



Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Programa de Magister en Ciencias con Mención en Pesquerías

**Análisis comparativo de la mortalidad instantánea
diaria de huevos de anchoveta (*Engraulis ringens*) en
su distribución a lo largo de Chile.**

Tesis para optar al grado de Magister en Ciencias con Mención en
Pesquerías

BLANCA ANDREA BUSTOS CID
CONCEPCIÓN-CHILE
2018

Profesor Guía: Luis Cubillos Santander
Depto. de Oceanografía
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción

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

Profesor Guía

Comisión Evaluadora



Dr. Luis Cubillos Santander
Departamento de Oceanografía
Universidad de Concepción

Dr. Leonardo Castro Cifuentes
Departamento de Oceanografía
Universidad de Concepción

M. Sc. Gabriel Claramunt Quiñones
Departamento de Ciencias del Mar
Universidad Arturo Prat

Dedicada a mis padres Manuel y Francisca.



AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi profesor guía Dr. Luis Cubillos, gracias por haberme incentivado a continuar mis estudios, por sus enseñanzas, consejos, apoyo incondicional, paciencia y disposición. Agradezco también Dr. Leonardo Castro por su tiempo y dedicación. Agradezco al Mg. Gabriel Claramunt por el tiempo entregado.

Agradezco a mi compañera de Magíster: Ana María Arriagada Millán por todos los traspasos compartidos, su paciencia y sus infinitas ganas de enseñarme y apoyarme en este camino. A mis compañeros de trabajo: Andrés Cubillos, German Vásquez, Roberto Torres, María José Cuevas y Tania Ponce.

A mis amigos de la UDEC: Milagros Franco, Richard Muñoz, Daniela Henríquez, Carolina Barriga, Roció Cruz, Celia Ballota, Camila Sagua Natalia Montesinos, Marcos Hidalgo, Braulio Tapia. Gracias por el apoyo brindado.

A mis amigos Karola Lobos, Verónica Gatica, Paola Torres.

Agradezco a Dios por brindarme la bendición de ponerme en este camino y poder llegar a este lugar. También agradezco a mi familia, mis padres Manuel Bustos y Francisca Cid, mis hermanos Katherine Bustos y Manuel Bustos, mi sobrina Francisca Kobbert y mi cuñado Luciano Kobbert por su infinito amor y apoyo.

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Quiero expresar mis agradecimientos al COPAS Sur Austral CONICYT PIA PFB31, por la beca otorgada durante los años de magister. Además al Laboratorio de Evaluación de Poblaciones Marinas Epomar, por brindarme trabajo durante todos estos años.

Agradezco a la Dirección de Posgrado, Universidad de Concepción por la beca de arancel otorgada durante los años de magister.



TABLA DE CONTENIDO

Índice de figuras	ix
Índice de tablas	xi
Resumen	xiii
ABSTRACT	xv
Introducción general.....	1
Planteamiento del problema.....	4
HIPÓTESIS	5
OBJETIVOS	6
OBJETIVO GENERAL.....	6
OBJETIVOS ESPECIFICOS	6
CAPITULO I.....	7
Daily anchovy (<i>Engraulis ringens</i>) egg mortality rates in different spawning zones along the Chilean coast.....	7
Abstract	9
Introduction.....	11
Materials and methods	15
Study area and data sources.....	15
Egg sampling in DEPM surveys.....	16
Egg patchiness per stages	17

Environmental variables	18
Statistical analysis.....	19
Results.....	19
Discussion	21
Acknowledgments.....	25
References.....	25
CAPITULO II	39
Efectos espaciales y covariables sobre la tasa de mortalidad diaria de anchoveta (<i>Engraulis ringens</i>) en el centro-sur de Chile.	39
Resumen.....	41
Introducción	42
Metodología.....	44
Área de estudio y fuente de datos e información.....	44
Área de crucero y de desove.....	45
Efectos de variables fijas y co-variables ambientales en la mortalidad de huevos	45
Resultados	48
Discusión.....	51
Agradecimientos	54
Bibliografía	54
Discusión general.....	68

BIBLIOGRAFÍA GENERAL..... 72



ÍNDICE DE FIGURAS

Capítulo I: Daily anchovy (*Engraulis ringens*) egg mortality rates in different spawning zones along the Chilean coast.

Figure 1. Study area showing the approximate boundaries of spawnin areas in the North ($18^{\circ}25'S-26^{\circ}03'S$), Central ($34^{\circ}30'S-37^{\circ}10'S$) and South ($38^{\circ}00'S-41^{\circ}20'S$) zones off Chile. Source: own elaboration..... 33

Figure 2. Time space comparison of the daily egg moratlity rate (Z) of anchovy, among zones (a) and across years (b). In the boxplot, small bars represent minimum and maximum values, the horizonatl border of the box are first and third quartile, and the horizontal line inside the box is the median. The times series shows Z values and the standard error of the estimates. Source: own elaboration..... 34

Figure 3. Time series of the logarithm of egg production ($\log P_0$) (a), spawning area (SA) (b), phytoplanktonic biomass (Chl-a) (c) Sea surface temperature (SST) (d); zonal wind $8V$) (e) and ENSO index (f). Source: own elaboration..... 35

Figure 4 Bivariate relationships between daily egg mortality rate (Z) and covariables within each of the study zones (North, Central and South zones): Z vs. Spawning area (a), Z vs. Sea surface temperature (b), Z vs. Phytoplanktonic biomass (c); Z vs. Zonal wind (d). Source: own elaboration. 36

Capítulo II: Efectos espaciales y covariables sobre la tasa de mortalidad diaria de anchoveta (*Engraulis ringens*) en el centro-sur de Chile.

Figura 1. El área de estudio comprenderá: zona centro (34°30'S-37°10'S) y sur (38°S-41°20'S) de Chile. Fuente: Elaboración propia..... 60

Figura 2. Efectos de los factores sobre las variables. a) efecto de la latitud, longitud y temperatura (modelo M7) para el año 2004, zona sur. b) efecto de latitud, longitud y salinidad (modelo M8) para el año 2014, zona centro. c) efecto de latitud, longitud y profundidad (modelo M6) para el año 2007, zona centro. d) efecto de latitud, longitud y profundidad (modelo M6) para el año 2008, zona sur. Fuente: Elaboración propia..... 61

Figura 3. Estimación anual del área de desove de la anchoveta en la zona centro. Fuente: Elaboración propia. 62

Figura 4. Estimación anual del área de desove de la anchoveta en la zona sur. Fuente: Elaboración propia. 64

ÍNDICE DE TABLAS

Capítulo I: Daily anchovy (*Engraulis ringens*) egg mortality rates in different spawning zones along the Chilean coast.

Table 1. Time series of the daily egg mortality rate of anchovy (Z) and its standard error (Std.Err.) across year (2002-2014) and zone (North, Central and South). 37

Table 2. Matrix of Pearson's correlation of bivariate relationships between the daily egg mortality rate of anchovy (Z) and covariables, where logPo: logarithm of daily egg production, SA: spawning area, ENSO: El Niño-Southern Oscillation variability index, SST: sea surface temperature, Chl-a: phytoplanktonic biomass, V: zonal wind (Period 2002-2014, n=10)..... 38

Table 3. Matrix of Pearson's correlation of bivariate relationships between the daily egg mortality rate of anchovy (Z) and the Lloyd's patchiness index of Group A (early development stages), Group B (middle development stages), and Group C (development stages close to hatching) (Period 2002-2014, n=10). 38

Capítulo II: Efectos espaciales y covariables sobre la tasa de mortalidad diaria de anchoveta (*Engraulis ringens*) en el centro-sur de Chile.

Tabla 1. Modelos de mortalidad que fueron evaluados en este estudio. El área de desove = A, factores, x = longitud, y = latitud, T10 = temperatura ($^{\circ}\text{C}$), S10 = salinidad (psu), Z = profundidad de agregaciones (m), μ = media general, y $s(\bullet)$ = suavizador. El modelo M1 representa el caso no-espacial.
..... 66

Tabla 2. Modelos seleccionados para explicar la mortalidad diaria de huevos en el área de desove..... 67



RESUMEN

La anchoveta (*Engraulis ringens* Jenyns, 1842) presenta una amplia distribución a lo largo del Océano Pacífico oriental, abarcando desde el norte de Perú hasta el sur de Chile. Frente a Chile se reconocen tres áreas de desove principales localizadas en las zonas norte ($18^{\circ}25'S-26^{\circ}03'S$), centro ($34^{\circ}30'S-37^{\circ}10'S$) y sur ($38^{\circ}S-41^{\circ}20'S$). En este trabajo se realizaron comparaciones de mortalidad diaria de huevos de anchoveta entre zonas y años. Se utilizó la base de datos generada por la aplicación del Método de Producción Diaria de Huevos desde 2002 al 2014. Además, la mortalidad se relacionó con variables ambientales y el índice de agregación de huevos (índice de Lloyd). Las variables ambientales utilizadas fueron temperatura superficial del mar (TSM), biomasa fitoplanctónica (medida como concentración de clorofila-a (Cla)), el índice de El Niño-Oscilación del Sur de la región ecuatorial (Enso 3+4) y viento sur que promueve surgencia.

Se encontró diferencias significativas en la mortalidad de huevos (Z) entre las zonas norte, y centro-sur. La mortalidad de huevos fue más alta en la zona norte, e influyó en las diferencias espaciales. No se encontró diferencias significativas entre años. Además, no se encontró asociación significativa entre las variables ambientales utilizadas, producción de huevos y Z , al interior de las zonas de desove. Ninguna de las variables ambientales estaría afectando la sobrevivencia de huevos de anchoveta al interior de cada zona, exceptuando la influencia de la producción diaria de huevos y el viento en la zona sur. En cambio, se encontró una asociación significativa entre Z y el índice de agregación de Lloyd para los huevos. Se deduce que la estrategia del desove de anchoveta en la zona norte sería dispersar el desove, mientras

que en la zona sur sería la concentración y la agregación para favorecer la sobrevivencia de huevos.

Con el objeto de estudiar efectos locales en la tasa de mortalidad de huevos, se analizó la influencia de variables ambientales locales en las zonas de desove del centro ($34^{\circ}30'S-37^{\circ}10'S$) y sur ($38^{\circ}S-41^{\circ}20'S$) de Chile. Para ello se utilizaron datos de temperatura, salinidad, geolocalización a 10 metros (latitud, longitud y batimetría) y la abundancia de huevos por estadio de desarrollo de la base del Método de Producción Diaria de Huevos, desde 2004 al 2014. Se determinó la edad a los huevos y se agruparon en cohortes diarias, y se utilizaron modelos aditivos generalizados (GAM) que incluyeron las variables ambientales antes descritas. La densidad de huevos de anchoveta fue afectada por mortalidad asociada a la geolocalización (latitud, longitud y profundidad de fondo) principalmente, pero en años anómalos en la zona centro (2007 y 2008) y en la zona sur (2004) fue además afectada por las variables la temperatura. Sólo en el año 2014 y zona sur, la sobrevivencia de huevos fue afectada por la salinidad a 10 m. La sobrevivencia de huevos después de 24 horas muestra que el área de desove varía interanualmente y entre zonas por efectos espaciales en la mortalidad.

ABSTRACT

The anchovy (*Engraulis ringens* Jenyns, 1842) presents a wide distribution along the eastern Pacific Ocean, ranging from northern Peru to southern Chile. In Chile, three main spawning areas are recognized, located in the northern areas (18°25'S-26°03'S), center (34°30'S-37°10'S) and south (38°S-41°20'S). In this work, comparisons of daily egg mortality of anchoveta between zones and years were carried out. The data come from the database generated by the application of the Daily Egg Production Method, covering the period between 2002 and 2014. In addition, mortality was related to environmental variables and a patchiness egg index (Lloyd's index). The environmental variables used were sea surface temperature (SST), phytoplankton biomass (measured as chlorophyll-a (Chl-a) concentration), the El Niño-South Oscillation (ENSO) index of the equatorial region (Enso 3 + 4) and southern wind that promotes upwelling.

Significant differences were found in egg mortality (Z) between the north, and central-south zones. Egg mortality was higher in the north zone and influenced on the spatial differences. No significant differences were found among years. In addition, no significant association was found between the ENSO and the Z, within any of the spawning areas. None of the environmental variables would be affecting the survival of anchoveta eggs within each zone, excepting the influence of daily egg production and wind in the southern zone. Nevertheless, a significant association was found between Z and the Lloyd aggregation index for eggs. It follows that the spawning strategy of anchoveta would be to disperse the spawning in the

north zone, while in the south zone it would be oriented to the concentration and aggregation of the spawning in order to favor egg survival.

With the aim of studying local effects in the egg anchovy mortality rate, the influence of local environmental variables on egg survival was analyzed by using data from the spawning areas of the center (34°30'S-37°10'S) and south (38° S-41 ° 20'S) of Chile. Environmental variables were temperature and salinity at 10 m depth, geolocation (latitude, longitude and bathymetry) data and abundance of eggs per developmental stage from 2004 to 2014. Eggs counts per developmental stage were aged and grouped into daily cohorts. Generalized additive models (GAM) were used to model the influence of the environmental variables on egg survival. Egg density was affected by mortality associated with geolocation (latitude, longitude and bottom depth) mainly, but in anomalous years in the central zone (2007 and 2008) and in the southern zone (2004) it was also affected by temperature at 10 m. Only in the year 2014, south zone, egg survival was affected by salinity at 10 m. The egg survival after 24 hours showed that the spawning area varied interannually in each zone due to spatial effects on egg mortality rate.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La anchoveta (*Engraulis ringens*, Jenyns, 1842) presenta tres áreas de desove principales que estarían determinando la sustentabilidad de las unidades de stock de las zonas norte ($18^{\circ}25'S-26^{\circ}03'S$), centro ($34^{\circ}30'S-37^{\circ}10'S$) y sur ($38^{\circ}S-41^{\circ}20'S$) a lo largo de Chile. Estas zonas se caracterizan por ser zonas relativamente discretas, y sujetas a condiciones ambientales y fisiográficas diferentes a lo largo de la costa chilena (Alheit & Ñiquen 2004; Valdivia *et. al.* 2007; Canales & Leal 2009). Estas variaciones pueden ser determinantes en la mortalidad (sobrevivencia) de huevos de anchoveta en sus primeras atapas de desarrollo. Por ello es determinante conocer estas variaciones y los efectos que puede tener en la especie.

La anchoveta es una especie pelágica, que representa una de las pesquerías más importantes del mundo. Esta especie presenta una amplia distribución a lo largo del Océano Pacífico oriental, abarcando desde Zorritos en el norte de Perú ($4^{\circ}30'S$) hasta Chiloé, en el sur de Chile ($44^{\circ}14'S$) (Serra, 1983; Pauly & Tsukayama, 1987; Bustos *et. al.* 2008). Se caracteriza por ser un pez pelágico de pequeño tamaño, que forma cardúmenes cerca la costa, hasta los 160 kilómetros. Tiene un ciclo de vida corto y crecimiento rápido, alcanzando una longitud total máxima de 20 cm, con una alta tasa de mortalidad natural, con una longevidad máxima de 4 a 5 años (Cubillos *et al.* 2001). La primera madurez sexual es en el primer año de vida. es un desovante parcial, con alta fecundidad, con un período máximo reproductivo en los meses de agosto y septiembre, con otro de menor intensidad en enero-

febrero (Arcos *et al.* 1996; Alheit & Ñiquen, 2004; Serra, 1983, Cubillos *et al.* 2001).

Los cambios latitudinales en las condiciones oceanográficas y sus efectos en los primeros rasgos de la historia de vida de la anchoveta han estado orientados a identificar los procesos biológicos y oceanográficos asociados a las zonas de desove (Parrish *et al.* 1983). Se ha demostrado que hay variaciones en la fecundidad, el crecimiento, mortalidad y efectos maternos en las tres principales zonas de desove (Castro *et al.* 2009; Claramunt *et al.* 2012).

Además, las variables ambientales como la temperatura, oxígeno, salinidad, viento y biomasa fitoplanctónica varían a lo largo de la costa Chilena (Correa *et al.* 2012; Morales *et al.* 1996; Montencinos & Gómez 2010), pudiendo afectar las áreas favorables para el desove y la mortalidad (sobrevivencia) de la anchoveta en sus primeras etapas, lo cual es determinante para sus poblaciones (Cubillos *et al.* 2007; Claramunt *et al.* 2012). Uno de los forzantes física en la áreas de desove se asocia con el fenómeno de El Niño-Oscilación del Sur (Yañez *et al.* 2008). En las zonas de retención de estadios tempranos, pueden estas bajo la influencia de distintos procesos, como son la turbulencia y transporte, que pueden afectar la sobrevivencia de los estadios tempranos y por tanto afectar la fuerza de clase anual (Butler *et al.* 1989).

En análisis de la mortalidad de huevos de anchoveta a lo largo de su distribución, en las tres principales zonas de desove en Chile, es de suma relevancia, para ver estudiar las respuestas biológicas de la especie ante

diferencias en las variables ambientales y fisiográficas que la pueden estar afectando.

El objetivo de esta tesis es determinar cambios espaciales y temporales en la tasa instantánea de mortalidad diaria de huevos de anchoveta en las principales zonas de desove, localizadas en el norte ($18^{\circ}25'S-26^{\circ}03'S$), centro ($34^{\circ}30'S-37^{\circ}10'S$) y sur ($38^{\circ}S-41^{\circ}20'S$) de Chile, y establecer su relación con las condiciones ambientales durante la época reproductiva.



Planteamiento del problema

La tasa instantánea de mortalidad diaria de huevos, puede presentar variaciones en las tres zonas de desove (norte, centro y sur), pero hasta el momento no hay estudios que analicen los cambios interanuales ni comparen los estimados entre zonas, ni respecto de las condiciones ambientales que se presentan durante el máximo reproductivo. La tasa de mortalidad de huevos de anchoveta podría estar modulada tanto por efectos de la variabilidad ambiental local en cada área de desove como por la variabilidad regional impuesta por el Niño-Oscilación del Sur. Por otra parte, en el método de la producción diaria de huevos se asume que la tasa de mortalidad es constante en el área de desove. Hoy en día, los efectos espaciales y de co-variables ambientales características de la zona de desove centro-sur (p.e.: latitud, longitud, batimetría, temperatura y salinidad) pueden ser analizados con modelos aditivos generalizados GAM; aspectos que no ha sido investigados para la anchoveta de la zona centro-sur. En este contexto, se plantea un análisis comparativo de los cambios en la mortalidad diaria de huevos de anchoveta entre zonas y su relación con la variabilidad ambiental.

HIPÓTESIS

La sobrevivencia de huevos de anchoveta está modulada por las condiciones ambientales locales en cada área de desove y por la variabilidad regional asociada a eventos El Niño-Oscilación del Sur (ENOS). De esta manera, se establecen las siguientes hipótesis de trabajo:

- a) La tasa instantánea de mortalidad diaria de huevos de anchoveta presenta cambios interanuales similares entre las zonas norte, centro y sur, relacionados con factores que dan cuenta de la variabilidad ambiental regional (El Niño-Oscilación del Sur), la temperatura superficial del mar, biomasa fitoplanctónica y el viento promedio de cada zona.
- b) La tasa instantánea de mortalidad diaria de huevos de anchoveta, en la zona centro sur, co-varía espacialmente con variables ambientales en el área de desove, tales como la latitud, longitud, batimetría, temperatura, y salinidad en diferentes sectores de muestreo.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Determinar cambios espaciales y temporales en la tasa instantánea de mortalidad diaria de huevos de anchoveta entre las zonas de desove principales localizadas en las zonas norte ($18^{\circ}25'S-26^{\circ}03'S$), centro ($34^{\circ}30'S-37^{\circ}10'S$) y sur ($38^{\circ}S-41^{\circ}20'S$) de Chile, y establecer su relación con las condiciones ambientales durante la época reproductiva.

OBJETIVOS ESPECIFICOS

1. Determinar la tasa instantánea de mortalidad diaria de huevos de anchoveta en la zona norte, centro y sur de Chile, y determinar cambios en la tendencia y variabilidad interanual.
2. Establecer la relación entre la tasa de mortalidad diaria de huevos de anchoveta con un índice de variabilidad ambiental local y uno regional asociado con el índice de El Niño-Oscilación del Sur durante el periodo reproductivo de anchoveta.
3. Determinar los efectos no-lineales espaciales y de co-variables ambientales en la tasa instantánea de mortalidad de huevos de anchoveta en la zona de desove centro-sur.

CAPITULO I

DAILY ANCHOVY (*ENGRAULIS RINGENS*) EGG MORTALITY RATES IN DIFFERENT SPAWNING ZONES ALONG THE CHILEAN COAST



Daily anchovy (*Engraulis ringens*) egg mortality rates in different spawning zones along the Chilean coast

Blanca Bustos^{1,2}, Luis A. Cubillos², Gabriel Claramunt^{3,4}, Leonardo R. Castro⁵

¹Programa Magister en Ciencias con mención en Pesquerías, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile. ²COPAS Sur-Austral, EPOMAR, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile. ³Facultad de Recursos Naturales Renovables, Universidad Arturo Prat, Casilla 121, Iquique, Chile. ⁴Instituto de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Arturo Prat, Iquique, Chile. ⁵COPAS Sur-Austral, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, and Centro de Investigaciones Dinámica de Ecosistemas de Altas Latitudes (IDEAL), Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.

Running title: Daily egg mortality of anchovy off Chile.

*Corresponding author: E-mail: bbustos@udec.cl

Artículo sometido a evaluación en Regional Studies in Marine Science

Abstract

The daily egg mortality of small pelagic fish can be modulated by environmental variables as well as by population derived factors such as egg production and/or dispersion/aggregation processes. In this paper, the daily egg mortality (Z) of anchovy was compared across spawning areas distributed in the North ($18^{\circ}25'S$ - $26^{\circ}03'S$), Central ($34^{\circ}30'S$ - $37^{\circ}10'S$), and South ($38^{\circ}S$ - $41^{\circ}20'S$) zones along the Chilean coast. Daily egg production (P_o) and Z were estimated through generalized linear model GLM (binomial negative) from egg data obtained in yearly Daily Egg Production Method applications, from 2002 to 2014. Co-variables included the spawning area (SA) and environmental variables during the spawning peak months (August-September), particularly sea surface temperature (SST), phytoplanktonic biomass (Chl-a), zonal wind (V) and an index of the El Niño-Southern Oscillation (ENSO) variability based on El Niño 3+4 regions. Results show that Z was significantly higher in the North zone and influenced on spatial differences rather than on yearly effects. Z was not associated with ENSO, but correlated positively with P_o , SA, SST, and V ; also negatively with Chl-a. These correlations were attributable to latitudinal effects since data were nested. Results from previous studies suggest that latitudinal effects would be associated to average SST influencing egg development time, as well as maternal influences on egg size and quality. Only in the South zone, Z was significantly correlated with P_o and V , which was interpreted as density-dependent effects and winds driving egg concentration processes rather than dispersion. From the egg surveys each year, the Lloyd's patchiness index was computed as an index of egg

aggregation for different embryonic development stages (Group A: early development, Group B: middle development, and Group C: close to hatching). Z was correlated positively with the patchiness index of 2 out of the 3 developmental stage groups in the North and Central zone, but negatively correlated with the 3 stages in the South zone. These overall results suggest that anchovy egg survival would be dependent on dispersion in the North and Central zones but on concentration/retention in the South spawning area, which is coincident with the proposed reproductive strategies of this species in the north and south areas, respectively.

Keywords: egg survival, patchiness index, spawning area, dispersion, aggregation, small pelagic fish.



Introduction

The anchovy (*Engraulis ringens* Jenyns, 1842) has a wide distribution in the Southeastern Pacific Ocean, from northern Peru (4°00'S) to southern Chile (42°00'S) (Serra *et al.* 1979), even extending into fjords and inner waters of the Chilean Patagonia (Bustos *et al.* 2008). Four stock units of anchovy are identified along its distribution such as the north-central stock off Peru (4°S-14°S), southern Peru and northern Chile stock (16°S-24°S), the northern-central stock (25°S-32°10'S), and the southern-central stock (33°S-42°S) (Alheit and Ñiquen 2004; Valdivia *et al.* 2007; Canales and Leal 2009).

The anchovy stocks seem to fluctuate synchronously on the long term, which is associated with decadal to interdecadal variability occurring in the Humboldt Current System (HCS) (Chavez *et al.* 2003; Alheit and Ñiquen 2004; Cubillos *et al.* 2007 (a)). The HCS is one the most productive upwelling ecosystem worldwide, sustaining important fisheries worldwide (Chavez and Messié 2009). The life cycle of anchovy occurs in habitats characterized by coastal upwelling, trapped waves, and active mesoscale eddies affecting the surface circulation field, sea surface temperature and distribution of the planktonic biomass (Correa *et al.* 2012). In addition, hypoxic waters associated with fluctuations of the oxygen minimum zone could be important for the anchovy population dynamics (Morales *et al.* 1996), the availability to the fishery and species alternations (Bertrand *et al.* 2011). In the northern zone of Chile, the south winds are persistent year round and generate offshore Ekman transport and coastal upwelling events. In southern-central Chile, winds favoring upwelling are seasonal, occurring mainly during late spring and austral summer, from September to March

(Arcos *et al.* 1987; Castro *et al.* 2002). El Niño events have effects on the seasonal variability of the wind off central Chile, delaying the season of upwelling events and the zonal distribution of the phytoplankton biomass (Gómez 2007; Montecinos and Gómez 2010). In the coastal zone, the kinetic energy associated with mesoscale eddies presents interannual variability linked to El Niño events (Hormazabal *et al.* 2004).

In terms of the spawning distribution, the anchovy eggs shows spatio-temporal variability in northern Chile (Claramunt *et al.* 2012), which contrasts with more persistent locations of very coastal egg aggregations in central-southern Chile (Cubillos *et al.* 2007 (b)). The application of the Daily Egg Production Method (DEPM) yearly for spawning biomass estimations has allowed verifying the spawning distribution of anchovy along the Chilean coast as well as their variability (Braun *et al.* 2005; Claramunt *et al.* 2012). In the southern-central stock, Castro *et al.* (1997) and Cubillos *et al.* (2007 (b), 2013) identified two main spawning zones of anchovy separated at Punta Lavapié (37°10'S): the central spawning zone (33°30'S-37°10'S) and the south spawning zone (38°00'-41°30'S).

Comparative analyses of environmental conditions affecting early life-history traits of the anchovy in north, central and south spawning zones off Chile have revealed important latitudinal gradients in biological and oceanographic features (Parrish *et al.* 1983). Eggs size and their lipidic content, and the yolk volume of recently hatched larvae tend to be larger from north to south; in contrast, the yolk-sac larvae instantaneous growth rate varied among subpopulations as a function of temperature, which

decreases towards higher latitudes (Llanos-Rivera and Castro 2006; Castro *et al.* 2009). In addition, in the ovary, oocyte sizes are smaller and fecundity is higher in the north as compared with central-south female anchovies (Castro *et al.* 2009; Claramunt *et al.* 2012). These characteristics, fecundity, oocyte size and early life stages traits, are maternally influenced and ultimately driven by local environmental conditions at the spawning zones along the Chilean coast (Castro *et al.* 2009). Claramunt *et al.* (2012) concluded that the environmental conditions varied notably among spawning zones and seasons and that the reproductive traits (oocyte size and fecundity) responded to environmental conditions within a couple weeks and manifested also in the daily spawning fraction estimates. In their study, phytoplankton biomass (measured as concentration of chlorophyll-a) was the main environmental variable explaining changes in the location of the spawning areas rather than specific temperature ranges (Claramunt *et al.* 2012).

Different methods have been utilized to estimate anchovy daily early life stage mortality rates in the HCS. By following daily spawned cohorts at the beginning of the winter spawning season (Essig and Cole, 1986). Castro and Hernández (2000) estimated mean seasonal daily egg and larval (combined) mortality rates of up to 96-98% in a coastal location off central Chile. A second way to estimate the instantaneous daily egg mortality rate is by means of the mortality parameter estimated during the application of the Daily Egg Production Method (DEPM). This method has been utilized for spawning biomass anchovy estimations in the north (Claramunt *et al.* 2007), central and south spawning zones along Chile for over a decade (Cubillos *et al.*

2015) and until now, no studies have been oriented to the analysis of interannual variability in the daily egg mortality rate at each spawning zone, neither a comparative study has addressed potential associations among egg mortality estimates and environmental variables during the reproductive seasons either at each zone or among zones.

It has long been accepted that daily egg mortality rate of small pelagic fishes could be modulated either by environmentally driven or density-dependent factors. In the HCS, El Niño-Southern Oscillation, Ekman transport associated to zonal wind, as well as sea surface temperature are candidate environmental variables that could affect the fate of the eggs. Density-dependent variables such as the daily egg production, the spawning area covered by adults, and the food available for adults (phytoplankton biomass, Claramunt *et al.* 2012) might also affect egg chances of survival. In addition, variations in patchiness/disperssion of the egg distributions might have effects on predators and thereafter on egg mortality (McGurk 1986)

The objective of this study is to determine whether differences in the daily egg mortality rate of anchovy occur among three spawning zones along the Chilean coast, and their potential relationships with density-independent and density-dependent variables. The selected variables are local temperature (because of its influence on egg development rates), phytoplankton biomass (as a proxy for adult food availability), zonal wind (as a proxy of upwelling) during the reproductive peak season, as well as large-scale anomalies associated to El Niño-Southern Oscillation events. Associations with density-dependent biological processes in each zone included are the daily

egg production (P_o), size of the spawning area, and patchiness of the egg distributions.

Materials and methods

Study area and data sources

We used the data of egg abundance per embryonic development stages, which were generated by application of the DEPM from 2002 to 2015 (Cubillos *et al.* 2007 (b), Claramunt *et al.* 2012, Cubillos *et al.* 2015). The data were provided by FIPA (Fondo de Investigación Pesquera) and IFOP (Instituto de Fomento Pesquero). The boundaries of the ichthyoplankton surveys defined the study area at the north ($18^{\circ}25'S$ - $26^{\circ}03'S$), central ($34^{\circ}30'S$ - $37^{\circ}10'S$) and south ($38^{\circ}S$ - $41^{\circ}20'S$) spawning zones of anchovy (Figure 1). The northern zone is large with a coastal practically linear, arid climate, coastal mountains extending parallel to the coast, and narrow continental shelf. The central zone has a coastal line that includes three bays northward oriented, and with a wide continental shelf interrupted by two submarine canyons associated with important rivers: Biobío and Itata (Sobarzo *et al.* 2007). The southern zone has a coastal line that includes a wide bay oriented eastward, a moderate in size (intermediate compared with the north and central zones) continental shelf and river runoff due to numerous rivers (Figure 1).

Egg sampling in DEPM surveys

Anchovy eggs were collected from vertical tows from a maximum depth of 70 m in deep stations, while in shallow waters were collected from 5 m from the sea bottom. A Pairovet net was used in the surveys, consisting of two CalVET net (California Vertical Egg Tow, Smith *et al.* 1985) with a mouth area of 0.05 m², 150 µm mesh and equipped with a depressor of 36 kg. The velocity of each vertical tow was 70 m per minute. Once the plankton sample was on board, the organisms collected were preserved in a 4% formaldehyde solution (10% formalin) in seawater buffered with borax (tetraborate of sodium).

Embryonic stages, aging, daily egg production and mortality

The plankton samples were analyzed in the laboratory. Eggs and larvae of anchovy were sorted and counted under a stereoscopic microscope. The eggs were classified in 11 embryonic development stages according to Moser and Ahlstrom (1985) and Santander *et al.* (1984).

The time of spawning was set as at midnight (00:00 hr) (Claramunt *et al.* 2007). Aging of eggs was following Lo (1985) by using a stage-temperature dependent model obtained from incubation experiments (Claramunt *et al.* 2007). Assuming that the egg abundance declined exponentially, the daily egg production was estimated by the following expression:

$$P_t = P_0 e^{-Zt} \quad (1)$$

where P_t is the egg abundance at age t (egg per 0.05 m² per day), P_0 is the daily egg production rate (egg per 0.05 m²) and Z is the daily instantaneous total mortality rate of eggs (per day). Ages less than four hours after spawning were discarded, as well as older than 95% of hatching ages. P_0 and Z were estimated through generalized linear models using negative binomial and link log, which was appropriated for variation of egg counts as a function of age (Bernal *et al.* 2001). The negative binomial distribution has dispersion parameters, which was estimated iteratively according to fitting procedures described by Venables and Ripley (2002) for the package ‘MASS’ for R (R Core Team 2017). The daily egg production was estimated from stations gathering at the spawning area, which was delimited by the area of stations with the presence of at least one egg per 0.05 m² per day (positive area). To estimate the spawning area (SA) a searching radius equivalent to the half of distance between stations allowed connecting neighboring stations by using the ‘geofun’ package of the ‘egg’ library (<http://sourceforge.net/projects/ichthyoanalysis/>), available for the language and software R (Stratoudakis *et al.* 2006). The procedure allowed the grouping stations containing eggs, including some stations without eggs inside the resultant spawning area.

Egg patchiness per stages

In order to obtain a patchiness index for egg counting, egg numbers were grouped considering the eleven embryonic developmental stages. Eggs in the stages I-IV were grouped as Group A, where most eggs were less than 24

hours. Eggs in stages V-VIII was grouped as Group B and consist of egg less than 48 hours and older than 24 hours. The Group C consisted of eggs in stages IX to XI, which is close to hatching. The Lloyd index of patchiness was computed according to (Lloyd 1967; McGurk 1986), i.e.,

$$p = 1 + \left(\frac{\sigma^2}{\mu} - 1\right)/\mu \quad (2)$$

where p is the patchiness index, σ^2 is the variance of egg number and μ is the mean of egg number (egg per 0.05 m² per day). The index of patchiness was computed for each group and was used to establish a relationship with Z by considering that spatial aggregation explains significantly mortality of pelagic eggs, according to McGurk (1986, 1987).

Environmental variables

In order to analyze remote effects of environmental variability on the daily egg mortality of anchovy, El Niño 3+4 index that measures the El Niño-Southern Oscillation (ENSO) variability was obtained from the NOAA Climate Prediction Center (<http://www.cpc.ncep.noaa.gov/data/indices/>). Local environmental variables were sea surface temperature (SST) and phytoplankton biomass (Chlorophyll-a, Chl-a), which were obtained from daily satellite images (resolution 4x4 km) of MODIS Aqua Level-3 (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov>) for the period that covered each survey. Satellite images were processed, scaled and atmospherically corrected to obtain geophysical units for temperature (°C) and phytoplankton biomass (mg m⁻³). Applying a spatiotemporal interpolation based on cokriging

avoided the clouds present in satellite images (Marcotte 1991, Navarro *et al.* 2004). Zonal winds (V) were based on re-analysis data, which are available in the NOAA website (<https://www.esrl.noaa.gov/psd/>). Data was averaged for the northern, central and southern zones during the August- October period, which represented the peak of the spawning in each zone.

Statistical analysis

To evaluate spatiotemporal changes in the daily egg mortality rate (Z) of anchovy, we used ANOVA by considering zones and years as main factors. After, Tukey's post-hoc test for pair-wise comparison was applied to significant factors. The association among variables was obtained through a correlation matrix considering Z, El Niño 3+4, SST, Chl-a, and V. The relationship between Z and Patchiness Index considered also correlations in each zone. The significance of correlations was evaluated. The statistical analysis did not allow the study of multiple variables affecting mortality due to the short time-series (n=10). The available data for three spawning zones (north, central and south) were those for years 2002, 2004, 2007-2009, and 2011-2014. The statistical analyses were carried out R (R Core Team 2017).

Results

The daily egg mortality rate (Z) fluctuated between 0.45 and 1.47 in the North zone, between 0.13 and 0.71 in the Central zone, and between 0.27 and 0.71 in the South zone (Table 1). Z showed significant differences

among zones ($P < 0.05$, $df = 2$, Figure. 2A), but not among years ($P = 0.497$, $df = 9$, Figure. 2B). The higher Z occurred in the North zone (Figure. 2b, Table 1), and the Tukey's post-hoc test showed that the main differences among zones were due to the North zone (North-Central: $P < 0.05$, Central-South: $P = 0.324$, North-South: $P < 0.05$). Inter-annually, the Z time series revealed changes without a clear trend ($P > 0.05$), but with slightly non-significant differences in some years (i.e., 2009 and 2013, Figure. 2B).

In general, the daily egg production was higher and less variable in the North zone as compared with the South zone (Figure. 3A). The spawning area was larger in the North zone also, with smaller spawning areas in 2005 and 2008. In the Central and South zones, the spawning area was relatively stable and presented a slight trend to increase from 2007 to 2012 (Figure. 3B). Phytoplankton biomass, during the reproductive period, was higher in the Central zone and variable in the North zone (Figure. 3C). The Phytoplankton biomass showed a coincident decline the year 2012 at all the zones (Figure. 3C). Inter-annual changes in SST were similar among zones, with warmer waters in the North zone and cooler in the South zone, the coldest years were 2007 and 2013 (Figure. 3D). The zonal wind, favorable for upwelling, showed higher intensity in the North zone with a maximum in 2012. Instead, in the Central and South zones, the wind intensities varied similar inter-annually (Figure. 3E). The wind intensity was lower in the Central and South zones compared with the North one, because zonal winds were negative sometimes, which meant that northern winds non-favorable (favorable) for upwelling (convergence at the coast) occurred. El Niño 3+4 showed warmer

years in 2002, 2004, 2009, 2012 and 2014, while colder years were 2007 and 2011 (Figure. 3F).

Without taking into account the zones as nested factor, we found significant positive correlations between Z and the P_0 ($r=0.71$), between Z and the spawning area ($r= 0.40$), between Z and SST ($r=0.65$), and between Z and zonal wind intensity ($r= 0.50$), but negative correlation between Z and the phytoplankton biomass ($r= -0.48$) (Table 2). However, when the zones were added as a factor, Z was not associated with the variables, excepting in the South zone in which Z showed a significant correlation with P_0 and the zonal wind (Table 2). Note that the significant correlations between some variables were consequences of nested data, particularly in the case of the spawning area (Figure. 4A), SST (Figure. 4B), and phytoplanktonic biomass (Figure. 4C).

The association between Z and the patchiness index, per embryonic development stages, showed a significant and positive correlation in the case of groups A and C in the North zone, and groups A and B in the Central zone. Instead, the correlations were significant but negative in the case of the South zone (Table 3).

Discussion

Our objective was to evaluate changes in the daily anchovy egg mortality rates in three spawning zones distributed along the Chilean coast, and the to

assess the potential relationships with density-independent and density-dependent variables.

Significant differences in average egg mortality rate of anchovy were detected among zones. In the North zone, the egg mortality rates were higher than in the Central and South zones. The higher egg mortality in the North zone might be associated indirectly with egg characteristics such as volume (Llanos-Rivera and Castro 2004) or quality (e.g. biochemical composition, lipids, etc.) due to maternal influence (Castro *et al.* 2009). The anchovy eggs are smaller in the North zone than in the Central and South zones and are exposed to warmer waters. These intrinsic and environmental characteristics might contribute to explain the egg mortality differences that, along with the differences in development times, are affected also by temperature.

In terms of large scale density-independent influences on egg mortality, ENSO variability did not correlate with egg mortality. We expected a positive correlation between ENSO and Z since previous studies showed impacts of ENSO on the upwelling ecosystem and on the availability of anchovy (Yañez *et al.* 2008; Soto-Mendoza *et al.* 2010). However, significant correlations occurred between Z and sea surface temperature, phytoplankton biomass and zonal wind, which seem a pattern associated with the large latitudinal gradient rather than *in situ* effects. The average pattern suggests that egg mortality is higher (lower) in the northern (southern) zone due to warmer (colder) waters, persistent (intermittent) upwelling and higher (lower) phytoplanktonic biomass. In addition, higher egg mortality was associated with higher egg production and large spawning

area. Higher egg production and spawning area could be associated with smaller egg size and higher fecundity of anchovy in the North zone. Higher fecundity of anchovy in the North is a consequence of small egg size and quality (Castro *et al.* 2009), and hence linked with higher mortality rate. In this way, temperature and phytoplankton biomass seem to be relevant for adults and then transpassed to eggs affecting a number of egg traits.

At smaller spatial scales, when correlation takes into account nested-data effects associated to each individual spawning area, the daily egg production and the zonal wind were correlated with Z only in the South zone. In this way, at the south zone, the anchovy spawning area seems to be configured spatially to other factors such as local retention and/or concentration to favor egg local development and survival. Retention and concentration processes favor aggregations of eggs (Canales and Leal 2009; Rojas *et al.* 2001; Cubillos *et al.* 2013), and hence affect the patchiness index. Interestingly, Z in the North zone showed a significant positive correlation with the patchiness index at the first development stages (Group A) and stages close to hatching (Group C), and in the Central zone, Z was positively correlated with patchiness index of Group A and B. In the South zone, instead, the correlations were negative for all egg developmental groups. Thus, while in the North zone factors favoring egg aggregations might be associated with high egg mortality, in the South zone, factors favoring egg patchiness seem to be those associated with decreased egg mortality.

The overall results of this study seem in agreement with observations on the contrasting distribution of eggs at the different areas. The distribution of the

spawn tends to occur offshore in the North zone (Claramunt *et al.* 2012), probably dispersed as a result of the constantly blowing upwelling-driver south winds, and in the south, the distribution of the spawn tends to be coastal due to surface water convergence and almost inexistent upwelling during the spawning season (Castillo-Jordán *et al.* 2010; Cubillos *et al.* 2007 (b)). Eggs are passive and distributed in the water column based on their buoyancy, and factors favoring either their concentration (fronts) or dispersion (transport) would determine their level of aggregation. These processes could be important for egg predation (McGurk 1986; Krautz *et al.* 2003). When incorporated into the anchovy reproductive strategies observed at each location, our results suggest that in the North zone, adults apparently adopt a strategy that favors dispersion and select placing their eggs in oceanic waters to avoid predators (i.e., gelatinous macrozooplankton and euphausiids) (Pavéz *et al.* 2006; Krautz *et al.* 2003). In the South zone, instead, female anchovy prefer to place their eggs in coastal shallow areas where they concentrate and where euphausiids and the gelatinous macrozooplankton are absent in winter (Castro *et al.* 2000). Thus, the differences in the daily egg mortality of anchovy are associated with the different reproductive strategies of adults, which in turn are conditioned also by maternal effects transferred to eggs (size and quality), and are tailored by local features among which aggregation or dispersion of eggs seem to play a major role. In the case of the anchovy *Engraulis ringens* along the Chilean Coast, our results show that while the daily egg mortality might be dependent of dispersive processes in the North spawning area, in the south zone they are more associated with concentration/retention processes.

Acknowledgments

BB thanks COPAS South-Austral CONICYT PIA PFB31 for the scholarship to studying the Master in Fisheries, University of Concepcion. We thank FIPA (Fondo de Investigación Pesquera) and IFOP (Instituto de Fomento Pesquero) for providing the egg data here used.

References

Alheit, J., & Ñiquen, M. (2004). Regime shift in the Humboldt Current ecosystem. *Progress in Oceanography*. 60, 201–222.

Arcos, D., Núñez, S., Castro, L., & Navarro, N. (1987). Variabilidad vertical de la clorofila en un área de surgencia frente a Chile central. *Investigación Pesquera, Valparaíso*. 34, 47-55.

Bernal, M., Borchers, D. L., Valdéz, L., Lanzós, A. L., & Buckland, S. T. (2001). A new ageing method for eggs of fish species with daily spawning synchronicity. *Can J Fisheries and Aquatic Sciences*. 58, 2330-2340.

Bertrand, A., Chaigneau, A., Peraltilla, S., Ledesma, J., Graco, M., Monetti, F., & Chávez, F. (2011). Oxygen: a fundamental property regulating pelagic ecosystem structure in the coastal southeastern tropical Pacific. *PLoS ONE* 6, e29558.

Braun, M., Valenzuela, V., Claramunt, G., Reyes, H., Pizarro, M., Cataste, V., Herrera, G., Moreno, P., Gaspar, C., & Díaz, E. (2005). Evaluación del

stock desovante de anchoveta I y II regiones Año 2005. Informe Final. Proyecto FIP N° 2005- 03: 1-155.

Bustos, C., Landaeta, M., & Balbontín, F. (2008). Spawning and early nursery areas of anchoveta *Engraulis ringens* Jenyns, 1842 in fjords of southern Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 43(2), 381-389.

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

Castillo-Jordán, C., Cubillos, L. A., & Navarro, E. (2010). Inter-cohort growth rate changes of common sardine (*Strangomera bentincki*) and their relationship with environmental conditions off central southern Chile. *Fisheries Research*. 105, 228-236.

Castro, L. R., & Hernandez, E., (2000). Early Life Survival of the Anchoveta *Engraulis ringens* Off Central Chile during the 1995 and 1996 Winter Spawning Seasons. *Transactions of the American Fisheries Society*. 129(5), 1107-1117.

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

Castro, L. R., Quiñones, R., Arancibia, H., Figueroa, D., Roa, R., Sobarzo, M., & Retamal, M. (1997). Áreas de desove de anchoveta y sardina común en la zona central. Fondo de Investigación Pesquera, Sub-Secretaría de Pesca, Informe final Proyecto FIP 96-11, Valparaíso, Chile.

Castro, L. R., Claramunt, G., Krautz, M. C., Llanos-Rivera, A., & Moreno, P. (2009). Egg trait variations in anchoveta *Engraulis ringens*: A maternal effect to changing environmental conditions in contrasting spawning habitats. *Marine Ecology Progress Series*. 381, 237-248.

Chavez, F. P., & Messié, M. (2009). A comparison of eastern boundary upwelling ecosystems. *Progress in Oceanography*. 83, 80–96.

Chávez, F. P., Ryan, J., Lluch-Cota, S. E., & Ñiquen, M. (2003). From anchovies to sardines an back: Multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science* 299, 217-221.

Claramunt, G., Cubillos, L., Braun, M., Serra, R., Canales, M., Sanchez, R., Flores, I., Moreno, G., Riquelme, K., Castillo, J., & Valero, C. (2007). Mejoramiento del Método de Producción Diaria de Huevos aplicado en pelágicos pequeños. Informe Técnico FIP 2006-38. 212pp.

Claramunt, G., Castro, L., Cubillos, L., Hirche, H., Perez, G., & Braun, M. (2012). Inter-annual reproductive trait variation and spawning habitat preferences of *Engraulis ringens* off northern Chile. *Revista de biología marina y oceanografía*. 47(2), 227-243.

Cubillos, L. A., Serra, R., Fréon, P. (2007) (a). Synchronous pattern of fluctuation in three anchovy fisheries in the Humboldt Current System. *Aquatic Living Resources*. 20, 69–76.

Cubillos, L. A., Ruiz, P., Claramunt, G., Gacitúa, S., Núñez, S., Castro, L., Riquelme, K., Alarcón, C., Oyarzún, C., & Sepúlveda, A. (2007) (b). Spawning, daily egg production, and spawning stock biomass estimation for

common sardine (*Strangomera bentincki*) and anchovy (*Engraulis ringens*) off central southern Chile in 2002. Fisheries Research. 86, 228-240.

Cubillos, L. A., Castro, L., Claramunt, G., & Navarro, E. (2015). Evaluación del stock desovante de anchoveta y sardina común entre la V y X Regiones. Año 2013. Informe Final FIP 2013-07.

Cubillos, L. A., Castro, L., Claramunt, G., & Navarro, E. (2013). Evaluación del stock desovante de anchoveta y sardina común entre la V y X Regiones. Año 2012. Informe Técnico FIP 2012-09: 1-96.

Correa-Ramirez, M., Hormazabal, S., & Morales, C. (2012). Spatial patterns of annual and interannual Surface chlorophyll-a variability in the Peru-Chile system. Progress in Oceanography. 92-95, 8-17.

Essig, R. J., and Cole, C. F. (1986). Methods of estimating larval fish mortality from daily increments in otoliths. Transactions of the American Fisheries Society. 115, 34-40.

Gómez, F. (2007). Variabilidad ambiental y pequeños pelágicos de la zona norte y centro-sur de Chile. Tesis Magíster en Ciencias, mención Pesquerías. Universidad de Concepción, Concepción, 90 pp.

Hormazabal, S., Shaffer, G., & Leth, O. (2004). Coastal transition zone off Chile. Journal of Geophysical Research-Oceans 109.

Krautz, M. C., González, M., & Castro, L. R. (2003). Detection of anchoveta (*Engraulis ringens*) eggs in euphausiid diets using immunoassays (ELYSA). Journal Experimental Marine Biology and Ecology. 294, 27-39.

Llanos, A., & Castro, L. R., (2004). Latitudinal and seasonal egg size variations of the anchoveta *Engraulis ringens* off the Chilean Coast. Fishery Bulletin. 102,207-212.

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

Lloyd, M. (1967). Mean crowding. Journal of Animal Ecology 36:1-30.

Lo, N.C.H. (1985). A model for temperature-dependent northern anchovy egg development. In: Lasker R (ed.), An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: application to the northern anchovy, *Engraulis mordax*. US Dep Commer, NOAA Tech Rep NMFS. 36, 43-50.

Marcotte, D. (1991). Cokrigage with MATLAB. Computers and Geosciences 17, 1265-1280.

McGurk, M. (1986). Natural mortality of marine pelagic fish eggs and larvae: role of spatial patchiness. Marine Ecology Progress Series. 34, 227-242.

McGurk, M. (1987). Natural mortality and spatial patchiness: reply to Gulland. Marine Ecology Progress Series. 39, 201-206.

Montecinos, A., & Gómez, F. (2010). ENSO modulation of the upwelling season off southern-central Chile. Geophysical Research Letters 37: L02708 1-4.

Moser, H. G., & Ahlstrom, E. H. (1985). Staging anchovy eggs. In: Lasker R (ed.), An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: application to the northern anchovy, *Engraulis mordax*. US Dep Commer, NOAA Tech Rep NMFS. 36, 37-41.

Morales, C. E., Braun, M., Reyes, H., Blanco, J. L., & Davies, A. G. (1996). Anchovy larval distribution in the coastal zone off northern Chile: the effect of low dissolved oxygen concentrations and of a cold-warm sequence (1990-95). *Investigaciones Marinas Valparaíso*. 24, 77-96.

Navarro, E., Schneider, W., & Letelier, J. (2004). Estimation of onshore-offshore transport of central Chile by means of maximum cross-correlation using satellite derived SST. *Gayana*. 68, 427-431.

Parrish, R. H., Bakun, A., Husby, D. M., & Nelson, C. S. (1983). Comparative climatology of select environmental processes in relation to eastern boundary current pelagic fish reproduction. In: Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources. G.D. Sharp y J. Csirke (Eds.), FAO Fishing Report. 291, 731-778.

Pavez, M., Castro, L., & Gonzalez, H.E. (2006). Across shelf predatory impact of *Pleurobrachia sp.* (Ctenophora) on the small-copepods community in the coastal upwelling zone off Mejillones, northern Chile: springs 2000–2002. *Journal Plankton Research*. 28, 115–129.

R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Rojas, P., Landaeta, M., & Ulloa, R. (2011). Eggs and larvae of anchovy *Engraulis ringens* off northern Chile during the 1997-1998 El Niño event. *Revista de biología marina y oceanografía*. 46(3), 405-419.

Santander, H., Alheit, J., & Smith, P. E. (1984). Estimación de la biomasa de la población desovante de anchoveta peruana, *Engraulis ringens*, en 1981 por aplicación del "Método de Producción de Huevos". Instituto del mar del Perú. Callao 8, 209-250.

Serra, R., Aguayo, M., Rojas, O., Cañón, J., & Inostroza, F. (1979). Anchoveta *Engraulis ringens* (Jenyns) Teleostomi Clupeiformes Engraulidae. En: CORFO-IFOP (eds). Estado actual de las principales pesquerías nacionales. Bases para un desarrollo pesquero: I Peces. AP 79-18: 1-52.

Smith, P. E., Flerx, W., & Hewitt, R. P. (1985). The CalCOFI vertical egg tow (CalVET) net. In: R. Lasker (ed.). An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: application to the northern anchovy, *Engraulis mordax*. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS 36: 27-32.

Soto-Mendoza, S., Castro, L., & Llanos-Rivera, A. (2010). Variabilidad espacial y temporal de huevos y larvas de *Strangomera bentincki* y *Engraulis*

ringens, asociados a la desembocadura del río Itata, Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 45(3): 471-487.

Stratoudakis, Y., Bernal, M., Ganiats, K., & Uriarte, A. (2006). The daily egg production methods: recent advances, current applications and future challenges. *Fish and Fisheries*. 7, 35-57.

Sobarzo, M., Bravo, L., Donoso, D., Garcés-Vargas, J., & Schneider, W. (2007). Coastal upwelling and seasonal cycles that influence the water column over the continental shelf off Central Chile, *Progress in Oceanography*. 75(3), 363–382

Valdivia, M., Chávez, R., & Oliva, M. (2007). Metazoan parasites of *Engraulis ringens* as tools for stock discrimination along the Chilean coast. *Journal of Fish Biology*. 70, 1504–1511.

Venables, W. N., & Ripley, B. D. (2002). *Modern Applied Statistics with S*, 4th ed. Springer-Verlag, NY.

Yáñez, E., Hormazábal, S., Silva, C., Montecinos, A., Barbieri, M. A., Valdenegro, A., Órdenes, A., & Gómez, F. (2008). Coupling between the environment and the pelagic resources exploited off northern Chile: ecosystem indicators and a conceptual model. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 36(2), 159-181.

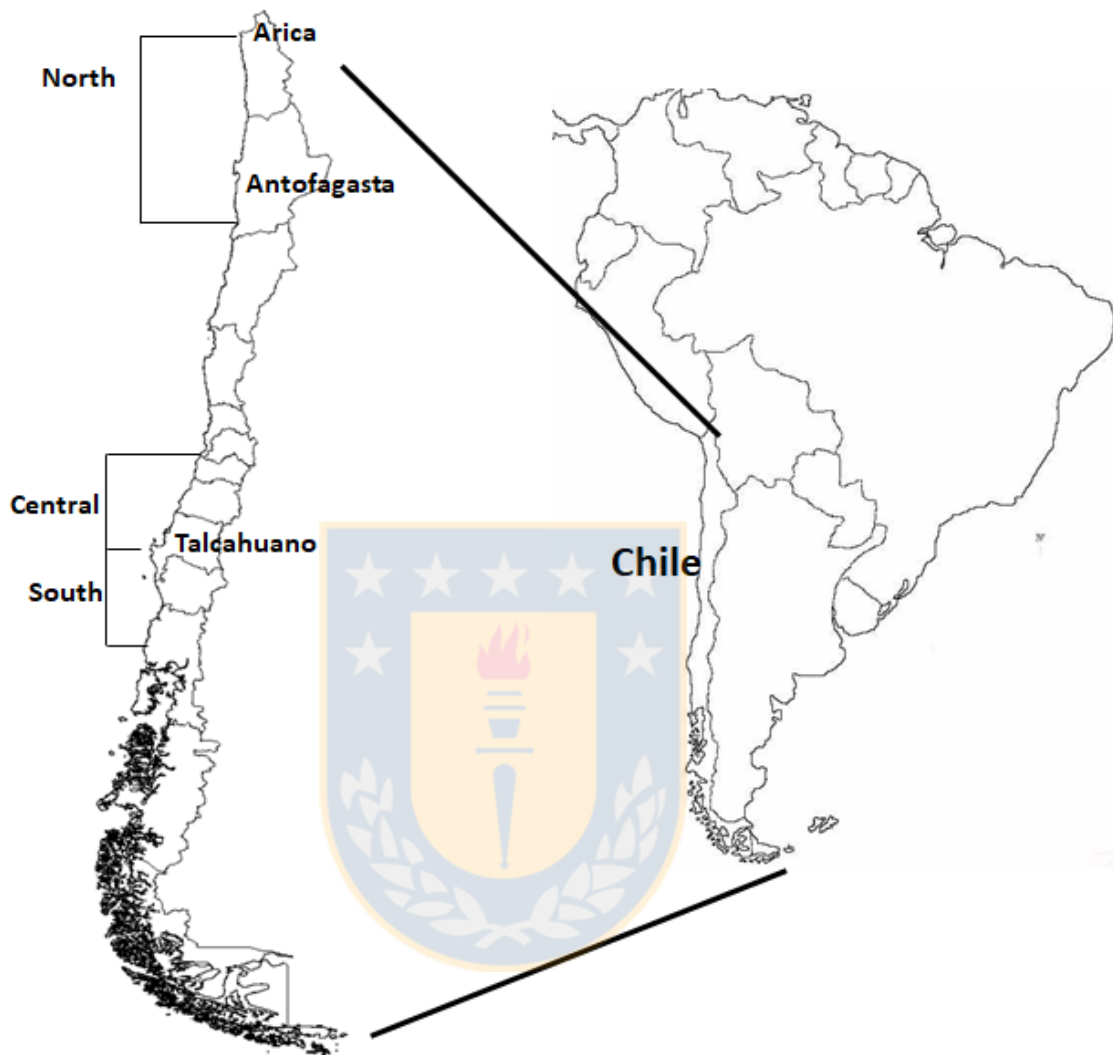


Figure 1. Study area showing the approximate boundaries of spawnin areas in the North ($18^{\circ}25'S-26^{\circ}03'S$), Central ($34^{\circ}30'S-37^{\circ}10'S$) and South ($38^{\circ}00'S-41^{\circ}20'S$) zones off Chile. Source: own elaboration.

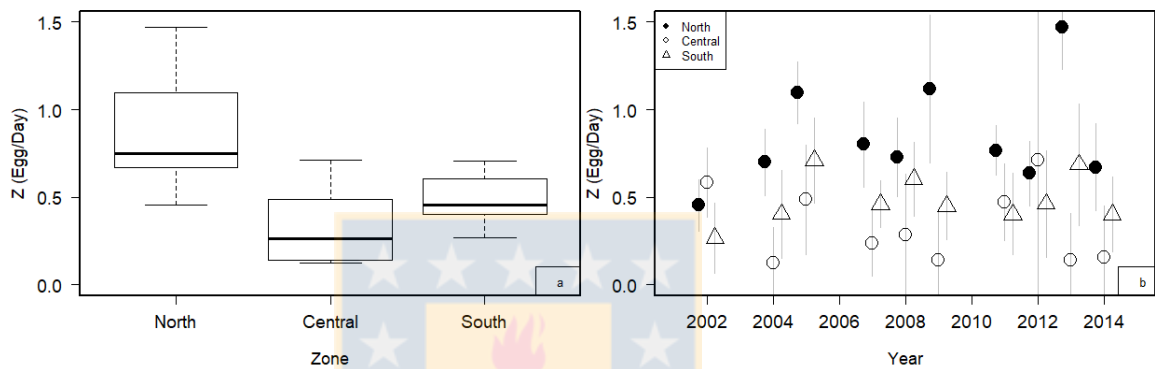


Figure 2. Time space comparison of the daily egg mortality rate (Z) of anchovy, among zones (a) and across years (b). In the boxplot, small bars represent minimum and maximum values, the horizontal borders of the box are first and third quartile, and the horizontal line inside the box is the median. The times series shows Z values and the standard error of the estimates. Source: own elaboration.

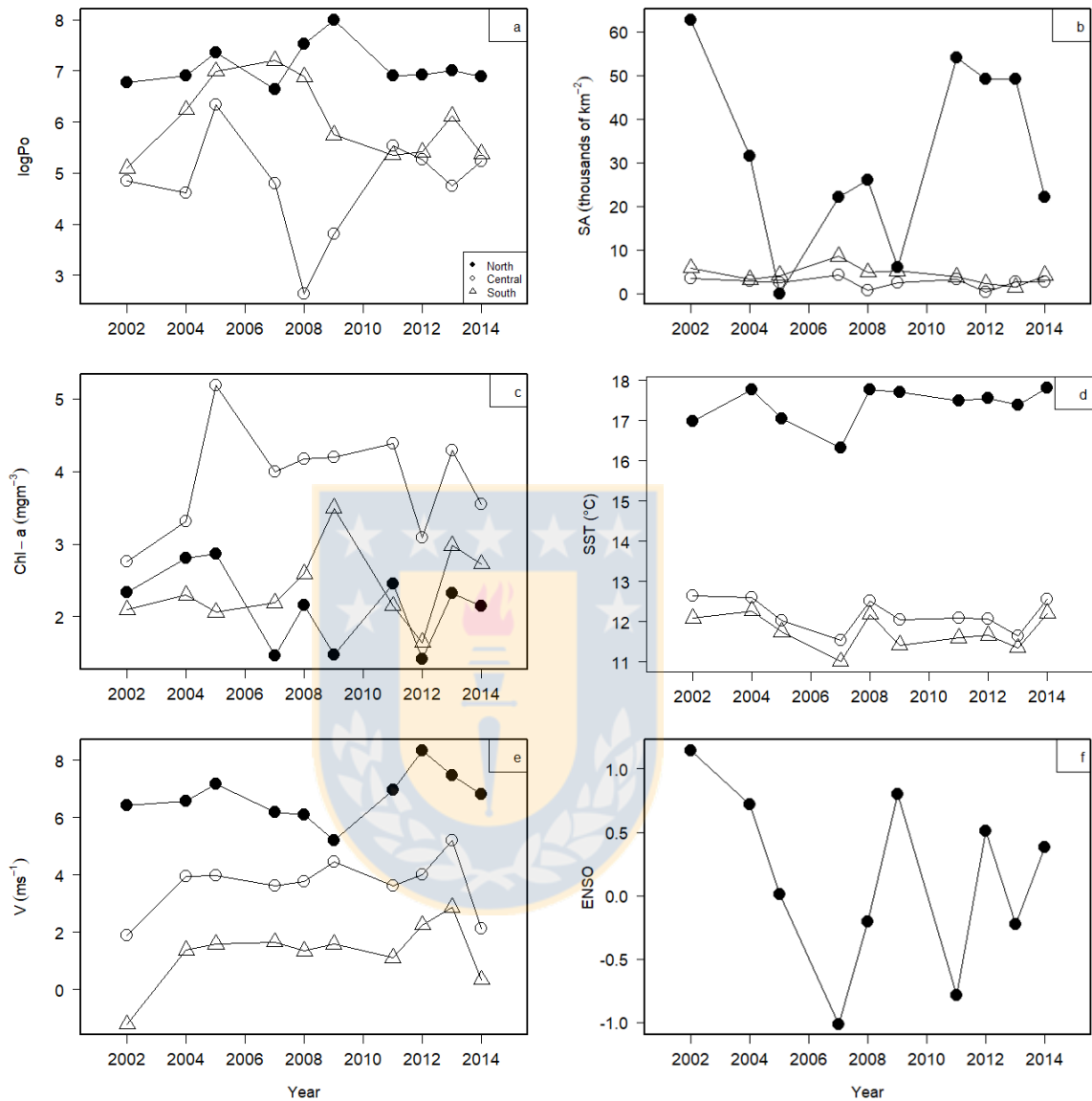


Figure 3. Time series of the logarithm of egg production (logPo) (a), spawning area (SA) (b), phytoplanktonic biomass (Chl-a) (c) Sea surface temperature (SST) (d); zonal wind 8V) (e) and ENSO index (f). Source: own elaboration.

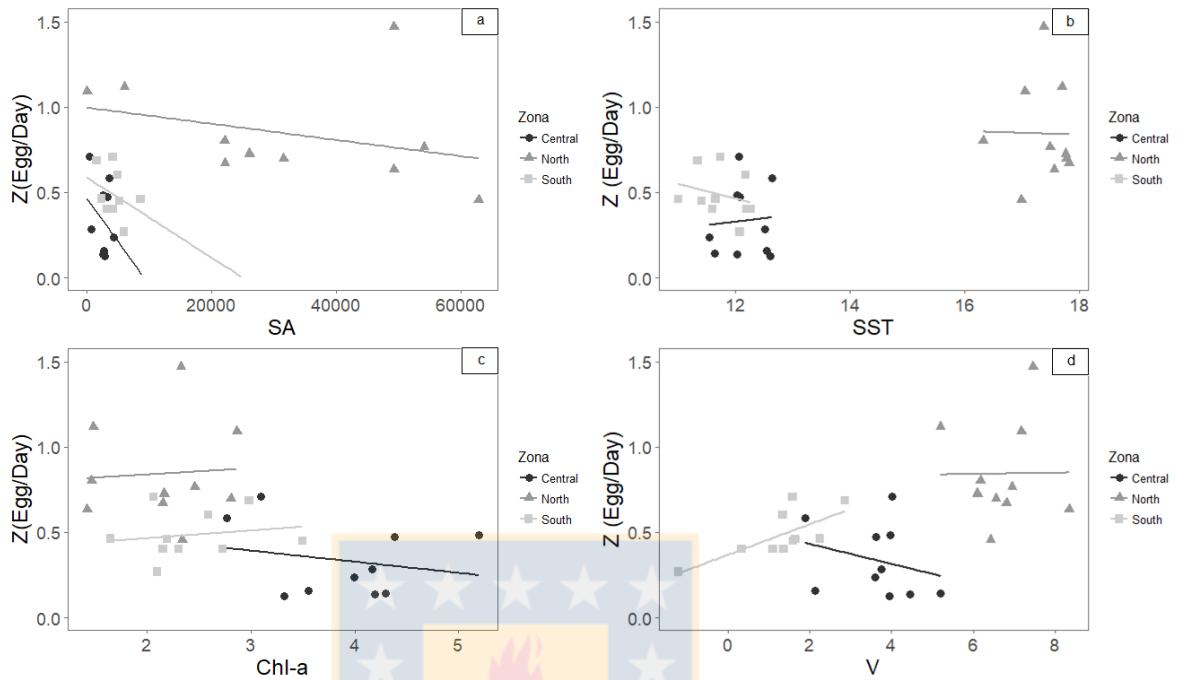


Figure 4 Bivariate relationships between daily egg mortality rate (Z) and covariables within each of the study zones (North, Central and South zones): Z vs. Spawning area (a), Z vs. Sea surface temperature (b), Z vs. Phytoplanktonic biomass (c); Z vs. Zonal wind (d). Source: own elaboration.

Table 1. Time series of the daily egg mortality rate of anchovy (Z) and its standard error (Std.Err.) across year (2002-2014) and zone (North, Central and South).

Year	Zone								
	North			Central			South		
	Z	StdErrZ	P	Z	StdErrZ	P	Z	E. Est.	P
2002	0.45	0.15	3.10	0.59	0.20	2.98	0.27	0.20	1.34
2004	0.70	0.19	3.70	0.13	0.20	0.62	0.40	0.25	1.60
2005	1.09	0.18	6.20	0.49	0.31	1.55	0.71	0.24	2.94
2007	0.80	0.24	3.29	0.24	0.19	1.26	0.46	0.13	3.43
2008	0.73	0.22	3.26	0.29	0.35	0.82	0.60	0.21	2.88
2009	1.12	0.42	2.65	0.14	0.28	0.49	0.45	0.19	2.35
2011	0.77	0.14	5.48	0.47	0.22	2.14	0.40	0.23	1.74
2012	0.64	0.18	3.46	0.71	0.87	0.82	0.46	0.30	1.52
2013	1.47	0.24	6.19	0.14	0.26	0.54	0.69	0.35	1.99
2014	0.67	0.25	2.73	0.16	0.29	0.55	0.40	0.21	1.88

Table 2. Matrix of Pearson's correlation of bivariate relationships between the daily egg mortality rate of anchovy (Z) and covariables, where logPo: logarithm of daily egg production, SA: spawning area, ENSO: El Niño-Southern Oscillation variability index, SST: sea surface temperature, Chl-a: phytoplanktonic biomass, V: zonal wind (Period 2002-2014, n=10).

Zone	logPo	SA	ENSO	SST	Chl-a	V
Total	0.71***	0.40*	-0.11	0.65***	-0.48**	0.50**
North	0.42	-0.33	-0.24	-0.02	0.10	0.01
Central	0.42	-0.28	0.11	0.07	-0.22	-0.27
South	0.65*	-0.33	-0.40	-0.26	0.17	0.71*

+P<0.05, *P<0.01, **P<0.001, ***P=0.00

Table 3. Matrix of Pearson's correlation of bivariate relationships between the daily egg mortality rate of anchovy (Z) and the Lloyd's patchiness index of Group A (early development stages), Group B (middle development stages), and Group C (development stages close to hatching) (Period 2002-2014, n=10).

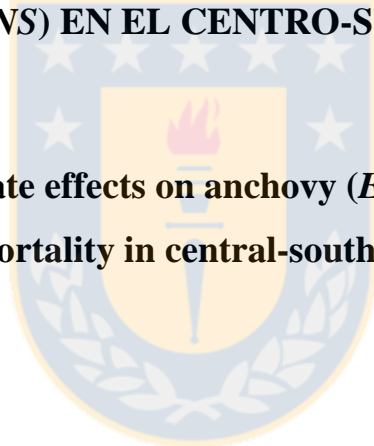
Zona	Group A (I-IV)	Group B (V-VIII)	Group C (IX-XI)
North	0.39*	0.16	0.37*
Central	0.33 ⁺	0.37*	-0.18
South	-0.45*	-0.36 ⁺	-0.45*

+P<0.05, *P<0.01, **P<0.001, ***P=0.00

CAPITULO II

EFFECTOS ESPACIALES Y COVARIABLES SOBRE LA TASA DE MORTALIDAD DIARIA DE ANCHOVETA (*ENGRAULIS RINGENS*) EN EL CENTRO-SUR DE CHILE.

Spatial and covariate effects on anchovy (*Engraulis ringens*) daily egg mortality in central-southern Chile.



Efectos espaciales y covariables sobre la tasa de mortalidad diaria de anchoveta (*Engraulis ringens*) en el centro-sur de Chile.

Spatial and covariate effects on daily anchovy (*Engraulis ringens*) egg mortality rate in central-southern Chile.

Blanca Bustos^{1,2}, Luis A. Cubillos², Gabriel Claramunt³, Leonardo R. Castro²

1 Programa Magister en Ciencias con mención en Pesquerías, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile. 2 COPAS Sur-Austral, Departamento de Oceanografía, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile. 3 Facultad de Recursos Naturales Renovables, Universidad Arturo Prat, Casilla 121, Iquique, Chile.

*Corresponding author: E-mail: bbustos@udec.cl

En preparación

Resumen

Se analizó la influencia de variables ambientales en la tasa de mortalidad diaria de huevos de anchoveta (*Engraulis ringens*, Jenyns, 1842) en las zonas centro (34°30'S-37°10'S) y sur (38°S-41°20'S) de Chile. Se utilizó datos de temperatura y salinidad a 10 metros y geolocalización (latitud, longitud y batimetría) y la abundancia de huevos por estadio de desarrollo de la base de datos generada por la aplicación del Método de Producción Diaria de Huevos, desde 2004 al 2014. Se utilizó modelos aditivos generalizados (GAM) para evaluar cambios en la producción de huevos con la edad de los huevos, considerando como variables independientes la posición (latitud, longitud), profundidad de fondo, salinidad y temperatura a 10 m. La densidad de huevos de anchoveta fue afectada por mortalidad asociada a la geolocalización (latitud, longitud y profundidad) principalmente, pero en años anómalos en la zona centro (2007 y 2008) y en la zona sur (2004) fue además afectada por las variables la temperatura. Sólo en el año 2014 y zona sur, la sobrevivencia de huevos fue afectada por la salinidad. Se obtuvo que el área de desove varía interanualmente y entre zonas por efectos espaciales en la mortalidad. Se sugiere evaluar la importancia relativa de cambios en la producción de huevos y mortalidad asociada a efectos espaciales y ambientales.

Palabras claves: Producción de huevos, Área de desove, variables ambientales, MPDH, pelágico pequeño, Chile.

Introducción

La anchoveta (*Engraulis ringens*) habita en el ecosistema de surgencia del Sistema de Corrientes de Humboldt (HCS) desde Zorritos en el norte de Perú (4°30'S) hasta Chiloé, en el sur de Chile (44°14'S) (Serra, 1983; Pauly & Tsukayama, 1987). Esta distribución está influenciada tanto por factores físicos como endógenos asociados con el desarrollo individual y/o los efectos de la interacción densodependiente con otras especies (Shima *et al.* 2002).

El desove ocurre en la época invernal cuando los eventos de surgencia son mínimos (Castro *et al.* 2009) lo que está relacionado con valores de turbulencia y transporte (Parrish *et al.* 1983), así como zonas de retención (Bakun 1996). En la zona centro-sur de Chile, el desove ocurre cuando se verifica una alternancia entre vientos norte y sur durante la transición de invierno a primavera (Cubillos *et al.* 2001; 2007). Además, en esta zona el desove es función de la geomorfología y batimetría del área (Castillo-Jordán *et al.* 2007). En la zona norte de Chile, el área de desove es función de la biomasa fitoplanctónica (Claramunt *et al.* 2012). Por otra parte, los ejemplares adultos de anchoveta utilizan diferentes tácticas reproductivas en respuesta a condiciones ambientales cambiantes, lo que podría ser resultado de un complejo conjunto de rasgos que forman parte de la estrategia reproductiva de adultos (Castro *et al.* 2000; Hernandez-Miranda *et al.* 2003; Claramunt *et al.* 2012).

Castro *et al.* (1997) identificaron dos zonas de desove de stock de anchoveta de la zona centro-sur de Chile. Estas zonas de desove estarían determinando

la sustentabilidad de la pesquería de anchoveta (Cubillos *et al.* 2007, 2013), y su extensión y cambios interanuales probablemente sujetas a condiciones ambientales que podrían estar determinando la sobrevivencia de huevos y larvas. Al respecto, el método de la producción diaria de huevos asume que la tasa de mortalidad es constante en el área de desove (Stratoudakis *et al.* 2006). Sin embargo, se desconoce si los efectos espaciales fijos asociados con la morfología del área y de co-variables ambientales características que se presentan en la zona de desove de la zona centro-sur de Chile (p.e., batimetría, temperatura y salinidad) podrían explicar la sobrevivencia de huevos y la distribución del desove.

Se esperaría que la tasa de mortalidad diaria de huevo no fuera homogénea en cada área de desove, ya que debe haber patrones de agregación distintos que van a estar favoreciendo (desfavoreciendo) a la menor tasa de mortalidad (mayor tasa de mortalidad) diaria de huevos de anchoveta en cada área de desove.

Hay pocos trabajos que demuestran que la tasa de mortalidad instantánea diaria de huevos varía espacialmente. El objetivo de este estudio es determinar la importancia del efecto espacial (geolocalización y batimetría) y de algunas co-variables como temperatura y salinidad, sobre la tasa de mortalidad diaria de huevos de anchoveta al interior de una zona de desove.

Metodología

Área de estudio y fuente de datos e información

El área de estudio está referida a los límites que definen el área de desove de las zonas central y sur en Chile (Figura 1), según el diseño de muestreo de los cruceros de evaluación con el método de la Producción Diaria de Huevos en el periodo 2004-2014. En este estudio se utilizó los datos de densidad de huevos (huevos/0.05m²), por estadio de desarrollo de anchoveta, temperatura y salinidad a 10 m. Se solicitó autorización al Fondo de Investigación Pesquera y Acuicultura (FIPA) (<http://www.fipa.cl>).

En cada estación y lance de red se registró el número de transecta, estación, fecha, hora, posición geográfica, profundidad de fondo, tipo de arrastre, red planctónica utilizada, cantidad de cable arriado, ángulos de cable y duración del lance (tiempo de arriado y virado). Una vez a bordo, las muestras de zooplancton fueron preservadas en una solución de formalina al 10% de agua de mar neutralizada con bórax (tetraborato de sodio).

Además, en cada estación se obtuvo un perfil de temperatura y salinidad mediante una sonda oceanográfica CTD de registro continuo. Los lances hidrográficos se realizaron hasta 100 metros de profundidad o hasta 10 metros del fondo, según la profundidad de fondo.

Área de crucero y de desove

El área de crucero y área de desove se determinó utilizando un radio de búsqueda equivalente a la mitad de la distancia entre transectas y estaciones, tal que permitirá trazar circunferencias conectadas entre sí alrededor de cada estación utilizando paquete “geofun” y “spatstat” para el lenguaje de programación R (R Core Team 2018). Este método permite conocer el área exacta representada por cada estación de muestreo, ya que es importante que la producción de huevos sea medida en unidades de individuos por m² por día, así el área de mar superficial representada por cada estación se necesita para obtener una estimación de la producción diaria en el área total del crucero.

Efectos de variables fijas y co-variables ambientales en la mortalidad de huevos

Con el objeto de evaluar el efecto de factores fijos, representadas por la estación de muestreo y la profundidad de fondo (batimetría), y variables representadas por la temperatura y salinidad a 10 m, se utilizó la metodología descrita por Bernal *et al.* (2011). Esta consiste en evaluar la distribución espacial de la densidad de huevos en función de su edad (horas) y factores asociadas a la edad que podrían afectar a la tasa de mortalidad diaria de huevos en forma aditiva. Se utilizó modelos aditivos generalizados (GAM) disponibles en el paquete ‘mgcv’ de Wood (2006) para R (R Core Team 2018). La posición (latitud, longitud) de cada estación tiene importancia en términos de interacción, mientras que la profundidad de

fondo es otra factores fijos que puede estar influyendo en procesos oceanográficos relacionados con la retención o no de huevos. A su vez, la temperatura tiene importancia en el desarrollo y mortalidad de los huevos; mientras que la salinidad podría ser un indicador de mezcla de aguas.

El modelo general que permite utilizar co-variables de la edad en la función de sobrevivencia de huevos supone que tanto la tasa de mortalidad total que impacta globalmente sobre todas las cohortes es conocida, y que la producción diaria de huevos es constante en toda el área de desove. La probabilidad de supervivencia es una función exponencial de la edad, expresada en términos del lenguaje de programación R, es:

$$E[N_t] = g^{-1}(\text{offset}(\log(a) - Zt) + s(x_1, \text{by} = Z) + \dots + s(x_n, \text{by} = Z)) \quad (1)$$

donde $E(N_t)$ es el valor esperado de la abundancia de huevos a la edad t , g^{-1} es la función de enlace que contiene al predictor lineal, y que incluye el área efectiva de la boca de red (a) menos la tasa global de mortalidad total de huevos (Z), más los suavizadores spline de las co-variables que impactan a la tasa de mortalidad total (Z , pendiente del modelo). La función de enlace fue el logaritmo para la función de distribución Poisson con sobredispersión como una aproximación a la distribución binomial negativa. La Ecuación (1) representa la ecuación de sobrevivencia exponencial negativa, donde la para los fines de este estudio se puede representar por:

$$N_t = P_0 e^{(-Zt + Lon*Lat*Z*t + D*Z*t + Amb*Z*t)} \quad (2)$$

donde P_0 es la producción diaria de huevos, Z es la tasa instantánea de mortalidad total, t es la edad de la cohorte de huevos y $Lon*Lat*Z*t$ son efectos cruzados de la posición de las estaciones con la mortalidad y la edad (co-efecto fijo), $D*t$ es el efecto cruzado de la profundidad con Z , y $Amb*Z*T$ representa la co-varianza ambiental (temperatura o salinidad a 10 m) con Z y la edad.

El ajuste de los modelos se realizó en orden jerárquico, considerando primero los efectos de posición de las estaciones ($Long=x$, $Lat=y$), después se agregó la profundidad de fondo (D), posteriormente la temperatura (T_{10}) y por último la salinidad (S_{10}) a 10 m (Tabla 1). Posteriormente, se seleccionó el modelo que presentó la devianza explicada más alta para cada año. Debido a que contienen un parámetro de sobredispersión que modifica la función de verosimilitud, no se puede obtener el Criterio de Información de Akaike (AIC) de Akaike (1974). No obstante, se utilizó cuasi-AIC (QAIC) como una métrica que permitió una mejor selección de modelos. QAIC es un criterio de selección de modelos utilizado como los análogos cuasi probabilísticos de AIC y AICc para modelar datos sobredispersado o datos binarios (Lebreton *et al.* 1992).

Una vez seleccionado el mejor modelo en cada año y zona, se procedió a realizar una predicción espacial de la sobrevivencia de la producción de huevos después de 24 horas para aquellos modelos que destacaron por desviarse del patrón común que explica la distribución de huevos sobrevivientes. La predicción espacial generó un mapa de distribución del desove, que sólo se explica por la sobrevivencia de huevos debida a la mortalidad global y los efectos de las co-variables que participan en el modelo, por ejemplo en el caso de la profundidad de fondo:

$$\log N_{t=24} = \log P_o - Z(t = 24) + Z(t = 24)D \quad (3)$$

Con propósitos comparativos, el análisis estadístico se realizó utilizando los cruceros en que los datos estuvieron disponibles simultáneamente para las dos zonas de desove (Centro y Sur), y fueron los años 2004, 2005, 2007 a 2009, 2011, 2013 y 2014 (8 cruceros por 2 zonas).

Resultados

De los ocho modelos obtenidos, el modelo M1 que consideró una estimación de la tasa de mortalidad total sin efectos espaciales (no espacial) no fue

seleccionado en ningún caso (Tabla 2). El modelo más recurrente fue el modelo M6, el cual consideró efectos espaciales no lineales asociados con la longitud y latitud ($s(x,y|Age)$) y la profundidad ($s(D|Age)$) tanto en la zona centro (años 2004, 2011 y 2013) como en la zona sur (años 2005, 2007, 2008, 2009, 2011 y 2014, Tabla 2).

El modelo M2, sólo con el factor latitud y longitud, explicó mejor los años 2005 y 2009 en que la abundancia de huevos fue baja. El modelo M8, con el factor latitud, longitud y salinidad representó las condiciones del año 2014; además, logró la devianza explicada más alta de todos los modelos evaluados (Tabla 2). El modelo M4, con el factor temperatura, fue importante sólo en el año 2008 (Tabla 2).

En la zona sur el modelo M6, con el factor latitud, longitud y profundidad, fue el modelo que mejor representó la variación en el área de desove en la serie, desde el 2005 al 2011 y el año 2014. El modelo M7, con el factor latitud, longitud y temperatura sólo en el año 2004 y el modelo M3 sólo con el factor de profundidad en el año 2013.

Los efectos de temperatura, salinidad y profundidad en los modelos seleccionados se muestran en la Figura 2. La temperatura influyó positivamente en la sobrevivencia de huevos de la zona centro en 2004 (Figura 2a), mientras que la salinidad tuvo un efecto negativo en la sobrevivencia de huevos en 2014 (Figura 2b). La profundidad influyó

negativamente en la sobrevivencia de huevos de la zona centro en 2007 (Figura 2c); y positivamente en el caso de la zona sur, año 2008 (Figura 2d)

La distribución de huevos que sobrevivieron después de 24 horas, mostró una distribución homogénea y baja en el año 2004, con focos de menor densidad. En los años 2005 y 2007 se observó un núcleo de sobrevivencia de huevos distribuidos al norte del Golfo de Arauco y otro entre punta Nogume y Dichato (Figura 3). En los años 2008, 2009 y 2011 el núcleo de sobrevivencia se ubicó en el centro de la bahía Rocuant hacia el océano. En el año 2013 la mayor sobrevivencia de huevos se distribuyó en el Golfo de Arauco, cerca de Punta Lavapies y frente a Nugurne y Dichato. El año 2014, se registraron 2 núcleos de sobrevivencia, uno de larga extensión desde Constitución a Dichato, y otro en el Golfo de Arauco (Figura 3).

En la zona sur, la sobrevivencia de huevos después de 24 horas mostró una distribución frente de Queule en 2004. En el año 2005, la sobrevivencia del desove se concentró frente a la Isla mocha, frente de Quidico, con un foco de menor extensión frente de Queule y uno al norte de punta Valera. El año 2007, los principales centros de sobrevivencia se ubicaron frente a la Isla Mocha, al sur de Quidico y otro centro de mayor extensión entre Tirúa y punta Valera. El año 2008, el desove se extendió a lo largo del borde costero y la mayor concentración del desove se obtuvo frente de Tirúa. En el año 2009, se encontraron 3 centros de desove uno al frente de Isla Mocha, el otro entre Tirúa y Queule y otro frente entre punta Valera y Mehuín. El año 2011 el desove fue homogéneo a lo largo del borde costero en la zona sur. En los

años 2013 y 2014, se encontró un centro de sobrevivencia frente a puerto Saavedra y otro ubicado entre Tirúa y Mehuín (Figura 4).

Discusión

El objetivo de este estudio fue determinar la importancia del efecto espacial (geolocalización y profundidad de fondo) y de las co-variables temperatura y salinidad en la sobrevivencia de huevos de anchoveta. Se utilizó la técnica GAM (Wood, 2006) modificada para tomar en cuenta interacción con la pendiente de los suavizadores spline, asumiendo un intercepto fijo que representa una producción diaria de huevos constante, P_0 , en el área de estudio (Bernal *et al.* 2011). Este supuesto es cuestionable, toda vez que P_0 podría variar espacialmente (Bernal *et al.* 2011) en función de la distribución del desove impuesto por la distribución y preferencias de las hembras desovantes. No obstante lo anterior, es factible que fuentes de variación fijas asociadas a las características fisiográficas del área de desove determinen zonas donde la sobrevivencia de huevos sea favorecida también.

En este contexto, el la latitud, longitud y profundidad (M6) fue el más recurrente y se ajustó mejor a la abundancia por edad en términos de la devianza explicada y QAIC. Este modelo consideró la interacción latitud-longitud y la profundidad de fondo. Estos resultados concuerdan con lo encontrado por Castillo-Jordan *et al.* (2007) para explicar la distribución de

la densidad de huevos, indicando que las zona de desove están restringidas al sector más costero (<75 m de profundidad) y con una moda en alrededor de 50 m de profundidad.

No obstante, la temperatura también fue un factor ambiental importante en determinar la mortalidad de huevos de anchoveta en algunos años, particularmente en los años 2007 (Modelo M7) y 2008 (Modelo M4) en la zona central; y en el año 2004 (Modelo M7) en la zona sur. El año 2004 y 2007 fueron años fríos, influenciados por eventos La Niña de fuerte magnitud, lo que determinó condiciones más frías de lo normal en la zona centro-sur de Chile. En estos años, las condiciones frías tuvieron un efecto positivo en la sobrevivencia de la corte de huevos. Sin embargo Pepin (1991) y Ottersen *et al.* (2001) demuestran un una relación positiva y significativo en las tasas de crecimiento de huevos y larva de peces y la sobrevivencia con la temperatura.

En general, excepto en los años de valores extremos las variables como la temperatura o salinidad no fueron determinantes en explicar la sobrevivencia de las cohortes de huevo, situación que coincide con resultados de Claramunt *et al.* (2012) y Bustos *et al.* (Capítulo I). Sin embargo, factores como el grado de agregación de los parches de huevos tienen una relación con la mortalidad de huevos, de tal manera que es probable que la estrategia reproductiva de las hembras desovantes involucra aprovechar las zonas en que se dan las condiciones aptas para el desarrollo y sobrevivencia de los huevos, las que

se darían principalmente donde las hembras ya desovaron anteriormente (Castro *et al.* 2005).

Sólo en el año 2014 se observó que la salinidad fue importante para la sobrevivencia de huevos. Esta situación se pudo deber a que en ese año hubo una evento La Niña moderada, lo que pudo implicar menor pluviosidad y menor aporte de agua dulce, aumentando la salinidad en capa más superficial de la columna de agua (Schneider *et al.* 2017). Núñez *et al.* (1995) detectaron una correlación positiva entre las concentraciones de huevos y larvas de anchoveta con la salinidad. Sin embargo, ésto solamente se obtuvo para un año, en el resto de los años y las zonas la salinidad no fue una variable o factor ambiental que determine la sobrevivencia o área de desove (Castro *et al.* 1997; Cubillos *et al.* 2005 y 2006; Soto-Mendoza *et al.* 2010).

La latitud, longitud y la profundidad son los factores más importantes en los resultados de este trabajo, aunque los efectos en el centro para el año 2007 fueron negativos y en la zona sur año 2008 fueron positivos. Esto podría estar relacionado con los resultados de Bustos *et al.* (Capítulo I), quienes concluyeron que el uso del espacio local es un factor importante en la estrategia del desove de anchoveta, para aumentar la sobrevivencia de los estadios tempranos. En la zona norte de Chile, la estrategia de los adultos desovantes sería dispersar el desove, mientras que en la zona sur sería la concentración y la agregación para favorecer la sobrevivencia de huevos en lugares específicos que favorecerían el desarrollo y la sobrevivencia de

huevos. Los centros de desove varían su concentración interanualmente y entre la zona centro y sur y está limitada a la zona costera. Esto coincide con lo obtenido por Soto-Mendoza *et al.* (2010) quienes mostraron los huevos tienden a concentrarse hacia la costa.

Se concluye que el área de desove estaría determinada principalmente en los presentes modelos por sitios de desove recurrentes asociados a profundidades someras. Sólo en años anómalos fríos, la temperatura podría ser determinante para la sobrevivencia del desove de anchoveta.

Agradecimientos

Blanca Bustos agradece la beca otorgada por COPAS Sur-Austral CONICYT PIA PFB31 para cursar estudios del Programa de Magister en Ciencias con mención en Pesquerías de la Universidad de Concepción. Asimismo, los autores agradecen al Fondo de Investigación Pesquera por facilitar los datos utilizados en este estudio.

Bibliografía

Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Trans Autom Control AC*. 19, 716–723

Bernal, M., Borchers, D. L., Valdéz, L., Lanzós, A. L., & Buckland, S. T. (2001). A new ageing method for eggs of fish species with daily spawning synchronicity. *Can J Fisheries and Aquatic Sciences*. 58, 2330-2340.

Bustos, B., Cubillos, L., Castro L., & Claramunt, G., (enviado). Daily egg mortality of anchovy (*Engraulis ringens*) in spawning zones along the Chilean coast. *Journal of Applied Ichthyology*.

Bakun, A., (1996). Patterns in the ocean. Ocean processes and marine population dynamics. University of California Sea Grant, California, USA, in cooperation with Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, La Paz, Baja California Sur, Mexico. 323 pp.

Castillo–Jordán, C., Cubillos L., & Paramo, J. (2007). The spawning spatial structure of two co–occurring small pelagic fish off central southern Chile in 2005. *Aquat. Living Resour.* 20, 77–84.

Castro, L., Quiñones, R., Arancibia, H., Figueroa, D., Roa, R., Sobrazo M., & Retamal, M. (1997). Áreas de desove de anchoveta y sardina común en la zona central. Informe Final. Proyecto FIP-IT/96-11, 1-115.

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

Castro, L., Fréon, P., Van der Lingen, C., & Uriarte, A. (2005). Recommendations from the discussion session: Characterizing spawning habitat. Report of the SPACC Meeting on Small Pelagic Fish Spawning

Habitat Dynamics and the Daily Egg Production Method (DEPM). GLOBEC Report 22, 1-107.

Castro, L. R., Claramunt, G., Krautz, M. C., Llanos-Rivera, A., & Moreno, P. (2009). Egg trait variations in anchoveta *Engraulis ringens*: A maternal effect to changing environmental conditions in contrasting spawning habitats. *Marine Ecology Progress Series*. 381, 237-248.

Claramunt, G., Castro, L., Cubillos, L., Hirche, H., Perez, G., & Braun, M. (2012). Inter-annual reproductive trait variation and spawning habitat preferences of *Engraulis ringens* off northern Chile. *Revista de biología marina y oceanografía*. 47(2), 227-243.

Cubillos, L., Arcos, D., Bucarey, D., & Canales, M. (2001). Seasonal growth of small pelagic fish off Talcahuano, Chile (37°S, 73°W): a consequence of their reproductive strategy to seasonal upwelling? *Aquat. Living Resour.* 14, 115–124.

Cubillos, L., Castro, L., & Oyarzún, C. (2005). Evaluación de stock desovante de anchoveta y sardina común entre la V y X Regiones, año 2004. Informe Final. Proyecto FIP 2004-03, 1-130.

Cubillos, L., Castro, L., Claramunt, G., & Oyarzún, C. (2006). Evaluación de stock desovante de anchoveta y sardina común entre la V y X Regiones, año 2005. Informe Final. Proyecto FIP 2005-02, 1-147.

Cubillos, L. A., Ruiz, P., Claramunt, G., Gacitúa, S., Núñez, S., Castro, L., Riquelme, K., Alarcón, C., Oyarzún, C., & Sepúlveda, A. (2007). Spawning, daily egg production, and spawning stock biomass estimation for common

sardine (*Strangomera bentincki*) and anchovy (*Engraulis ringens*) off central southern Chile in 2002. Fisheries Research. 86, 228-240.

Cubillos, L. A., Castro, L., Claramunt, G., & Navarro, E. (2013). Evaluación del stock desovante de anchoveta y sardina común entre la V y X Regiones. Año 2012. Informe Técnico FIP 2012-09:,1-96.

Hernández-Miranda, E., Palma, A. T., & Ojeda, F. P. (2003). Larval fish assemblages in nearshore coastal waters off central Chile: temporal and spatial patterns. Estuarine, Coastal and Shelf Science 56, 1075-1092.

Núñez, S., Cubillos, L., Arcos, D., Urrutia, A., Troncoso, V., Véjar, F., Landaeta, M., Quiñones, R., Pacheco, A., Muñoz, H., & Braun, M. (1995). Condiciones oceanográficas que inciden en el reclutamiento de los recursos anchoveta y sardina común en la VIII Región. Informe Final. Proyecto FIP-IT/95-11, 1-473.

Lebreton J, Burnham, K., Clobert, J., & Anderson, D. (1992) Model survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. Ecol Monogr 62(1), 67–118

Pauly, D., & Tsukayama, I. (1987). The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change. ICLARM Studies and Reviews 15, IMARPE, Callao, Perú, GTZ, Federal Republic of Germany; and ICLARM, Manila, Philippines, 351 pp.

Parrish, R. H., Bakun, A., Husby, D. M., & Nelson, C. S. (1983). Comparative climatology of select environmental processes in relation to eastern boundary current pelagic fish reproduction. In: Proceedings of the

expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources. G.D. Sharp y J. Csirke (Eds.), FAO Fishing Report. 291, 731-778.

Pepin, P. (1991). Effect of temperature and size on development, mortality, and survival rates of the pelagic early life history stages of marine fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48, 503–518.

R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Serra, J. R., (1983). Changes in abundance of pelagic resources along the Chilean Coast. FAO Fish Rep. 291, pp. 255–281.

Schneider, W., Donoso, D., Garcés-Vargas, J., & Escribano, R. (2017). Water-column cooling and sea surface salinity increase in the upwelling region off central-south Chile driven by a poleward displacement of the South Pacific High. *Progress in Oceanography*. 151, pp. 38-48

Shima M., Babcock-Hollowed, A., & VanBlaricom, G. R., (2002), Changes over time in the spatial distribution of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) in the Gulf of Alaska, 1984–1996. *Fish. Bull.* 100, 307–323.

Soto-Mendoza, S., Castro, L., & Llanos-Rivera, A. (2010). Variabilidad espacial y temporal de huevos y larvas de *Strangomera bentincki* y *Engraulis ringens*, asociados a la desembocadura del río Itata, Chile. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 45(3), 471-487.

Stratoudakis, Y., Bernal, M., Ganias, K., & Uriarte, A. (2006). The daily egg production methods: recent advances, current applications and future challenges. *Fish and Fisheries*. 7, 35-57.

Ottersen, G., Planque, B., Belgrano, A., Post, E., Reid, P. C., & Stenseth, N. Ch. (2001). Ecological effects of the North Atlantic oscillation. *Oecologia*, 128, 1–14.



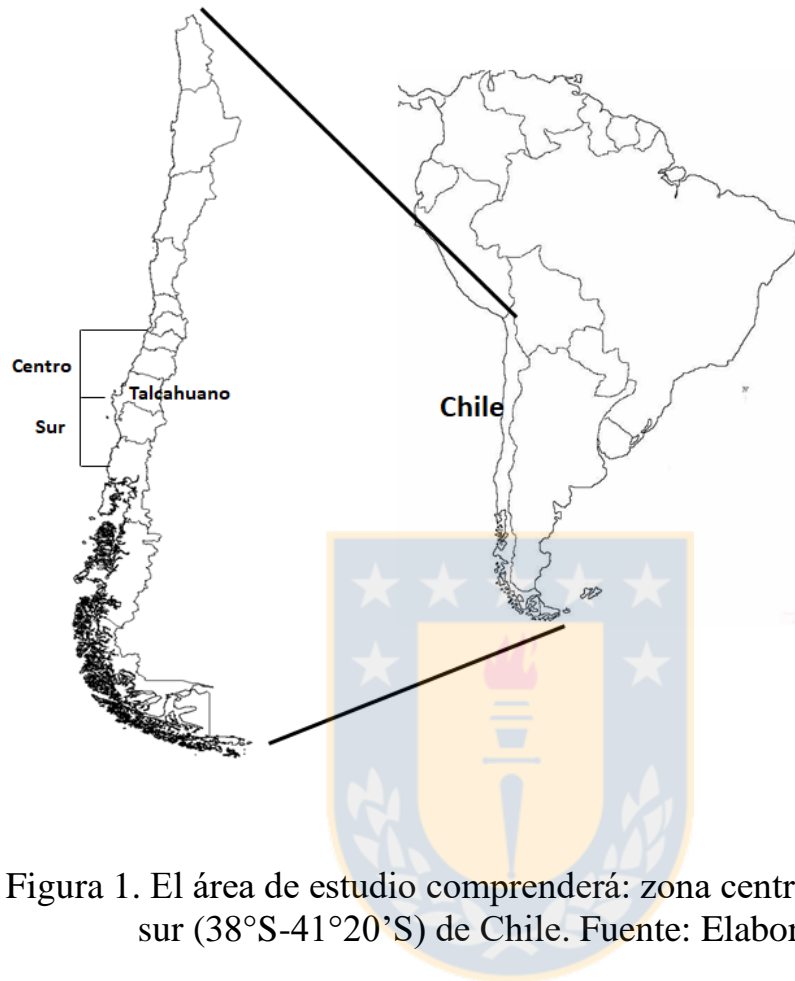


Figura 1. El área de estudio comprenderá: zona centro ($34^{\circ}30'S-37^{\circ}10'S$) y sur ($38^{\circ}S-41^{\circ}20'S$) de Chile. Fuente: Elaboración propia.

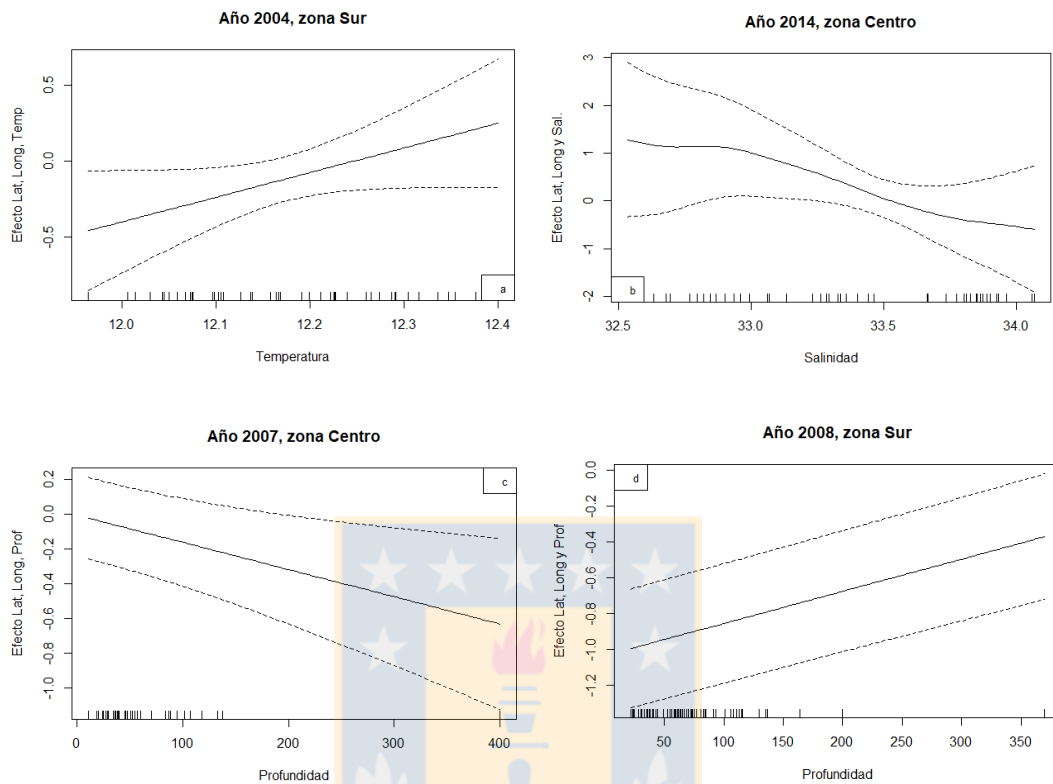


Figura 2. Efectos de los factores sobre las variables. a) efecto de la latitud, longitud y temperatura (modelo M7) para el año 2004, zona sur. b) efecto de latitud, longitud y salinidad (modelo M8) para el año 2014, zona centro. c) efecto de latitud, longitud y profundidad (modelo M6) para el año 2007, zona centro. d) efecto de latitud, longitud y profundidad (modelo M6) para el año 2008, zona sur. Fuente: Elaboración propia.

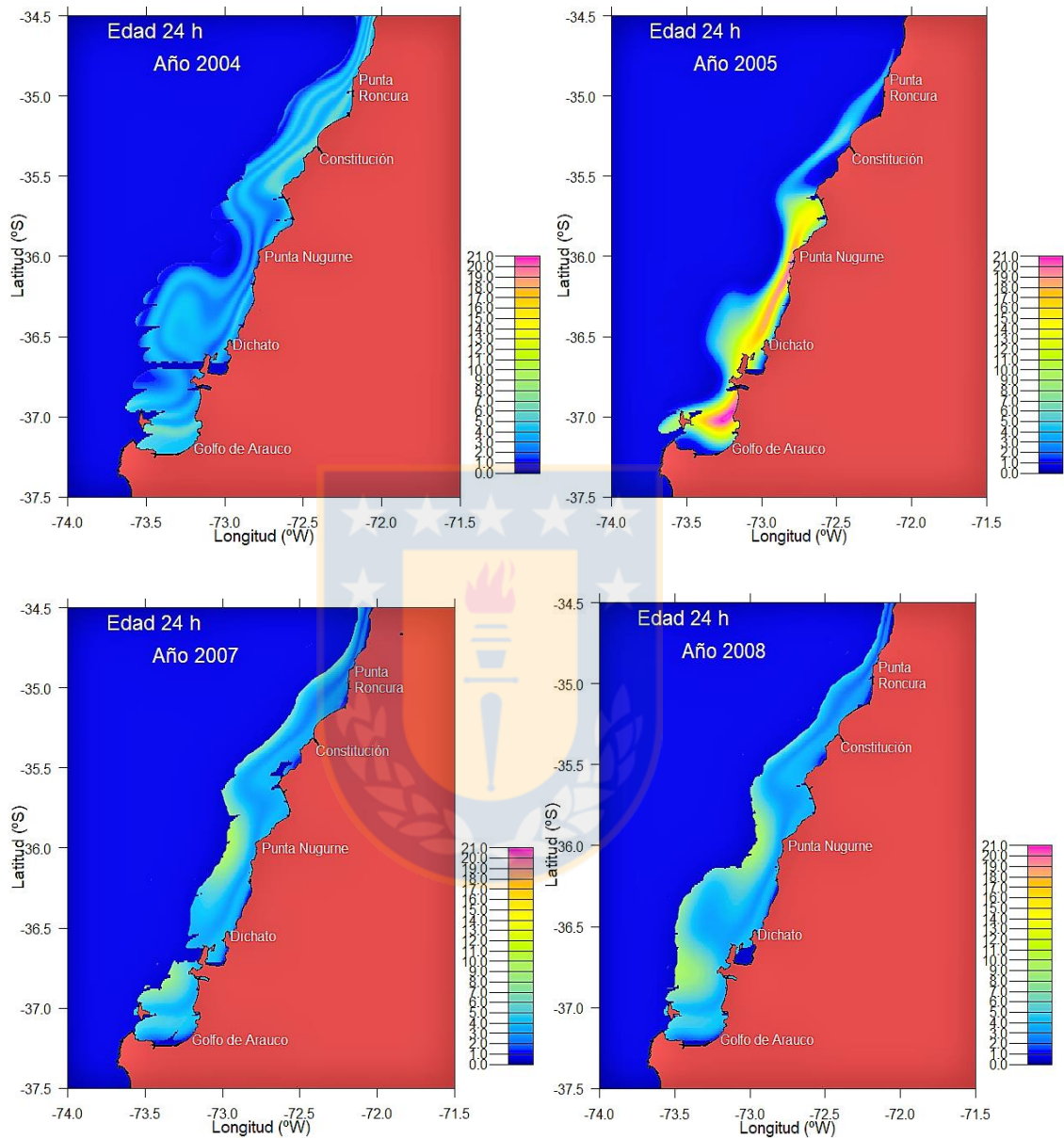


Figura 3. Estimación anual del área de desove de la anchoveta en la zona centro. Fuente: Elaboración propia.

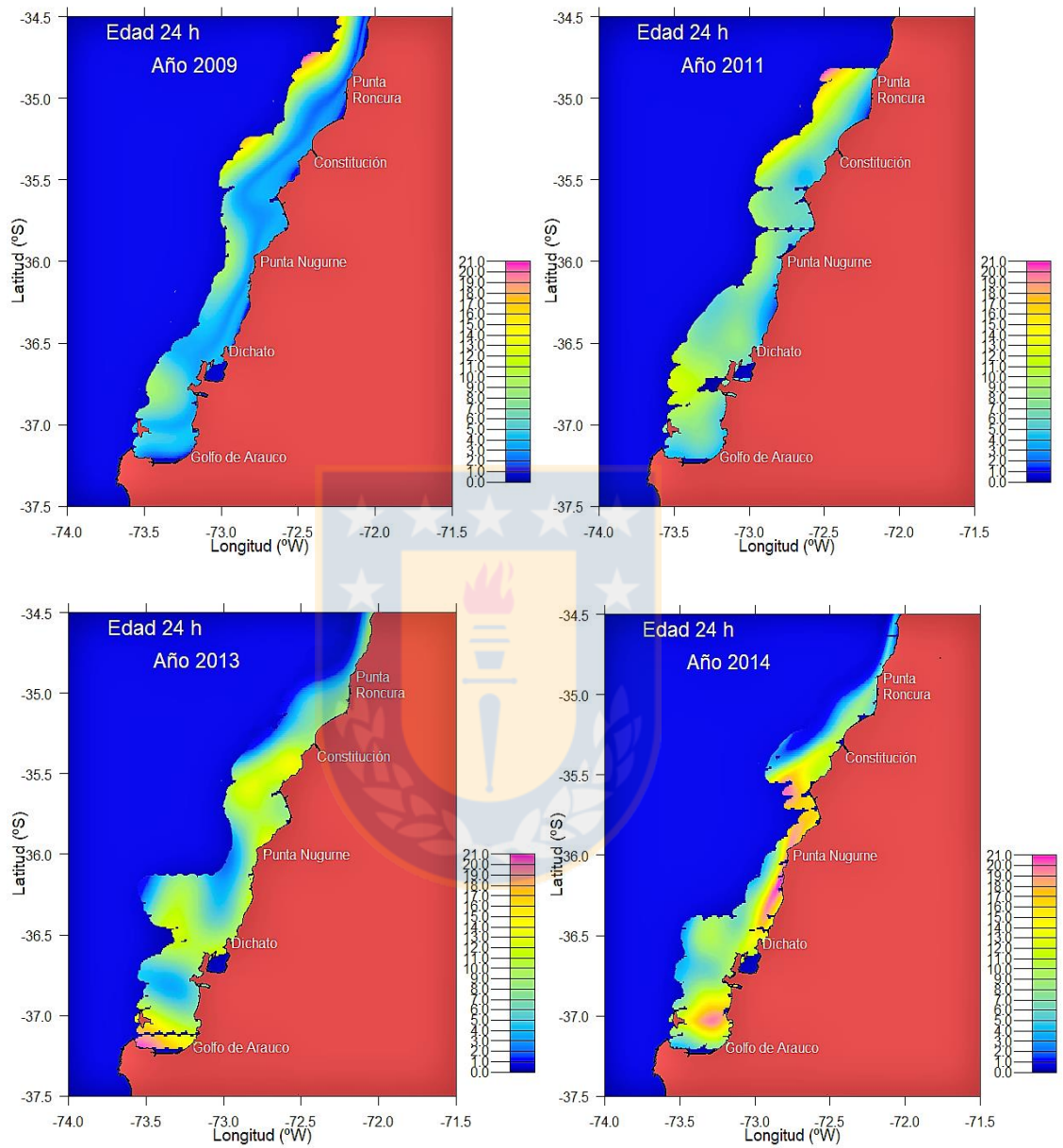


Figura 3. Continuación.

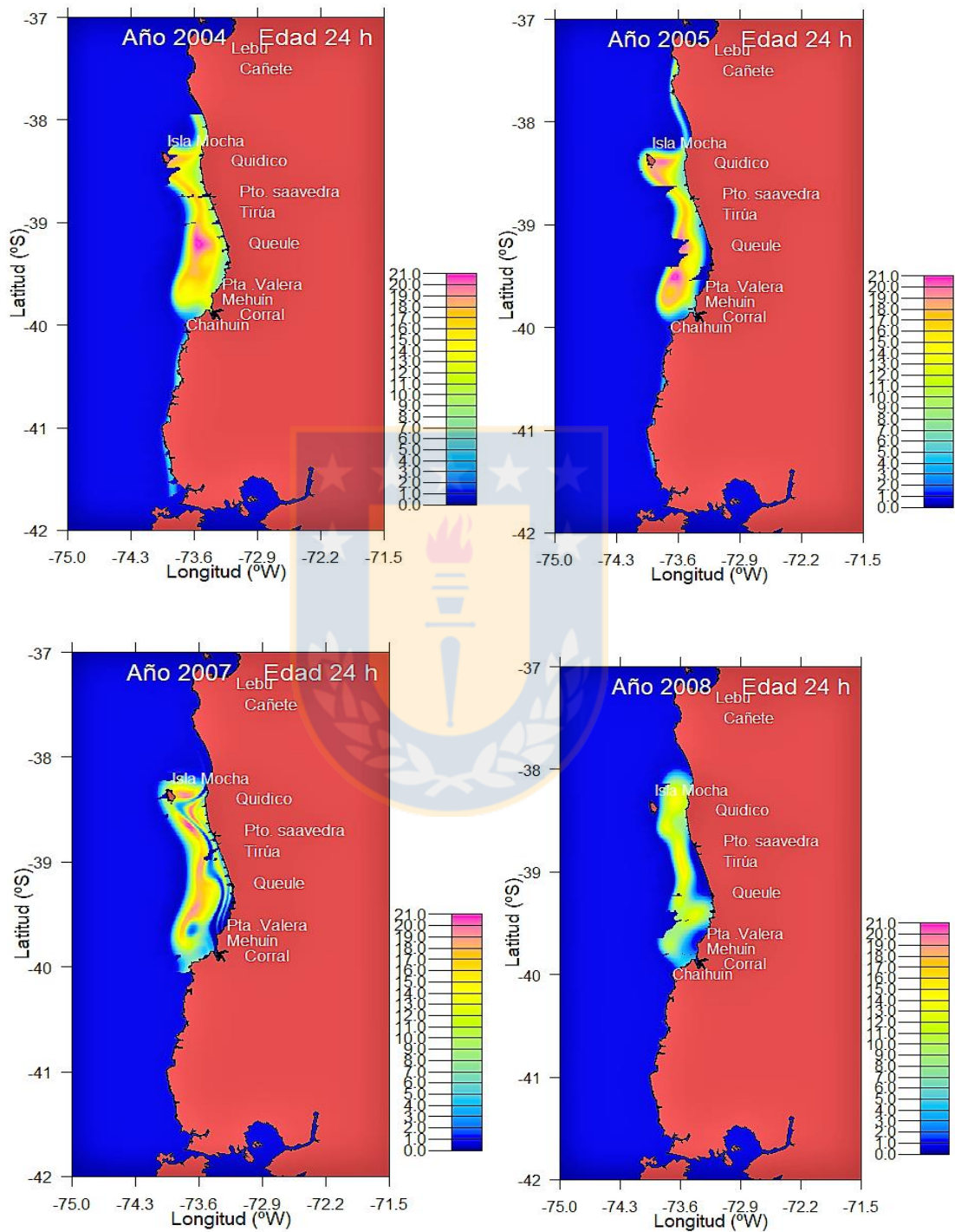


Figura 4. Estimación anual del área de desove de la anchoveta en la zona sur. Fuente: Elaboración propia.

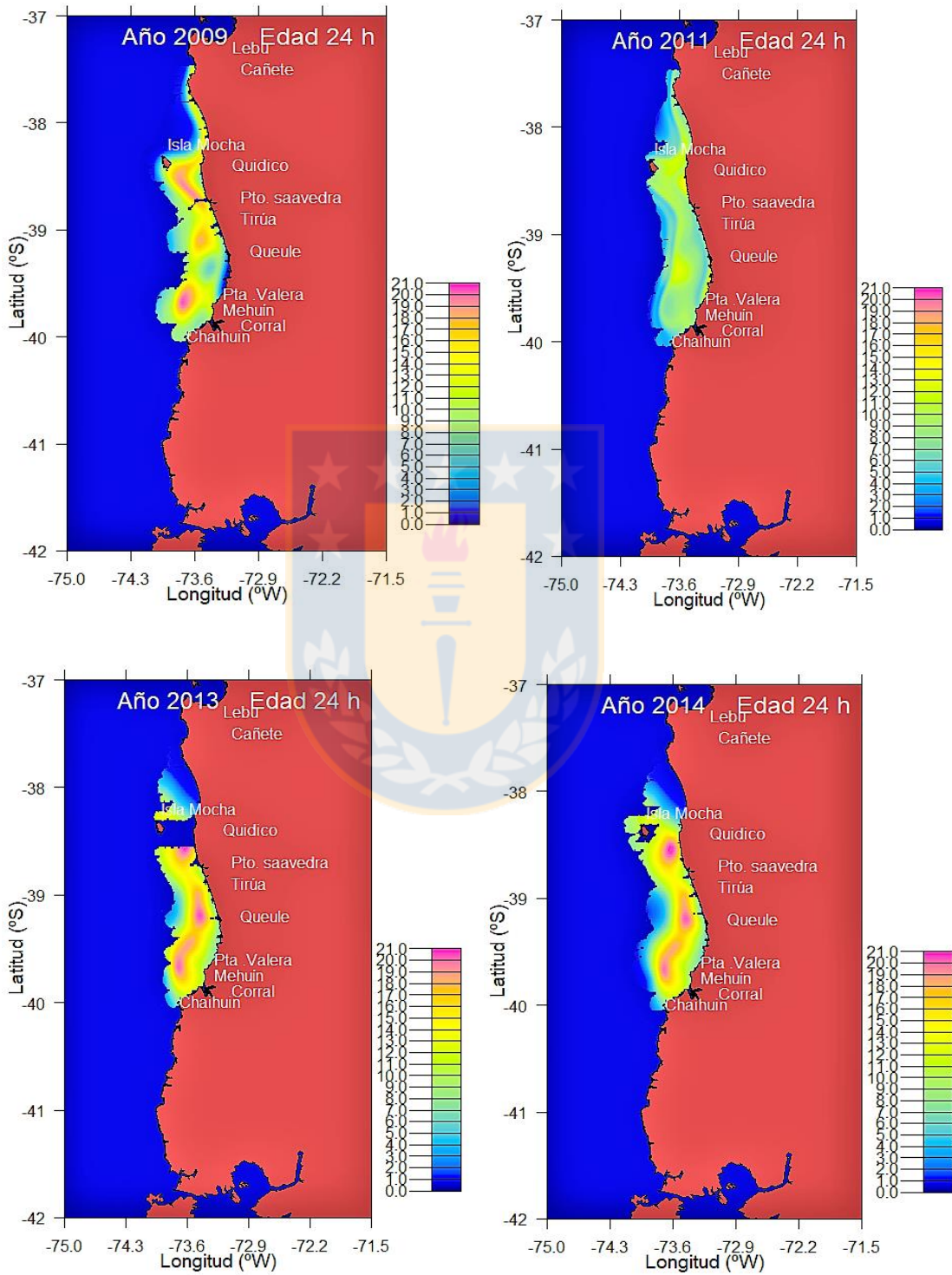


Figura 4. Continuación

Tabla 1. Modelos de mortalidad que fueron evaluados en este estudio. El área de desove = A, factores, x = longitud, y = latitud, T10 = temperatura (°C), S10 = salinidad (psu), Z = profundidad de agregaciones (m), μ = media general, y $s(\bullet)$ = suavizador. El modelo M1 representa el caso no-espacial.

Año	Modelo
M1	$\mu + \text{Age}$
M2	$\mu + \text{Age} + s(x,y \text{Age})$
M3	$\mu + \text{Age} + s(D \text{Age})$
M4	$\mu + \text{Age} + s(T10 \text{Age})$
M5	$\mu + \text{Age} + s(S10 \text{Age})$
M6	$\mu + \text{Age} + s(x,y \text{Age}) + s(D \text{Age})$
M7	$\mu + \text{Age} + s(x,y \text{Age}) + s(T10 \text{Age})$
M8	$\mu + \text{Age} + s(x,y \text{Age}) + s(S10 \text{Age})$

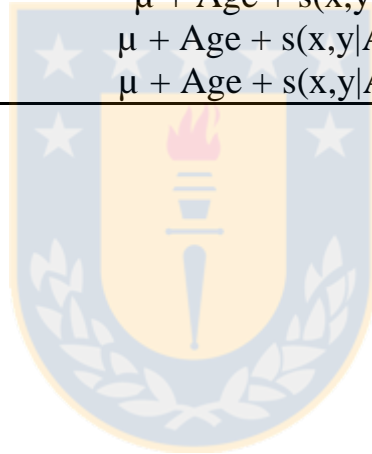


Tabla 2. Modelos seleccionados para explicar la mortalidad diaria de huevos en el área de desove.

Zona Centro					
Año	Modelo	Est. μ	D. Expl. (%)	QAIC	n
2004	M6	5.291	56.9	361.9	153
2005	M2	7.089	67.2	2662.3	119
2007	M7	5.059	19.9	172.0	189
2008	M4	2.572	46.2	43.8	30
2009	M2	4.355	46.5	136.5	108
2011	M6	5.942	48.6	243.6	153
2013	M6	5.171	40.6	202.3	108
2014	M8	6.217	59.1	1026.4	135
Zona Sur					
2004	M7	6.796	65.6	646.7	141
2005	M6	8.091	75.8	3924.8	195
2007	M6	7.838	61.9	20092.3	390
2008	M6	8.168	72.8	5904.4	225
2009	M6	6.327	66.8	2267.5	234
2011	M6	5.851	54.6	371.0	174
2013	M3	6.631	56.0	137.8	69
2014	M6	5.726	51.3	425.1	180

DISCUSIÓN GENERAL

Hasta el momento que aborda la problemática de la influencia de variables ambientales y fisiográficas en la mortalidad de huevos de anchoveta en las tres zonas de desove principales en Chile. Con diferencias en la mortalidad diaria de huevos (Z) de anchoveta entre las zonas norte y centro-sur, relacionadas con diferentes estrategias reproductivas para favorecer la sobrevivencia del desove. Lo que concuerda con los trabajos de Claramunt *et al.* (2012), Llanos-Rivera & Castro (2006), quienes encontraron variaciones en rasgos de tamaño y calidad de los huevos entre las zonas de desove de la anchoveta.

La tasa de mortalidad diaria de huevos varía entre las zonas estudiadas, pero no entre años, siendo más alta en la zona norte. Esta diferencia podría estar asociada al tamaño (Llanos-Rivera *et al.* 2004) y calidad de los huevos debido a la influencia maternal (Castro *et al.* 2009).

En el Capítulo I, se encontró una relación positiva entre la mortalidad de huevos con la producción de huevos, área de desove, biomasa fitoplanctónica, temperatura superficial del mar y viento. Sin embargo, estas relaciones no fueron significativas al interior de cada zona. Ninguna de estas variables estaría afectando la sobrevivencia de huevos de anchoveta (exceptuando la correlación entre Z y la producción diaria de huevos y viento que promueve surgencia, para la zona sur).

El viento sería de un factor que podría estar relacionado con la retención, concentración, agregación y distribución de huevos a nivel local (Cubillos *et al.* 2013, Canales & Leal 2009, Rojas *et al.* 2011).

En efecto, la asociación entre mortalidad con la agregación/dispersión de huevos muestra efectos distintos en la zona norte y sur. En la zona norte, factores que favorecen la dispersión de huevos se relacionan con menor mortalidad, en tanto que en la zona sur los factores que favorecen la agregación disminuyen Z. Esto a su vez, podría ser explicado por el viento sur que favorecería la dispersión en el norte, retención en el sur y mortalidad en el norte, sobrevivencia en el sur son distintos en cada zona de desove (McGurk 1986, Krautz *et al.* 2003, Castro *et al.* 2000).

En el capítulo II, se utilizó modelos aditivos generalizados (GAM) para evaluar cambios en la producción de huevos con la edad, considerando como variables independientes la posición (latitud, longitud), profundidad de fondo, salinidad y temperatura a 10 m. De los ocho modelos evaluados el Modelo M6 fue el más recurrente y se ajustó mejor a la abundancia por edad en términos de la devianza explicada y QAIC. Este modelo consideró la interacción latitud-longitud y la profundidad de fondo. Lo que concuerda con lo obtenido por Castillo-Jordan *et al.* (2007), indicando que las zonas de desove están restringidas al sector más costero y a menor profundidad.

En los años más fríos, la menor temperatura fue un factor ambiental importante en la disminución de la mortalidad de huevos. lo cual contrasta con Pepin (1991) y Ottersen *et al.* (2001) quienes demuestran un una relación

positiva y significativo en las tasas de crecimiento de huevos y larva de peces y la sobrevivencia con la temperatura.

La salinidad el año 2014 fue importante para el aumento de la sobrevivencia de huevos. Esta situación se pudo deber a que en ese año hubo un evento La Niña moderada, lo que pudo implicar menor pluviosidad y menor aporte de agua dulce, aumentando la salinidad en capa más superficial de la columna de agua (Schneider *et al.* 2017).

En el capítulo I, se concluyó que el uso del espacio local es un factor importante en la estrategia del desove de anchoveta, para aumentar la sobrevivencia de los estadios tempranos. En la zona norte de Chile, la estrategia de los adultos desovantes sería dispersar el desove, mientras que en la zona sur sería la concentración y la agregación para favorecer la sobrevivencia de huevos en lugares específicos que favorecerían el desarrollo y la sobrevivencia de huevos. Los centros de desove varían su concentración interanualmente y entre la zona centro y sur y está limitada a la zona costera. Lo anterior coincide con el capítulo II, donde los centros de desove en la zona centro-sur varían su concentración interanualmente en sitios de desove recurrentes asociados a profundidades someras. Sólo en años anómalos fríos, la temperatura podría ser determinante la sobrevivencia del desove de anchoveta.

En esta tesis se concluye que la anchoveta presenta cambios interanuales no significativos en la mortalidad de anchoveta en las tres principales zonas de debe a lo largo de Chile, que estarían relacionadas con los factores ambientales estudiados en los dos capítulos, utilizando diferentes tácticas

reproductivas frente a cambios en las variables ambientales para favorecer la sobrevivencia.

Finalmente, se recomienda considerar efectos espacio-temporales en la producción diaria de huevos y mortalidad simultáneamente, a objeto de lograr una mejor comprensión de los factores que influyen en la distribución y abundancia de huevos de anchoveta en cada zona de desove.



BIBLIOGRAFÍA GENERAL

Alheit, J., & Ñiquen, M. (2004). Regime shift in the Humboldt Current ecosystem. *Progress in Oceanography*. 60, 201–222.

Arcos, D., Núñez, S., Castro, L., & Navarro, N. (1987). Variabilidad vertical de la clorofila en un área de surgencia frente a Chile central. *Investigación Pesquera, Valparaíso*. 34, 47-55.

Butler, J. L., Smith, P., & Chyan—Huelio, N. (1989). The effect of natural variability of life-history parameters on anchovy and sardine population growth. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations, Reports*. Vol. 34, 1993

Bustos, B., Cubillos, L., Castro L., & Claramunt, G., (enviado). Daily egg mortality of anchovy (*Engraulis ringens*) in spawning zones along the Chilean coast. *Journal of Applied Ichthyology*.

Castillo–Jordán, C., Cubillos L., & Paramo, J. (2007). The spawning spatial structure of two co–occurring small pelagic fish off central southern Chile in 2005. *Aquat. Living Resour.* 20, 77–84.

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

Castro, L. R., Claramunt, G., Krautz, M. C., Llanos-Rivera, A., & Moreno, P. (2009). Egg trait variations in anchoveta *Engraulis ringens*: A maternal

effect to changing environmental conditions in contrasting spawning habitats. *Marine Ecology Progress Series*. 381, 237-248.

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

Claramunt, G., Castro, L., Cubillos, L., Hirche, H., Perez, G., & Braun, M. (2012). Inter-annual reproductive trait variation and spawning habitat preferences of *Engraulis ringens* off northern Chile. *Revista de biología marina y oceanografía*. 47(2), 227-243.

Correa-Ramirez, M., Hormazabal, S., & Morales, C. (2012). Spatial patterns of annual and interannual Surface chlorophyll-a variability in the Peru-Chile system. *Progress in Oceanography*. 92-95, 8-17.

Cubillos, L., Arcos, D., Bucarey, D., & Canales, M. (2001). Seasonal growth of small pelagic fish off Talcahuano, Chile (37°S, 73°W): a consequence of their reproductive strategy to seasonal upwelling? *Aquat. Living Resour.* 14, 115–124.

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

Cubillos, L.A., Castro, L., Claramunt, G., Navarro, E., 2013. Evaluación del stock desovante de anchoveta y sardina común entre la V y X Regiones, año

2012. Informe Final Proyecto FIP/2012-09. Instituto de Fomento Pesquero, Chile. 151pp.

Krautz, M. C., González, M., & Castro, L. R. (2003). Detection of anchoveta (*Engraulis ringens*) eggs in euphausiid diets using immunoassays (ELYSA). *Journal Experimental Marine Biology and Ecology*. 294, 27-39.

Llanos, A., & Castro, L. R., (2004). Latitudinal and seasonal egg size variations of the anchoveta *Engraulis ringens* off the Chilean Coast. *Fishery Bulletin*. 102,207-212.

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

McGurk, M. (1986). Natural mortality of marine pelagic fish eggs and larvae: role of spatial patchiness. *Marine Ecology Progress Series*. 34, 227-242.

Montecinos, A., & Gómez, F. (2010). ENSO modulation of the upwelling season off southern-central Chile. *Geophysical Research Letters* 37, L02708 1-4.

Morales, C. E., Braun, M., Reyes, H., Blanco, J. L., & Davies, A. G. (1996). Anchovy larval distribution in the coastal zone off northern Chile: the effect of low dissolved oxygen concentrations and of a cold-warm sequence (1990-95). *Investigaciones Marinas Valparaíso*. 24, 77-96.

Ottersen, G., Planque, B., Belgrano, A., Post, E., Reid, P. C., & Stenseth, N. Ch. (2001). Ecological effects of the North Atlantic oscillation. *Oecologia*, 128, 1–14.

Parrish, R. H., Bakun, A., Husby, D. M., & Nelson, C. S. (1983). Comparative climatology of select environmental processes in relation to eastern boundary current pelagic fish reproduction. In: Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources. G.D. Sharp y J. Csirke (Eds.), FAO Fishing Report. 291, 731-778.

Pauly, D., & Tsukayama. I. (1987). The Peruvian Anchoveta and its Upwelling Ecosystem: Three Decades of Change. *ICLARM Studies and Reviews*, 15, 351 pp.

Pepin, P. (1991). Effect of temperature and size on development, mortality, and survival rates of the pelagic early life history stages of marine fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48, 503–518.

Rojas, P., Landaeta, M., & Ulloa, R. (2011). Eggs and larvae of anchoveta *Engraulis ringens* off northern Chile during the 1997-1998 El Niño event. *Revista de biología marina y oceanografía*. 46(3), 405-419.

Serra, J. R., (1983). Changes in abundance of pelagic resources along the Chilean Coast. *FAO Fish Rep.* 291, pp. 255–281.

Schneider, W., Donoso, D., Garcés-Vargas, J., & Escribano, R. (2017). Water-column cooling and sea surface salinity increase in the upwelling

region off central-south Chile driven by a poleward displacement of the South Pacific High. *Progress in Oceanography*. 151, pp. 38-48

Valdivia, M., Chávez, R., & Oliva, M. (2007). Metazoan parasites of *Engraulis ringens* as tools for stock discrimination along the Chilean coast. *Journal of Fish Biology*. 70, 1504–1511.

Yáñez, E., Hormazábal, S., Silva, C., Montecinos, A., Barbieri, M. A., Valdenegro, A., Órdenes, A., & Gómez, F. (2008). Coupling between the environment and the pelagic resources exploited off northern Chile: ecosystem indicators and a conceptual model. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 36(2), 159-181.

