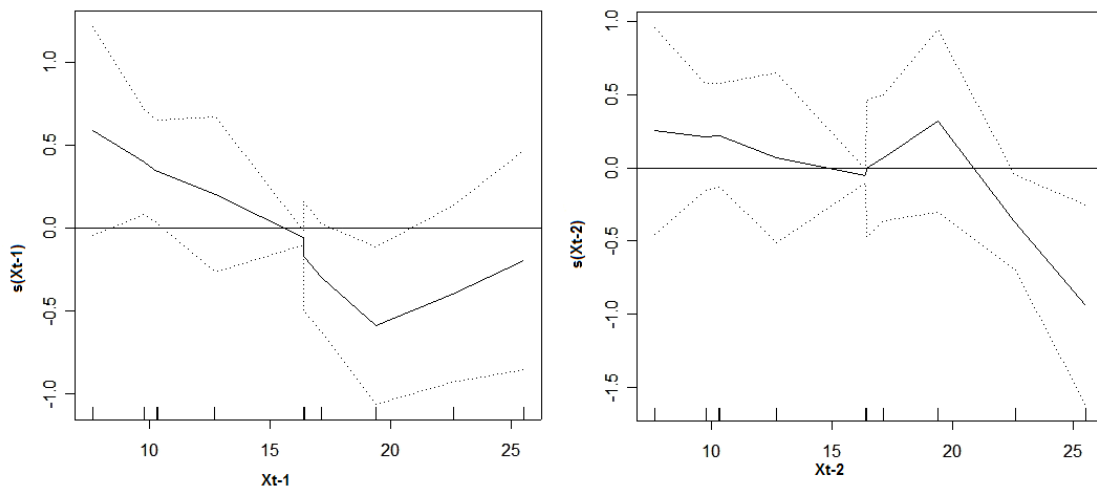


Figura 4. Efectos no-lineales actuando sobre la tasa de crecimiento per-capita de la población de anchoveta (R_{Yt}). A) Presencia de mecanismos de regulación intra-específicos; B) Presencia de mecanismos de regulación inter-específicos, y; C) Integración de mecanismos de regulación intra e inter-específicos, modelo aditivo generalizado con mejor ajuste que describe la dinámica poblacional de anchoveta en la zona Centro – Sur de Chile. [CPUEa2= Y_{t-2} , abundancia de anchoveta dos años antes; CPUEa3= Y_{t-3} , abundancia de anchoveta tres años antes; CPUEa1= Y_{t-1} , abundancia de anchoveta el año anterior; CPUESar = X_t , abundancia actual de sardina común; CPUES1 = X_{t-1} , abundancia de sardina común el año anterior]

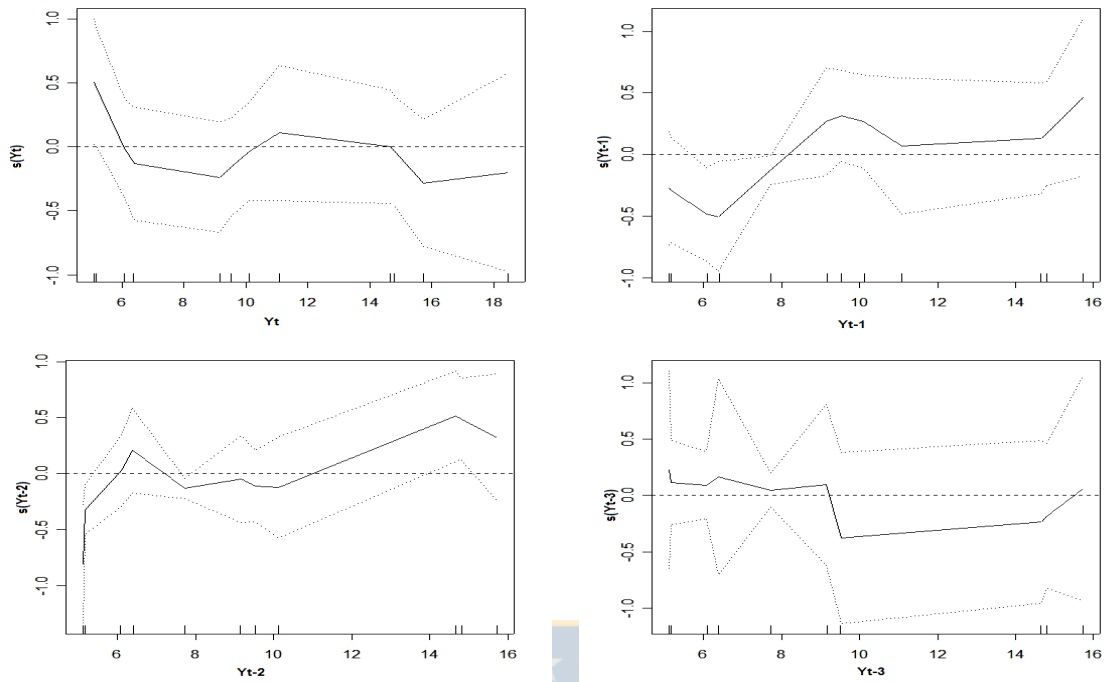
Apéndice A

Gráficos provenientes del procedimiento de ajuste para Modelos Aditivos Generalizados. Se dividen en modelos que determinan factores endógenos, componentes interespecíficos y la integración de factores endógenos y componentes interespecíficos.

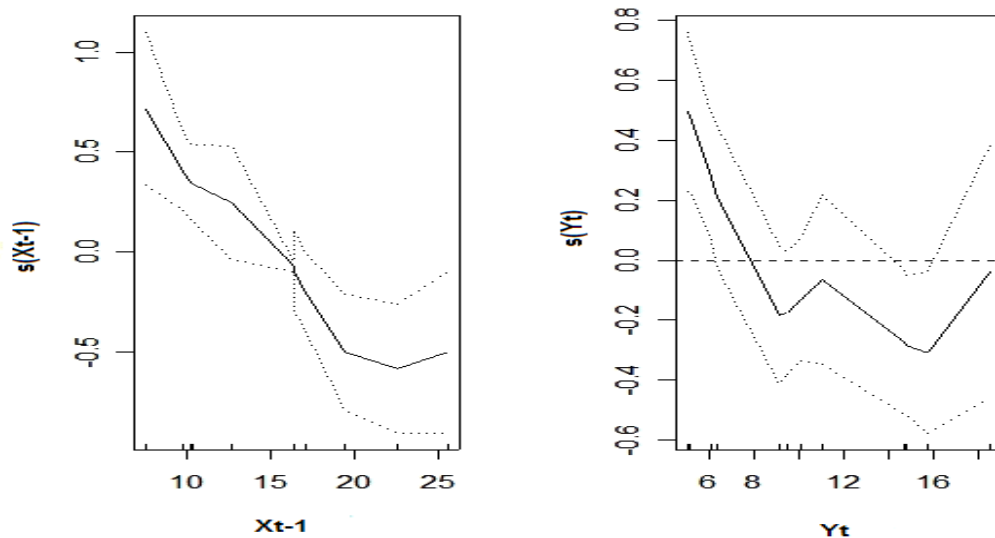
Sardina común



Factores endógenos observados en la dinámica poblacional de sardina común, creados por la abundancia del mismo recurso un año antes (X_{t-1}) y dos años antes (X_{t-2})

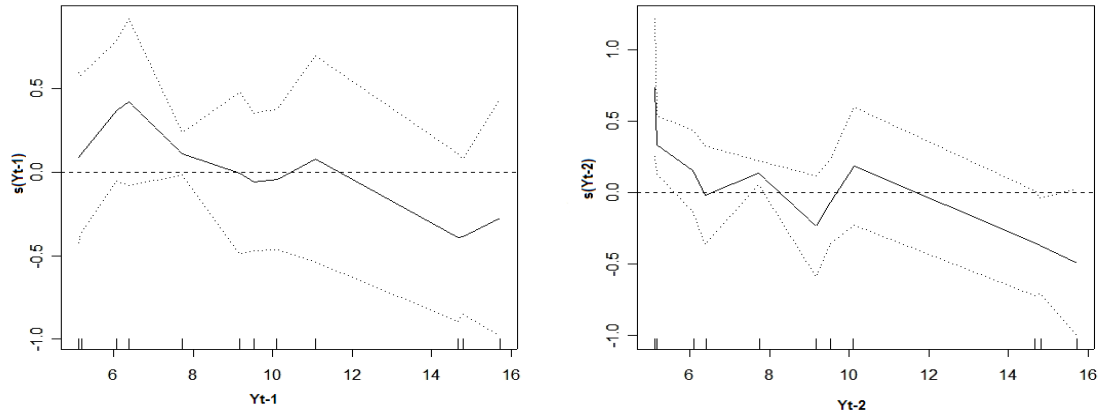


Componentes interespecíficos observados en la dinámica poblacional de sardina común, creados por la abundancia de anchoveta actual (Y_t) y en años anteriores (Y_{t-1} , Y_{t-2} , Y_{t-3})

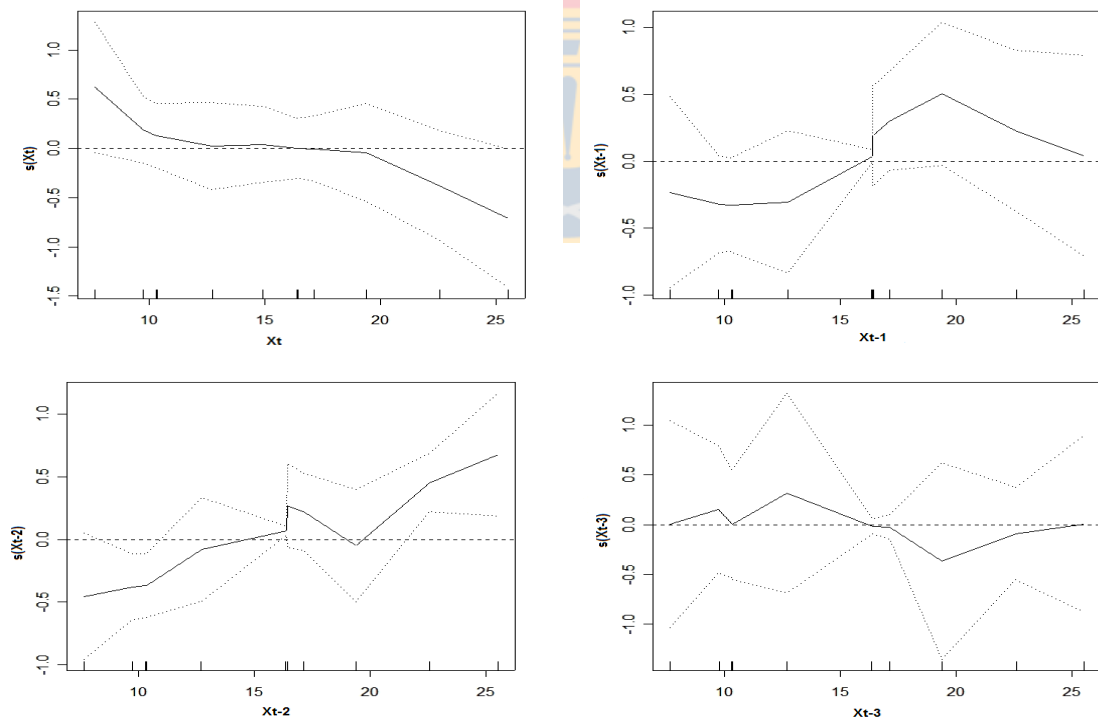
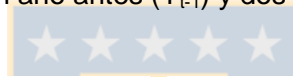


Factores endógenos y componentes interespecíficos observados en la dinámica poblacional de sardina común, creados por su abundancia del año anterior (X_{t-1}) y la abundancia de anchoveta actual (Y_t).

Anchoveta

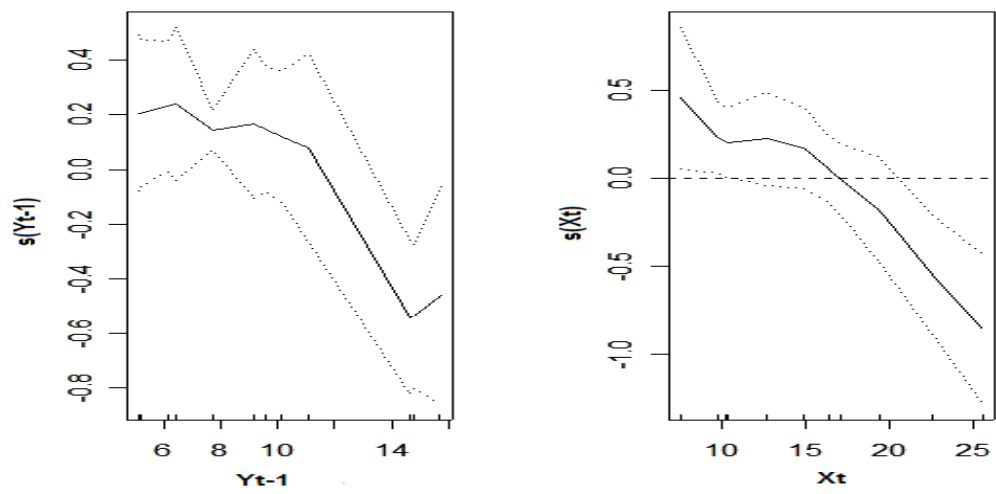


Factores endógenos observados en la dinámica poblacional de anchoveta, creados por la abundancia del mismo recurso un año antes (Y_{t-1}) y dos años antes (Y_{t-2})



Componentes interespecíficos observados en la dinámica poblacional de anchoveta, creados por la abundancia de sardina común actual (X_t) y en años anteriores (X_{t-1} , X_{t-2} , X_{t-3})

3)



Factores endógenos y componentes interespecíficos observados en la dinámica poblacional de anchoveta, creados por su abundancia del año anterior (Y_{t-1}) y la abundancia de sardina comun actual (Y_t).



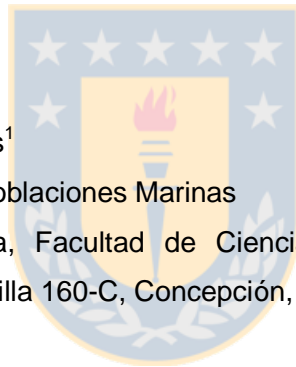
2.2. (Manuscript Submitted to the journal Environmental Biology of Fishes)

Population dynamics of two small pelagic fish in the central-south area off Chile: delayed density-dependence and biological interaction.

Milton Pedraza^{1*}, Luis A. Cubillos¹

¹Laboratorio de Evaluación de Poblaciones Marinas

Departamento de Oceanografía, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas,
Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile.



* Corresponding author: Tel.: 56-41-2207233, Fax: 56-41-2256571, E-mail: mipedraz@udec.cl

























2.3. Exploración de efectos ambientales sobre la dinámica poblacional de sardina común y anchoveta en la zona Centro-Sur de Chile.

A partir de los modelos lineales generalizados obtenidos en el numeral 2.2 (más parsimoniosos), los cuales describen adecuadamente la dinámica poblacional de estos recursos pelágicos (con base en nuestros resultados), se realizaron predicciones de abundancia para el mismo período de tiempo abarcado en los datos originales; esto con el objetivo de realizar análisis comparativos entre la abundancia observada (datos originales) y la abundancia estimada (datos provenientes del modelo seleccionado) (Figura 1 y 3). Las Figuras 2 y 4 entregan los valores residuales de la comparación entre abundancias, en sardina común y anchoveta respectivamente. Se destaca que los mejores modelos seleccionados fueron: a) En sardina común, modelo con mecanismos de regulación intraespecíficos y b) En anchoveta, modelo con efecto conjunto de mecanismos de regulación intra e interespecíficos.

Los resultados indican que la abundancia observada y estimada tanto para sardina común como anchoveta, presenta tendencias similares con leves diferencias en las magnitudes, las cuales estarían siendo explicadas parcialmente sólo por mecanismos denso-dependientes. Debido a que el resultado de las regresiones entre la razón de abundancias (residuales) y las variables ambientales; sugieren una pobre relación explicativa para estas diferencias. En las Tablas 1 y 2, se entrega el resultado de las pruebas de varianza y en las Figuras 5, 6 y 7 se visualiza las regresiones lineales realizadas.

En este sentido y solo para sardina común, se observa una posible relación explicativa a las diferencias encontradas entre abundancias, a partir del efecto del índice de Oscilación del Sur (ISO) (efecto positivo); sin embargo, esta relación no es significativa (figura 6a)

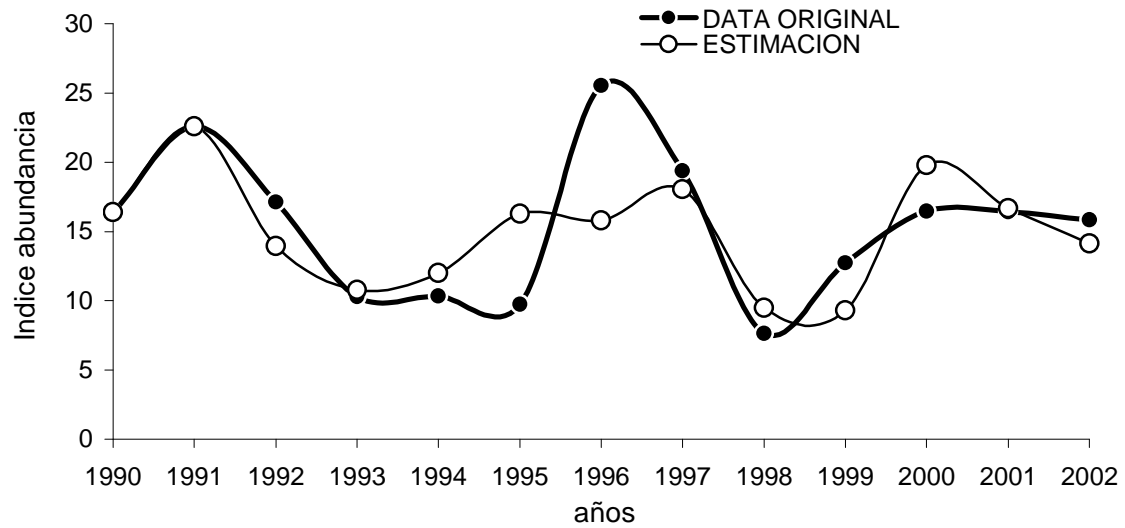


Figura 1. Índice de abundancia de sardina común: (●) Datos originales registrados en el puerto de Talcahuano, y (○) Valores estimados a partir del mejor modelo lineal generalizado el cual involucra mecanismos de regulación intra – específicos.

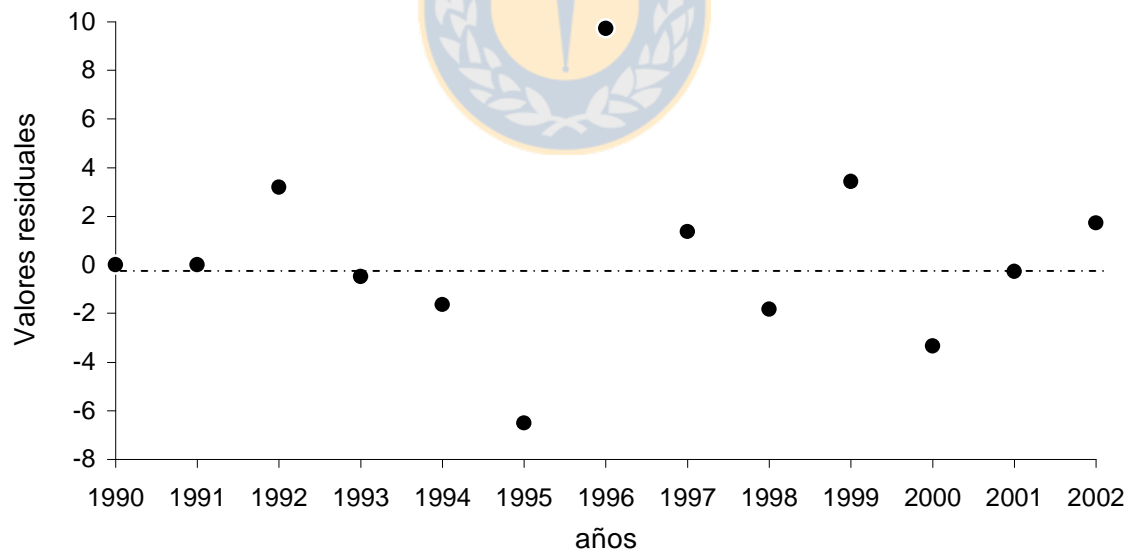


Figura 2. Valores residuales entre índices de abundancia para sardina Común en la zona Centro – Sur de Chile.

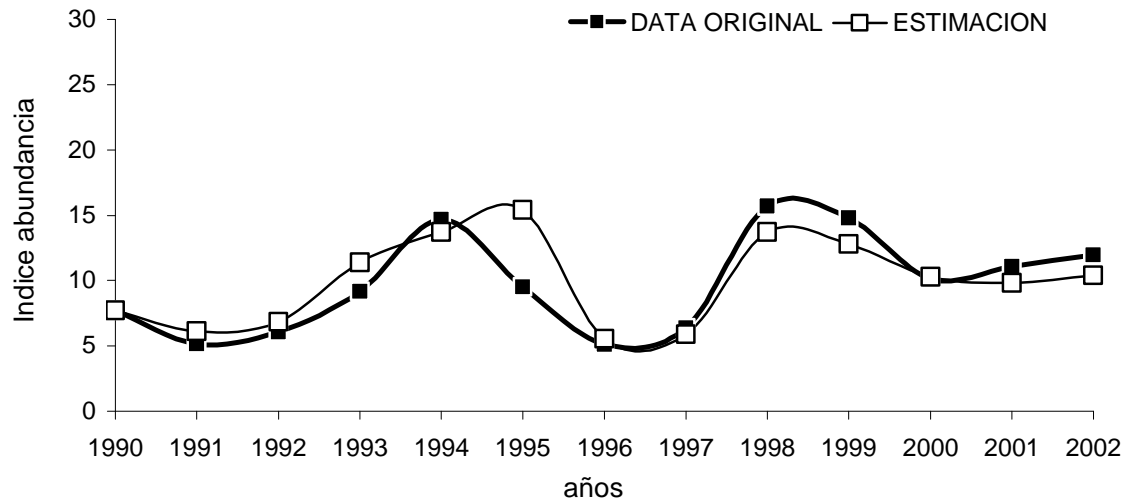


Figura 3. Índice de abundancia de anchoveta: (■) Datos originales registrados en el puerto de Talcahuano, y (□) Valores estimados a partir del mejor modelo lineal generalizado el cual involucra mecanismos de regulación intra e inter – específicos.

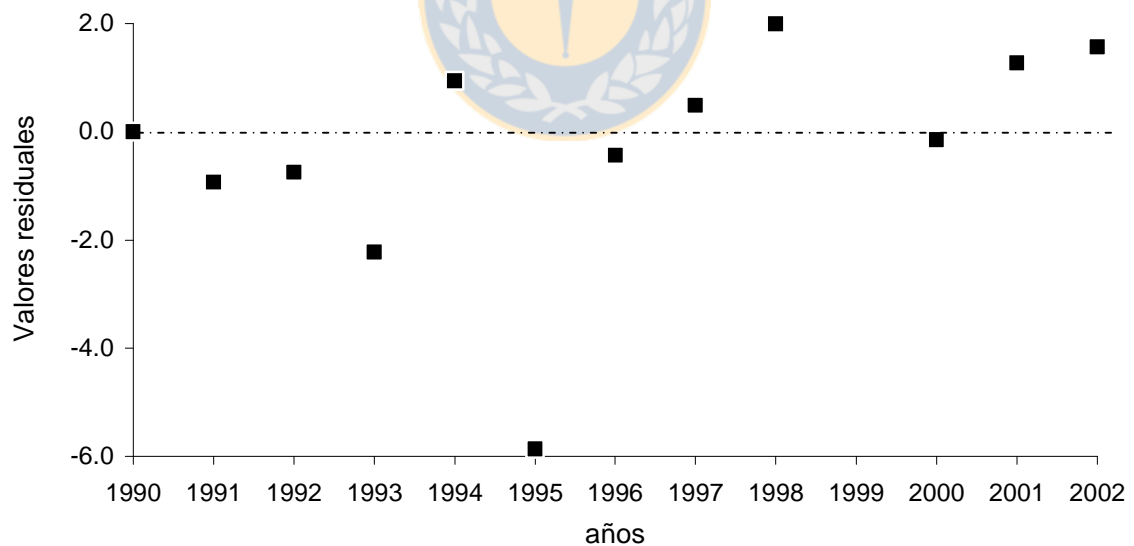


Figura 4. Valores residuales entre índices de abundancia para anchoveta en la zona Centro – Sur de Chile.

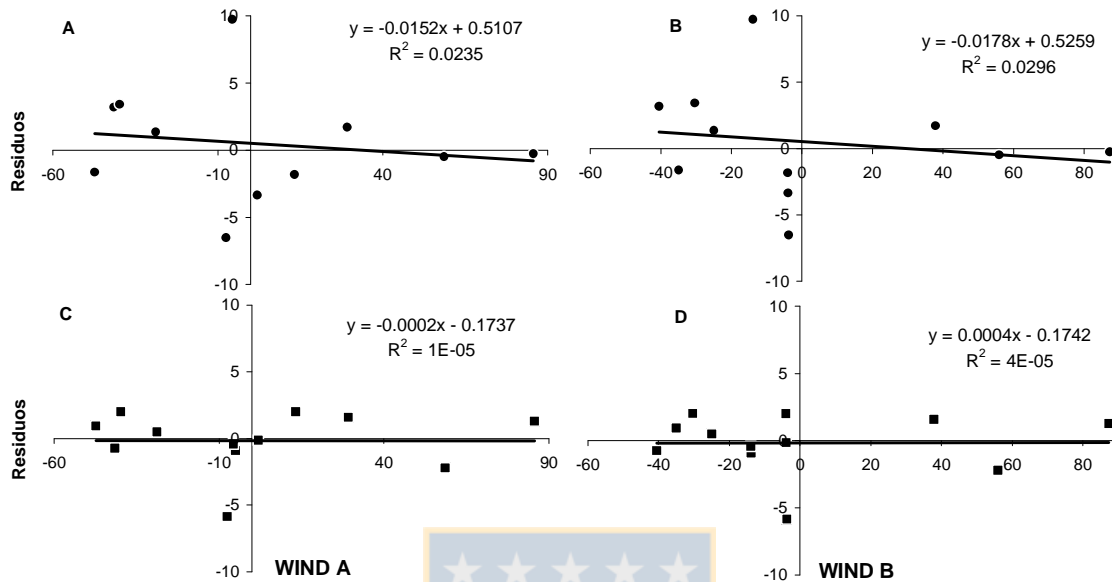


Figura 5. Regresiones lineales entre valores residuales de abundancia (observada y estimada) y el campo de viento superficial. (●) Sardina común: A) Campo de vientos superficial entre los 35,5° S y 37,5° S (WIND A) y B) Campo de vientos superficial entre los 38,5° S y 39,5° S (WIND B). (■) Anchoqueta: C) Campo de vientos superficial entre los 35,5° S y 37,5° S (WIND A) y D) Campo de vientos superficial entre los 38,5° S y 39,5° S (WIND B).

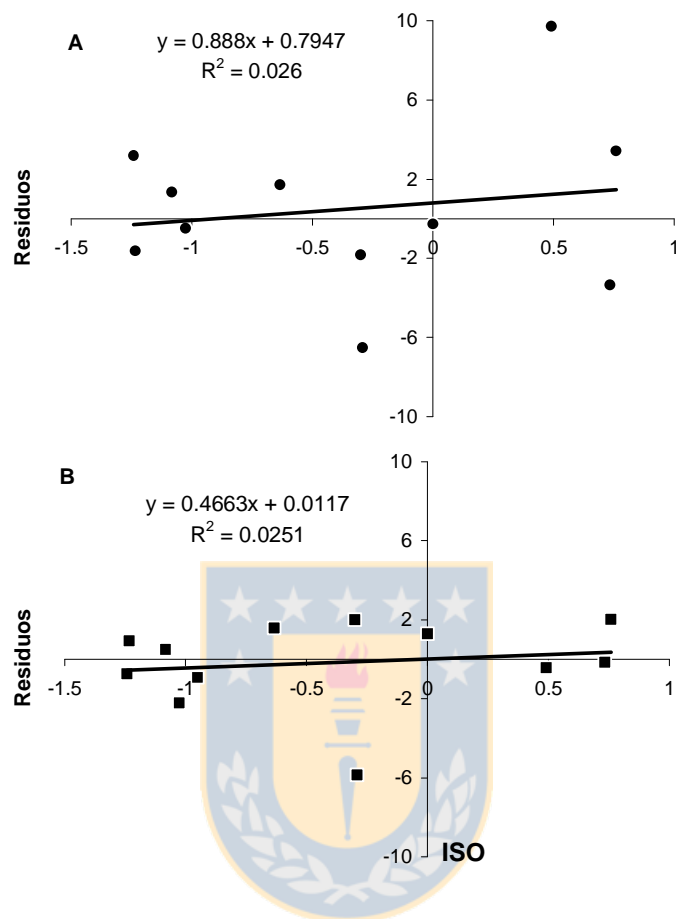


Figura 6. Regresiones lineales entre valores residuales de abundancia (observada y estimada) e índice de Oscilación del sur (ISO). (●) (A) Sardina común y (■) (B) Anchoveta

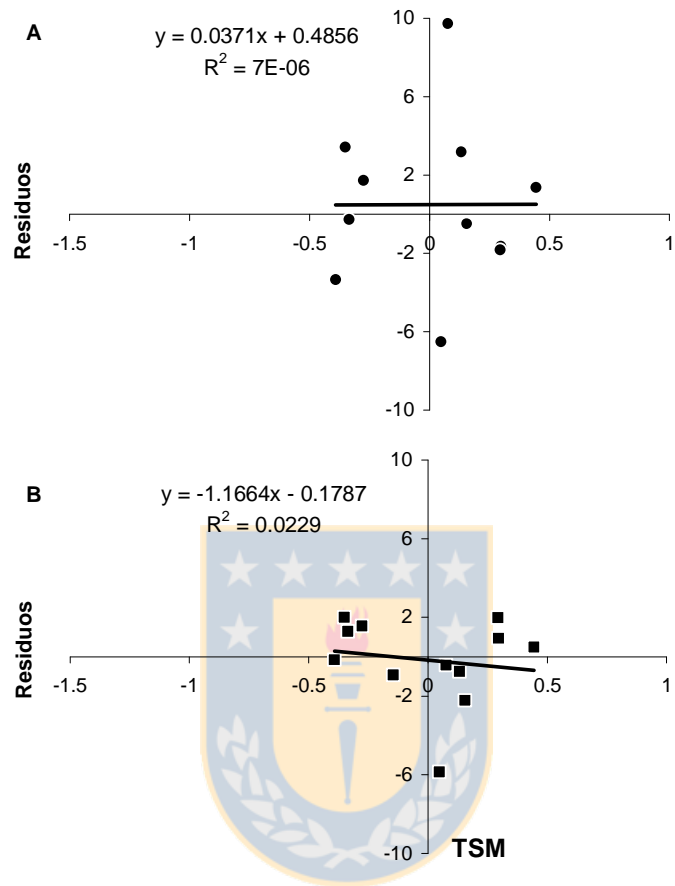


Figura 7. Regresiones lineales entre valores residuales de abundancia (observada y estimada) y temperatura superficial del mar (TSM). (●) (A) Sardina común y (■) (B) Anchoveta

Tabla 1. Resultados del análisis de regresiones lineales y comparación de varianzas para la diferencia en abundancia (observada y calculada) y variables ambientales en sardina común.

Variable Ambiental	<i>F</i>	Coficiente de determinación R^2	Probabilidad
ISO	0,258	0,0252	0,623
TSM	0,235	0,0229	0,639
Campo de Viento sup	0,014	0,0014	0,911

Tabla 2. Resultados del análisis de regresiones lineales y comparación de varianzas para la diferencia en abundancia (observada y calculada) y variables ambientales en anchoveta.

Variable Ambiental	<i>F</i>	Coficiente de determinación R^2	Probabilidad
ISO	0,240	0,0259	0,636
TSM	6.14E-05	6.82E-06	0,999
Campo de Viento sup	0,066	0,0074	0,803

CAPITULO III

3. DISCUSIÓN GENERAL

Los resultados generados en esta investigación constituyen un aporte valioso sobre el entendimiento del por que las fluctuaciones de abundancia registradas en estos recursos. Dichos resultados derivados desde la dinámica al interior de las poblaciones deduciendo posibles mecanismos endógenos de regulación. En este sentido, este trabajo constituye una primera aproximación para entender los procesos responsables de dichas fluctuaciones siguiendo el punto de vista que sustenta que la variabilidad en la abundancia de las poblaciones se explica solamente en función de factores endógenos (Turchin & Taylor 1992; Turchin 1995; Belgrano *et al.* 2004). Por otro lado, se conoce las limitaciones que surgen para realizar aseveraciones concluyentes sobre esta temática, las cuales podrían estar potenciadas al contar con una serie de tiempo corta para analizar. Sin embargo, se esta seguro de poder aventurar una descripción preliminar de los parámetros o mecanismos reguladores que conducen la dinámica poblacional de sardina común y anchoveta.

En este contexto, se sugiere que las tasas de crecimiento per capita de estas poblaciones cambian como una función de la densidad registrada en el tiempo. En el acercamiento más básico de nuestros resultados, se postula que las fluctuaciones de abundancia que exhiben estos recursos pueden ser el resultado tanto del componente denso-dependiente al interior de la población como de la estructura de retroalimentación la cual esta caracterizada por efectos simultáneos de primer orden (denso-dependencia directa) y segundo orden (denso-dependencia con retraso).

De esta manera, se discute los resultados enfocándose en las formas funcionales de los factores denso-dependientes y los procesos o interacciones que expliquen la estructura de retroalimentación de estas poblaciones.

El primer acercamiento en la determinación de las formas funcionales de denso-dependencia, se realizo con ayuda de procedimientos no-paramétricos (MAG), los resultados obtenidos con esta metodología exploratoria sugieren: a) La presencia de factores de regulación interespecíficos; estos fueron observados a través del efecto que crea la abundancia actual (efecto negativo) y del año anterior (efecto positivo) del recurso

anchoveta, actuando conjuntamente, sobre la tasa de crecimiento per capita poblacional del recurso sardina común (Tabla 3 (valor de $AIC_c = -4.265$), Figura 3c – numeral 2.1), y b) La presencia de una integración de factores de regulación inter e intraespecíficos, estos fueron observados a través del efecto que crea la abundancia del recurso anchoveta registrada un año antes (efecto positivo) y la abundancia actual del recurso sardina común (efecto positivo), actuando conjuntamente, sobre la tasa de crecimiento per capita poblacional de anchoveta (Tabla 4 (valor de $AIC_c = -4.357$), Figura 4c – numeral 2.1). Aunque, los resultados anteriores son extraídos de la conformación de modelos con un buen ajuste bajo el Criterio de Información Akaike; varios autores mencionan los inconvenientes de realizar conclusiones determinantes, derivadas de la aplicación de modelos no-paramétricos en series de tiempo cortas (Stenseth *et al.* 1996). Sin embargo, estos mismos autores indican que mediante estas aplicaciones se puede minimizar las probabilidades de seleccionar un modelo inapropiado (Stenseth *et al.* 1996). Tales inconvenientes, podrían estar expresados en nuestros resultados por los amplios errores estándar obtenidos en los modelos no-lineales evaluados (**Apéndice A- numeral 2.1**), esta particularidad no permitiría confirmar la no-linealidad de los factores endógenos ligados a la dinámica poblacional de estos recursos.

Ante la carencia de una serie de tiempo larga, existen varias alternativas metodológicas documentadas, las cuales pueden ser empleadas para inferir las formas funcionales de la estructura endógena en poblaciones naturales. En este sentido, Lima *et al.* (2000, 2002) indican que una manera de abordar esta problemática es a través de respuestas generales con metodologías de exploración. Por otro lado, también se puede asumir que dicha estructura endógena es una función lineal de la abundancia (Dennis & Taper 1994), supuesto fuerte en estudios de dinámica de poblaciones.

A partir de la anterior premisa, la utilización de modelos lineales generalizados fue la mejor alternativa ante la ausencia de una serie de tiempo larga (Royama 1992; Bjørnstad *et al.* 1995; Turchin & Ostfeld 1997). De esta manera, los modelos lineales generalizados más parsimoniosamente evaluados, sugieren que:

La dinámica poblacional del recurso sardina común presenta una estructura fuertemente ligada a mecanismos de regulación intraespecíficos; los cuales fueron observados por el efecto de su abundancia registrada al tiempo (X_{t-1}) y (X_{t-2}), actuando conjuntamente, sobre

la tasa de crecimiento per-capita de su población (R_{X_t}) (Tabla 1 (AIC_c = 13.005 R² = 0.705) y Tabla 2- numeral 2.2). Para el recurso anchoveta, su dinámica poblacional presenta mecanismos de regulación más complejos, observándose una integración de factores de regulación inter e intraespecíficos; los cuales fueron inferidos del efecto de su abundancia en el año anterior (Y_{t-1}) y el efecto de la abundancia actual de sardina común (X_t), actuando conjuntamente, sobre la tasa de crecimiento per capita de su poblacional (Tabla 1 (AIC = 10.691 R² = 0.721) y Tabla 2- numeral 2.2). Adicionalmente, los resultados indican que en el recurso sardina común se presentaría un importante mecanismo de regulación poblacional asociado a mecanismos de interacción intra e interespecífica; este mecanismo estaría reflejado en el buen ajuste de modelos conformados para describir esta interacción (Tabla 1 (AIC = 14.754 R² = 0.64; Sardina común) - numeral 2.2).

En general, la dinámica poblacional de ambos recursos parece estar descrita por una estructura de retroalimentación no lineal caracterizada por la simultaneidad de coeficientes de Primer Orden, el cual reflejaría efectos denso-dependientes directos, y de Segundo Orden, el cual reflejaría efectos denso-dependientes con retraso. Sin embargo, como ya se menciona en la primera parte de la discusión, para estar seguros de esta no linealidad se requiere futuros estudios que contemplen la determinación de una estructura no lineal de retroalimentación presente en ambos recursos pelágicos; lo cual podría ser posible si se cuenta con una serie de tiempo mayor con la cual se pueda obtener un número mayor de grados de libertad estadísticos.

En este contexto, tal como se presenta en la discusión del numeral 2.2, se cree que la estructura de retroalimentación de primer orden presente en ambos recursos pelágicos, podría estar determinada por los efectos dominantes de clases anuales fuertes sobre clases anuales “débiles” generando mecanismos de competencia a nivel intra e interespecífica (intra e intercohorte). Es así, como se postula que estos mecanismos de competencia se presentan por la trofodinámica desarrollada por estas especies (preferencia por fuentes alimenticias), la cual podrían estar generando reducciones en las tasas de fecundidad y crecimiento de las poblaciones. Al respecto, los antecedentes disponibles sobre los hábitos alimentarios de sardina común y anchoveta en la zona centro-sur son escasos, destacándose los trabajos de Arrizaga & Inostroza (1979), Arrizaga (1983), Arrizaga *et al.* (1993) y Castillo *et al.* (2003). En términos generales estos estudios concluyen que ambas especies presentan la misma estrategia en el uso de los

recursos alimentarios constituyéndose en un gremio trófico. Específicamente, Arrizaga *et al.* (1993) establece que en los contenidos gástricos de adultos de anchoveta y sardina común domina el fitoplancton, particularmente *Skeletonema*; y en donde el zooplancton esta representado en menos de un 1%, y particularmente por restos de copépodos. Así mismo, en Castillo *et al.* (2003) indican que la alimentación de la fracción recluta no se restringe solamente al fitoplancton, sino también que elementos del zooplancton constituyen presas de importancia (> 1%), destacándose en reclutas un espectro trófico mayor que adultos, registrando ingestión de dinoflagelados, restos de crustáceos, eufausidos, huevos de peces y de crustáceos.

Refiriéndonos ahora a la estructura de retroalimentación de segundo orden, igualmente en ambos recursos, esta parece estar bien entendida y documentada en los sistemas terrestres, encontrándose en muchas poblaciones naturales de insectos, roedores, aves, caninos, etc (Lima *et al.* 2000, 2001; Murua *et al.* 2003; Stenseth *et al.* 1997). Esta estructura es detectada típicamente cuando existe interacción entre especies del tipo: predador-presa, herbívoro-planta o parásito-hospedero (Berryman & Turchin 1997; Bjørnstad *et al.* 1999ab; Lima *et al.* 2000, 2001, 2002, 2006; Murua *et al.* 2003). En el caso de poblaciones de ambiente marino, aun no se ha documentado o conocido una fuente de generación biótica para esta estructura de retroalimentación. En tal sentido, y abstrayendo los conocimientos documentados en el medio terrestre, se postula que esta estructura de segundo orden presente en la dinámica poblacional de sardina común y anchoveta en la zona centro-sur de Chile, podría estar generada por el efecto o interacción con un “**predador especialista**”. Dicho predador especialista, en este caso, estaría representado por la operación de los barcos pesqueros que actúan sobre ambas especies, desarrollando una “**presión pesquera**”. En cuanto a la temática de la existencia de relaciones recurso-operación pesquera, varios autores han documentado los efectos existentes (Caddy 1989; Patterson *et al.* 1993; Freón and Misund 1999). En el caso particular de estos recursos en la zona centro-sur de Chile, Cubillos *et al.* (1998, 2002) analizaron los efectos de la explotación comercial sobre cambios poblacionales; indicando que tanto los barcos pesqueros como los pescadores podrían ser considerados como un predador especialista en el sistema.

Por otro lado, y adicional a los mecanismos de competencia por fuentes alimenticias que genera la estructura de retroalimentación de primer orden. Se postula (aunque sin una

comprobación científica particular para el caso de estos recursos), la existencia de otro mecanismo de regulación poblacional ligado a la competencia por espacio, el cual se cree es producto del traslape en la distribución espacial y una similar estrategia de ocupación del espacio por parte de estos recursos en la zona centro-sur de Chile. Tales mecanismos de regulación ya han sido observado en otras poblaciones de peces (Barange *et al.* 2005, Drapeau *et al.* 2004, Bahri & Freon 2000). Este posible mecanismo de interacción entre estos recursos se ha podido observar en todas las etapas de su desarrollo ontogénico, presentando muchos aspectos similares en términos de co-ocurrencia espacio-temporal, aspectos biológicos y aspectos pesqueros; tal como: (a) similar estrategia reproductiva; (b) el área y época de desove, así como la época de reclutamiento coinciden espacio-temporalmente, compartiendo un hábitat similar; (c) pueden conformar cardúmenes y agregaciones mixtas y iv) existe un reducido número de grupos de edad presentes en la población (Cubillos *et al.* 2001, Cubillos *et al.* 2002, Castillo *et al.* 2004, Castro *et al.* 1997, Cubillos *et al.* 2005). Desde el punto de vista pesquero se puede mencionar que sobre el 80% de lances de pesca presentan co-ocurrencia de especies (datos no publicados). Igual situación, se observa en lances de comprobación de prospecciones acústicas de carácter científico (Castillo *et al.* 1996, Castillo *et al.* 2001, Castillo *et al.* 2002, Castillo *et al.* 2003, Castillo *et al.* 2004)

Las simulaciones de abundancia realizadas a partir de los modelos lineales seleccionados en ambos recursos; sugieren: i) En ausencia de perturbaciones estocásticas ambientales, los factores denso-dependientes provenientes de mecanismos de regulación endógena son suficientes para estabilizar las poblaciones a través oscilaciones “controladas”, y ii) cuando se incorpora un componente estocástico en los modelos deterministas, se crea ciclos de oscilaciones “dramáticas” de la abundancia, con un período de aproximadamente 4 años, según el análisis espectral.

Al respecto, se cree que al igual que en otras especies marinas estos ciclos o fluctuaciones de abundancia podrían ser el resultado de la interacción entre la estocasticidad ambiental y factores de regulación endógena (denso-dependencia) propios de cada recurso; tal como se ha señalado en otros estudios (Myers *et al.* 1998, Allen & Miranda 2001, Bjørnstad *et al.* 1999, Ravier & Fromentin 2004, Wootton *et al.* 2005). En tal sentido, Stenseth *et al.* (1999) argumenta que los procesos estocásticos del reclutamiento pueden interactuar con los mecanismos de regulación interna y procesos

denso-dependientes de la población, generando así las fluctuaciones de abundancia, tal como lo observaron en el bacalao del mar del norte (*Gadus morhua*); estos investigadores concluyen que las fluctuaciones de abundancia del bacalao no están determinadas principalmente por fuerzas estocásticas externas, siendo mejor caracterizadas como una función de procesos internos de la población, siendo la estocasticidad del ambiente magnificador o regulador de estas fluctuaciones. Por otro lado, Steele (1976, 1985) y Steele & Henderson (1994) argumentan que la estocasticidad del ambiente juega un importante rol en la generación de variaciones temporales en el sistema marino, posiblemente más que en el sistema terrestre, concluyendo que en el sistema marino los procesos externos pueden ser los más importantes generadores de variabilidad. Por su parte Fromentin (2004), sugiere que las fluctuaciones en el tamaño de las poblaciones de peces dependen de la variación en la sobrevivencia de las clases de un determinado año, esto a través de procesos bióticos y abióticos.

Referente a las exploraciones realizadas en el numeral 2.3; entorno a la temática *ambiente–recurso* y con el objetivo de observar si las variables ambientales seleccionadas presentan algún efecto regulador sobre las fluctuaciones de abundancia registradas en estos recursos; se determinó que estas variables (Índice de Oscilación del Sur, Temperatura Superficial del Mar y la Intensidad del Viento en el plano local), no presentan una relación explicativa fuerte (desde el punto de vista estadístico) que indique algún efecto “regulador” de las fluctuaciones. Estos resultados estarían acorde a lo reportado por Cubillos *et al.* (2005, 2006), donde se indica una pobre relación entre temperatura superficial del mar y la abundancia de huevos para estos recursos. Por el contrario, Cubillos *et al.* (2007) al analizar parámetros sincrónicos de fluctuaciones en tres zonas de pesquería para la anchoveta presente en la corriente de Humboldt; indicaron que las fluctuaciones interanuales observadas podrían estar relacionadas con la variabilidad ambiental y probablemente con la intensidad de pesca, generando efectos sobre el reclutamiento y sobre la distribución espacial del recurso. De esta manera, se postula que la suma de todos los efectos provenientes de distintas variables ambientales (integración de efectos), podría generar la estocasticidad ambiental que regula la dinámica poblacional de estos recursos, razón por la cual, la evaluación unitaria del efecto de cada variable ambiental no presentaría relaciones explicativas significativas.

Los resultados de este trabajo de tesis constituyen una aproximación diferente para comprender la dinámica poblacional de estos recursos. Ya que otros autores han abordado esta temática únicamente desde el contexto explicativo de la variabilidad ambiental (Fonseca *et al.* 1986; Yañez *et al.* 1990,1992; Cubillos & Arcos 2002). Por consiguiente y con base a los resultados observados; se postula que la dinámica poblacional de sardina común y anchoveta en la zona centro-sur de Chile, está descrita por una estructura de retroalimentación no-lineal caracterizada por la simultaneidad de coeficientes de primer orden, el cual reflejaría efectos denso-dependientes directos, y de segundo orden, el cual reflejaría efectos denso-dependientes con retraso. Principalmente esta sería regulada por procesos denso-dependientes con mecanismos de competencia por fuentes alimenticias y/o por la interacción con un predador especialista, tal como es el caso de la flota pesquera y los pescadores.

Por último, también se concluye que el uso de modelos simples de dinámica poblacional junto con explicaciones lógicas de los efectos denso-dependientes actuando sobre las tasas de crecimiento de estas poblaciones, pueden explicar sobre buenas bases estadísticas, las variaciones de sus abundancias en el tiempo. Lo cual podría ser especialmente importante para el manejo de políticas de explotación frente a estos cambios de abundancia en procura de una adecuada administración futura de la pesquería.

4. REFERENCIAS

- Aguayo, M & S. Soto. 1978. Edad y crecimiento de la sardina común (*Clupea Strangomera bentincki*) en Coquimbo y Talcahuano. Serv. Invest. Pesq., IFOP, Santiago (Chile), 28:1-31.
- Allen, M.S. & L.E. Miranda. 2001. Quasi-cycles in crappie populations are forced by interactions among population characteristics and environment. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 58:594-601.
- Arancibia H., Cubillos L., Remmaggi J.& R. Alarcón. 1994. Determinación de la talla de primera madurez sexual y fecundidad parcial en la sardina común, *Strangomera bentincki* (Norman, 1936), del área de Talcahuano, Chile. Biol. Pesq. 23: 11-17
- Arcos D. F & N. Navarro. 1986. Análisis de un índice de surgencia para la zona de Talcahuano, Chile (Lat. 37° S). Invest. Pesq (Chile) 33, 91–98.
- Arntz W. E, Brey. T, Tarazona. J & A. Robles. 1987. Changes in the structure of a shallow sandy-beach community in Peru during an el Niño event. S Afr J Mar Sci 645-658.
- Arrizaga, A., I. Inostroza. 1979. Estudio preliminar del contenido estomacal de la sardina común, *Clupea (Strangomera) bentincki*, Norman 1963, Pices, Clupeidae, en la VIII Región-Chile. Acta Zoológica Lilloana, 35: 509-515
- Arrizaga, A., 1981. Nuevos antecedentes biológicos para la sardina común, *Clupea (Strangomera) bentincki* Norman 1936. Bol. Soc. Biol. Concepción 52, 5–66.
- Arrizaga, A. & C. Veloso. 1982. Estimación de mortalidades (M, F y Z) y del coeficiente de capturabilidad (q) en la sardina común (*Clupea Strangomera bentincki*) de Talcahuano, Chile. Monografías Biológicas (2):39-49.
- Arrizaga, A. 1983. Variación estacional en la alimentación de sardina común *Clupea (Strangomera) bentincki*, Norman 1963 (Pices, Clupeidae) en la región del Biobío, Chile. Bol. Soc. Bio. Concepción, Chile, 54:7-26.
- Arrizaga, A., Fuentealba, M., Espinoza, C., Chong, J., & Oyarzún, C., 1993. Hábitos tróficos de dos especies de peces pelágicos: *Strangomera bentincki* (Norman, 1936) y *Engraulis ringens* (Jenyns, 1842) en el litoral de la región del Biobío, Chile. Boletín Sociedad Biológica Concepción, Chile 64, 27-35.
- Barange. M., J. C. Coetzee & N. M. Twatwa. 2005. Strategies of space occupation by anchovy and sardine in the southern Benguela: the role of stock size and intra-species competition. ICES Journal of Marine Science, 62: 645-654.
- Bahri. T & Freon. 2000. Spatial structure of coastal pelagic schools descriptors in the Mediterranean Sea. Fisheries Research 48. 157±166
- Bates D. M & D. G. Watts. 1998. Nonlinear regression analysis and its applications. John Wiley and Sons, New York.

- Belgrano A., Lima M. & N.C. Stenseth. 2004. Non-linear dynamics in marine-phytoplankton population systems. *Mar Ecol Prog Ser.* 273: 281-289
- Berryman A. A. 1981. *Populations systems: a general introduction.* Plenum Press. New York.
- Berryman A. A. 1991. Stabilization or regulation: what it all means!. *Oecologia* 86:1; 140-143.
- Berryman, A. A. & P. Turchin. 1997. Detection of Delayed Density Dependence: Comment. *Ecology*, Vol. 78, No. 1. pp. 318-320.
- Berryman A. A. & A. P. Gutiérrez. 1999. Dynamics of insect predator-prey interactions. – In: *Ecological entomology.* John Wiley and Sons, pp. 425–462.
- Berryman, A. A. & P. Turchin. 2001. Identifying the densitydependent structure underlying ecological time series. *Oikos* 92: 265–270.
- Botsford. L. W. 1986. Effects of environmental forcing on age-structured populations: northern California Dungeness crab (*Cancer magister*) as an example. *Can J Fish Aquat sci* 43: 2345-2352.
- Bjørnstad. O. N, Falck W. & N. C Stenseth. 1995. A geographical gradient in small rodent density fluctuations: statistical modeling approach. *Proc. R. Soc. Lond. B* 262, 127-133.
- Bjørnstad O. N., Begon M., Stenseth N.C. et al. 1998. Population dynamics of the Indian meal moth: demographic stochasticity and delayed regulatory mechanisms. – *J. Anim. Ecol.* 67: 110–126.
- Bjørnstad. O. N, Fromentin J. M, Stenseth N. C & J. Gjøsæter. 1999a. Cycles and trends in cod populations. *Proc Natl Acad Sci. USA* 96:5066–5071
- Bjørnstad O. N, Fromentin J. M, Stenseth N. C & J. Gjosaeter. 1999b. A new test for density-dependent survival: the case of coastal cod populations. *Ecology* 80:1278–1288.
- Bjørnstad O. N. & B. T. Grenfell. 2001. Noisy clockwork: time series analysis of population fluctuations in animals. – *Science* 293: 638–643.
- Castillo J., Barbieri M.A., Espejo M., Saavedra A., Catasti V., Núñez S., Ortiz J., Barría P., Arraigada G., Braun M. & G. Galindo. 2001. Evaluación Hidroacústica del stock desovante de anchoveta y sardina común, Centro-Sur, 2001 Proyecto FIP N° 2001-14.
- Castillo J., Barbieri M.A., Espejo M., Saavedra A., Catasti V., Núñez S., Ortiz J., Barría P., Arraigada G., Braun M. & G. Galindo. 2002. Evaluación acústica del reclutamiento de anchoveta y sardina común, centro-Sur, 2001-2002 Proyecto FIP N° 2001-13.

- Castillo, J., A. Saavedra, M. Espejo, J. Córdova, P. Gálvez, M. A. Barbieri. 2003. Evaluación acústica, georreferenciación y análisis conjunto. Verano 2002 EN: Evaluación hidroacústica del reclutamiento de anchoveta y sardina común en la zona centro-sur, año 2001. Fondo de Investigación Pesquera, Proyecto FIP 2001-13. 208 p +figuras y Anexos
- Castillo, J., Saavedra, A., Gálvez, P., Barría, P., Espejo, M., Baribieri, M.A.. 2004. Evaluación acústica biomasa, abundancia, distribución espacial y caracterización de cardúmenes. En: Evaluación hidroacústica del reclutamiento de anchoveta y sardina común entre la V y X Regiones, año 2003. Preinforme final FIP 2003-08.
- Castro L., Roa R., Figueroa D., Arancibia H., Sobarzo M., Quiñónez R. & M. Retamal. 1997. Áreas de desove de anchoveta y sardina común. Proyecto FIP 96-11. Áreas de desove de la anchoveta y sardina común en Chile central. Universidad de Concepción. Chile.
- Castro L.R. & E.H. Hernández. 2000. Early life survival of the anchoveta *Engraulis ringens* off central Chile during the 1995 and 1996 winter spawning seasons. Trans. Amer. Fish. Soc. 129, 1107-1117.
- Cole J.F.T. & J. McGlade. 1998. Temporal and Spatial Patterning of Sea Surface Temperature in the Northern Benguela Upwelling System: Possible Environmental indicators of Clupeoid Production. South Afr. Journal of Mar.Sci. 19:143-157.
- Cubillos, L.& H. Arancibia. 1993. On the seasonal growth of common sardine (*Strangomera bentincki*) and anchovy (*Engraulis ringens*) off Talcahuano, Chile. Rev. Biol.. Mar. (Valparaíso) 28(1), 43-49.
- Cubillos, L. H. Arancibia, R. Alarcón, S. Núñez, G. Valenzuela, L. Vilugrón y D. Arcos. 1994. Evaluación indirecta del stock de sardina común en la VIII Región. Fondo de Investigación Pesquera – Instituto de Investigación Pesquera.
- Cubillos L., Canales M., Hernández A., Bucarey D., Vilugrón L. & L. Miranda. 1998. Poder de pesca, esfuerzo de pesca y cambios estacionales e interanuales en la abundancia relativa de *Strangomera bentincki* y *Engraulis ringens* en el área frente a Talcahuano, Chile (1990-97). Invest. Mar. Valparaíso, 26:3-14.
- Cubillos L.A., Arcos D.F., Canales M. & D. Bucarey. 2001. Seasonal growth of small pelagic fish off Talcahuano (37°S-73°W), Chile: a consequence of their reproductive strategy to seasonal upwelling? Aquat. Living Resour. 14, 115-124.
- Cubillos L.A, Bucarey D.A. & M. Canales. 2002. Monthly abundance estimation for common sardine *Strangomera bentincki* and anchovy *Engraulis ringens* in the central-southern area off Chile (34-40° S). Fish. Res. 57: 117-130.
- Cubillos L.A & D.F. Arcos. 2002. Recruitment of common sardine (*Strangomera bentincki*) and anchovy (*Engraulis ringens*) off central-south Chile in the 1990s and the impact of the 1997–1998 El Niño. Aquat. Living Resour. 15: 87–94

- Cubillos L.A, Castro L., Claramunt G & C. Oyarzun. 2005. Evaluación del stock desovante de anchoveta y sardina común entre la V y X Regiones, año 2004. Proyecto Fondo de Investigación Pesquera- FIP 2004-03. p 150
- Cubillos L.A, Castro L., Claramunt G & C. Oyarzun. 2006. Evaluación del stock desovante de anchoveta y sardina común entre la V y X Regiones, año 2005. Proyecto Fondo de Investigación Pesquera- FIP 2005-02. p 153
- Cubillos L.A, Serra R & P. Freon. 2007. Synchronous pattern of fluctuation in three anchovy stocks in the Humboldt Current System. *Aqu. Liv. Res.* 20, 69-75.
- Cury, P & A. Fontana. 1988. Competition et strategies demographiques comparees de deux especes desardinelles (*Sardinella aurita* et *Sardinella maderensis*) des cotes ouest-africaines. *Aquat. Living. Resour.* 1. 165:180
- Cushing D. H. 1995. Population production and regulation in the sea: a fisheries perspective. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Daan, N. 1980. A review of replacement of depleted stocks by other species and mechanisms underlying such replacement. *Rapp. P-v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer.* 177: 405-421.
- Dennis B. & M. L.Taper. 1994. Density dependence in time series observations of natural populations: estimation and testing. *Ecol. Monog.* 64, 205-224
- Denno, R. F., Cheng, J., Roderick, G.K, & T. J. Perfect. 1994. Density-related effects on the components of fitness and population dynamics of planthoppers. In "Planthoppers: their Ecology and Management". Chapman & Hall, New York. 257-281 pp.
- Denno, R. F., MacClure, M.S. & J.R. Ott. 1995. Interspecific interactions in phytophagous insect: Competition re-examined and resurrected. *Annu. Rev. Entomol.* 40, 297-331.
- Drapeau L., L. Pecquerie, P. Fréon & L. J. Shannon. 2004. Quantification and representation of potential spatial interactions in the southern Benguela ecosystem. *Ecosystem Approaches to Fisheries in the Southern Benguela Afr. J. mar. Sci.* 26: 141–159
- Forchhammer M. C, Stenseth N.C, Post. E & R. Langvatn. 1998. Population dynamics of Norwegian red deer: density-dependence and climatic variation. *Proc. R. Soc. B*, 265. 341-350
- Fonseca, T.R., Yáñez, E., Barra, O., 1986. Relación entre la temperatura superficial del mar y capturas comerciales en el área de Talcahuano entre 1965 y 1976. In: Arana, P (Ed.), *La Pesca en Chile*, Escuela de Ciencias del Mar, UCV, Valparaíso. pp. 243–248.
- Fréon, P & O. A. Misund. 1999. Dynamics of pelagic fish distribution and behaviour: effect on fisheries and stock assessment. Blackwell, Fishing News Books, London, pp. 348.

- Hastie T. & R. Tibshirani. 1990. Generalized additive models. – Chapman and Hall.
- Hoyle, S.D., and M.N. Maunder. 2004. A Bayesian integrated population dynamics model to analyze data for protected species. *Animal Biodiversity and Conservation* 27.1:247-266.
- Higgins K., Hastings A., Sarvela J. N. & L. W. Botsford. 1997a. Stochastic dynamics and deterministic skeletons: population behavior of Dungeness crab. *Science* 276, 1431–1435.
- Higgins K., Hastings A. & L. W. Botsford. 1997b. Density dependence and age structure: Nonlinear dynamics and population behavior. *Am. Nat.* 149, 247–269.
- Hinton, M. & M. Maunder. 2004. Methods for standardizing cpue and how to select among them. *Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 56(1): 169-177.
- Hixon M. A & M. H. Carr. 1997. Synergistic predation, density-dependence, and population regulation in marine fish. *Science* 277:946–949.
- Hunt H. L & R. E. Scheibling. 1997. Role of early post-settlement mortality in recruitment of benthic marine invertebrates. *Mar Ecol Prog Ser.* 155: 269-301
- Lima M., Brazeiro A & O. Defeo. 2000. Population dynamics of the yellow clam (*Mesodesma mactroides*): recruitment variability, density-dependence and stochastic processes. *Marine Ecology Progress Series* 207: 97-108.
- Lima M. 2001. The dynamics of natural populations: feedback structures in fluctuating environments. *Revista Chilena de Historia Natural.* 74: 317-329.
- Lima M., Stenseth N. C & F. M Jaksic. 2002. Food web structure and climate effects on the dynamics of small mammals and owls in semi-arid Chile. *Ecology Letters.* 5: 273-284.
- Lima M., A. Berryman & N. C Stenseth. 2006. Feedback structure of northern small rodent populations. *OIKOS.* 112: 555-564.
- Leirs H., Stenseth N. C., Nichols J. D., Hines J. E., Verhagen R. & W. Verheyen. 1997. Stochastic seasonality and nonlinear density-dependent factors regulate population size in an African rodent. *Nature* 389: 176-180
- Maunder M.N. & A. E. Punt. 2004. Standardizing catch and effort data: a review of recent approaches. *Fish. Res.*, 70 (2-3): 141-159.
- MacCall, A. D. 1983. Informe del grupo de trabajo sobre investigación y monitoreo de recursos. En: Informes de la consulta de expertos para examinar los cambios de la abundancia y composición por especies de recursos de peces neríticos. *FAO. Inf. Pesca.* (291) 1: 9-42.
- MacClure, M.S. 1990. Cohabitation and host species effects on the population growth of *Matsucoccus resinosa* (Homoptera: Adelgidae) on red pine. *Environ. Entomol.* 18, 1066-1073.

- May R. M. 1974. Biológico populations with non-overlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos. *Science* 186: 645-647.
- Murdoch. W. W., Kendall B.E., Nisbet R. M., Briggs C.J., Mc Cauley E. & R. Bosler. 2002. Single-species models for many many-species food webs. *Nature*. 417: 542-543.
- Murúa R., González L. A & M. Lima. 2003. Population dynamics of rice rats (a Hantavirus reservoir) in southern Chile: feedback structure and non-linear effects of climatic oscillations. *OIKOS*. 102: 137-145.
- Myers R. A & Cadigan N. G. 1993. Density-dependent juvenile mortality in marine demersal fish. *Can J Fish Aquat Sci* 50: 1576–1590.
- Pauly, D., Tsukayama, I., 1987. The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change. *ICLARM Stud. Rev.* 15, 351.
- Patterson K, Pitcher T.& T. Stokes. 1993. A stock collapse in a fluctuating environment: the chub mackerel *Scomber japonicus* (Houttuyn) in the eastern central Pacific. *Fish. Res.* 18: 199-218.
- Ravier, C. & J.M. Fromentin 2004. Are the long-term fluctuations in atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) population related to environmental changes? *Fish. Oceanogr.* 13(3) : 145-160
- Ricker. W. E. 1954. Stock and recruitment. *J. Fish Res Board Can.* 5, 559-623.
- Royama T. 1977. Population persistence and density-dependence. *Ecological Monographs* 47: 1-35.
- Royama T. 1992. Analytical population dynamics. Chapman & Hall, London, United Kingdom. 371 pp.
- Sepúlveda, A. 1990. Variabilidad temporal del ictioplancton en el área de surgencia costera de Chile central: Procesos ambientales y biológicos asociados. Tesis de Magíster en Ciencias, mención Oceanografía. Escuela de Graduados, Universidad de Concepción, 85 págs.
- Sernapesca. 2004. Anuario estadístico de pesca. Servicio Nacional de Pesca. Chile.
- Serra, R. 1978. La pesquería de la sardina común (*Clupea Strangomera bentincki*) y anchoveta (*Engraulis ringens*) de Talcahuano: Análisis de su desarrollo y situación actual. IFOP, Santiago (Chile), 29, 21 p.
- Serra, J.R., 1983. Changes in the abundance of pelagic resources along the Chilean coast. In: Sharp, G.D., Csirke, J. (Eds.), *Proceedings of the Expert Consultation to Examine Changes in Abundance and Species Composition of Neritic Fish Resources*. FAO Fish. Rep., 291, pp. 255–284.
- Serra, J & I. Tsukayama. 1988. Sinopsis de datos biológicos y pesquero de la sardina, *Sardinops sagax*. En el Pacífico Suroriental. FAO. Sinop. Pesca. Rev. 1:60 p

- Stenseth N. C, Falck W., Bjørnstad O.N. & C.J. Krebs. 1997. Population regulation in snowshoe hare and canadian lynx: Asymmetric food web configurations between hare and lynx. *Ecology*. Vol 94. pp. 5147-5152.
- Stenseth N. C, Bjørnstad O.N. & W. Falck. 1996. Is spacing behavior coupled with predation causing the microtine density cycle? A synthesis of current process-oriented and pattern-oriented studies. – *Proc. R. Soc. Lond. B* 263: 1423–1435.
- Stenseth N. C, Falck W, Bjørnstad O. N. & C. J. Krebs. 1997. Population regulation in snowshoe hare and Canadian lynx: asymmetric food web configurations between hare and lynx. – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 5147– 5152.
- Stenseth NC. 1999. Population cycles in voles and lemmings: densitydependence and phase dependence in a stochastic world. *Oikos* 87:427–461
- Turchin P & A. D Taylor. 1992. Complex dynamics in ecological time series. *Ecology* 73: 289-305.
- Turchin P & R. S. Ostfeld. 1997. Effects of density and season on the population rate of change in the meadow vole. *Oikos*. 78, 355-61
- Turchin P. 1995. Population regulation: Old arguments and a new synthesis. In: Capuccino N & PW Price (eds) *Population dynamics: new approaches and synthesis*: 19-40. Academic Press, San Diego, California.
- Wootton, R. J., Colin E. & M. Attrill. 2005. Empirical modeling of the population dynamics of a small population of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Environmental Biology of Fishes*. 74: 151-161
- Yáñez, E., Barbieri, M.A., Montecinos, A., 1990. Relaciones entre las variaciones del medio ambiente y las fluctuaciones de los principales recursos pelágicos explotados en la zona de Talcahuano, Chile. In: Barbieri, M.A (Ed.), *Perspectivas de la Actividad Pesquera en Chile*, Escuela de Ciencias del Mar, UCV, Valparaíso. pp. 49–62.
- Yáñez, E., Barbieri, M.A., Santillán, L., 1992. Long-term environmental variability and pelagic fisheries in Talcahuano, Chile. In: Payne, A.I., Brink, L., Mann, K.H., Hilborn, R. (Eds.), *Benguela Trophic Functioning*. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 12, 175-188.