



FACULTAD DE CIENCIAS
EXACTAS Y NATURALES



UNIVERSIDAD NACIONAL de LA
PAMPA

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PAMPA

Tesina presentada para obtener el grado académico de
INGENIERO EN RECURSOS NATURALES Y MEDIO
AMBIENTE

“MICROESTRUCTURA DE OTOLITOS EN LARVAS DE PECES DE FIORDOS
PATAGÓNICOS DE CHILE: DETERMINACIÓN DE CRECIMIENTO Y CONDICIÓN
LARVAL”

LÓPEZ, GISELA

SANTA ROSA (LA PAMPA)

ARGENTINA

2011

PREFACIO

Esta Tesina es presentada como parte de los requisitos para optar al grado Académico de Ingeniero en Recursos Naturales y Medio Ambiente, de la Universidad Nacional de La Pampa y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad ni en otra Institución Académica. Se llevó a cabo en la Facultad de Ciencias del Mar y de Recursos Naturales, de la Universidad de Valparaíso, en Chile y en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, de la Universidad Nacional de La Pampa, durante el período comprendido entre Agosto de 2009 y Diciembre de 2010, bajo la dirección del Dr. LANDAETA, Mauricio y bajo la codirección del Lic. DEL PONTI, Omar.

AGRADECIMIENTOS

Por allá... Chile

Esta tesina fue financiada parcialmente por el proyecto CIMAR 14 (C14F 08-02) “Gradientes horizontales de densidad y sus potenciales efectos en el estado de condición del ictioplancton recolectado en aguas costeras entre Golfo de Penas y Canal Trinidad, XI Región sur, durante primavera de 2008”, dirigido por la Dra. (c) Claudia A. Bustos y por el proyecto Fondecyt 11090020, dirigido por el Dr. Mauricio Landaeta. Gracias a ambos por hacerme partícipe de sus proyectos.

A Mauricio Landaeta, mi director de tesina, gracias por tu gran apoyo en mi estadía en Chile y tu excelente predisposición en todo momento, aún en la distancia. Por tu paciencia, comprensión, buenos tratos y disponibilidad para cada explicación requerida, que siempre estuvieron presentes. ¡Gracias! por hacerme sentir como en casa en Chile.

Gracias al Profe Pablo Muñoz por poner su esfuerzo en que el intercambio fuera posible y en brindarme lo que estuvo a su alcance para hacerme sentir cómoda y acompañada. Gracias a Bernardita por todos los té que compartí con ella en su oficina.

Al Profe Balbontín por prestarme en primera instancia su laboratorio y luego alguna que otra cosita que necesité.

A David de la sala de computación por su valioso aporte en la instalación y calibración de los software utilizados.

A todos mis compañeros y amigos Chilenos que me acompañaron en gran parte de este aprendizaje ¡Gracias! y otro gracias especial a Eduardo Gonzalez un compañero maravilloso entrañable de por vida.

Por acá...Argentina

A Cacho del Ponti, mi codirector, que se arriesgó sin vacilación a aceptar el gran desafío, de seguirme primero a la distancia y luego acá, aprendiendo juntos sobre un tema casi desconocido para los que vivimos lejos del mar y de sus millones de pequeños mundos, con sus increíbles dinámicas aún desconocidas en gran parte.

A Santiago Echaniz y a Jorge Luís Marani por sus acertadas correcciones, su excelente predisposición y su buena onda en cada comentario constructivo respecto de este trabajo.

Gracias a las personas que desde la UNLPam hicieron que el intercambio sea posible.

A todos lo que les pedí ayuda con los análisis estadísticos, especialmente a Marina Cock y a Adriana Gili que fueron un pilar importantísimo en mi trabajo.

A mis compañeros amigos de la carrera: Rodri (Rodrigo Vicente), Marquinhos (Marcos Rodríguez) y Seba (Sebastián Pereyra).

A mis compañeras amigas de la carrera: Ale (Alejandrina Trucco), Moni (Mónica Alvarez Redondo) y Nati (Natalia Sawczuk).

A mis amigas de la vida y del corazón.

A mi compañero.

A mi familia que esperó este momento casi tanto como yo y que me acompañó desde el principio en todo momento en cada examen: Mami, Papi y Pipi.

A mis Abuelos: Ñata y Samuel. Pety y Coco, gracias por el aliento, el seguimiento y cada velita que prendieron!!

A todos MUCHAS GRACIAS!!

09 de Febrero de 2011

Gisela López

“FACULTAD DE CIENCIAS DEL MAR Y DE RECURSOS NATURALES”

“UNIVERSIDAD DE VALPARAÍSO”

Departamento de Recursos Naturales

“FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES”

“UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PAMPA”

RESUMEN

Se analizó crecimiento y condición de las larvas del pez luminoso *Maurolicus parvipinnis* y sardina fueguina *Sprattus fuegensis* recolectadas en el Sur de Chile (46°48'S – 50°09'S). Las muestras de plancton y los datos de las variables ambientales de la columna de agua se obtuvieron de un crucero realizado durante Octubre de 2008. El crecimiento larval se estimó utilizando la microestructura de los otolitos sagitta. Los datos se ajustaron a diferentes modelos de crecimiento, siendo el lineal el que dio mejores ajustes. De esta manera se obtuvo una tasa de crecimiento de 0,13 mm/día para *M. parvipinnis* y 0,44 mm/día para *S. fuegensis*. Los valores estimados difirieron significativamente ($P < 0,001$) entre ambas especies. La función de mejor ajuste entre el área, el radio y el perímetro de los otolitos sagitta y lapillus y el crecimiento somático en longitud fue de tipo exponencial, indicando un crecimiento acelerado del otolito en los primeros estadios de desarrollo. El estado de condición larval inter e intraespecífico se analizó comparativamente entre las distintas zonas del área de estudio por medio del cálculo de índices de Asimetría Fluctuante (AF), que indicaron un efecto importante de la estratificación y mezcla de la columna de agua en las variaciones de la simetría bilateral de los otolitos de las larvas de peces. Se concluye entonces que la estructura vertical de la columna de agua afecta significativamente a la condición larval (AF), pero no a la tasa de crecimiento de las larvas de los peces estudiados en los fiordos de la Patagonia Chilena.

ABSTRACT

We analyzed growth and condition of larval lightfish *Maurolicus parvipinnis* and sprat *Sprattus fuegensis* collected in southern Chile (46° 48'S - 50° 09'S). Plankton samples and data of environmental variables of the water column were obtained from a cruise conducted during October 2008. The larval growth was estimated using microstructure of sagitta otolith. Data were adjusted to different growth models, being the linear model the one who gave the best results. By this way I obtained a growth rate of 0.13 mm/day for *M. parvipinnis* and 0.44 mm/day for *S. fuegensis*. The estimated values differed significantly ($P < 0.001$) between species. The function of best fit between the area, radius and circumference of sagitta and lapillus otolith and somatic growth in length was the exponential model, indicating a fast growth of otolith in the early stages of development. The inter and intraspecific variations in condition of the larvae were investigated in

different parts of the study area by calculating indices of fluctuating asymmetry (FA), showing an important effect of vertical stratification and mixing of the water column over the variations of bilateral symmetry of fish larvae's otoliths. Therefore, I concluded that water column vertical structure significantly affect the larval condition (FA) but not to larval growth of the studied fish larvae from fjord system of Chilean Patagonia.

INDICE

Introducción.....	1
Materiales y Métodos	
<i>Área de estudio y trabajo de campo.....</i>	7
<i>Trabajo de laboratorio.....</i>	9
<i>Análisis del crecimiento.....</i>	11
<i>Relación crecimiento-variables ambientales de la columna de agua.....</i>	12
<i>Análisis del estado de condición (fluctuaciones de la simetría bilateral).....</i>	12
Resultados	
<i>Relación del crecimiento somático con el crecimiento del otolito.....</i>	15
<i>Análisis y comparación del crecimiento interespecífico.....</i>	22
<i>Análisis y comparación del crecimiento intraespecífico.....</i>	23
<i>Condición: tipos de asimetrías y error de medición.....</i>	25
<i>Índices de asimetría.....</i>	26
Discusión.....	28
Conclusiones.....	33
Bibliografía.....	34
Anexo I: Lectura de los microincrementos	
Anexo II: Ajustes a diferentes modelos de crecimiento	

INTRODUCCIÓN

Chile es un país de América del Sur que se encuentra ubicado en el extremo sudoeste del continente, comprendiendo una estrecha y larga franja territorial. Consecuentemente, su gradiente latitudinal provoca que en su extensa costa se desarrolle una gran diversidad de ecosistemas asociados a diferentes condiciones ambientales. En relación al medio marino esta variabilidad espacial se manifiesta a través de la gran riqueza de especies, dentro de la cual los peces representan un recurso natural de gran importancia para el país tanto por la explotación pesquera como por la acuicultura (Vergara, 2010).

En la zona sur del país, se desarrolla un importante sistema de fiordos y canales cuya dinámica se caracteriza por presentar una circulación estuarina positiva, consistente en un flujo neto de agua relativamente dulce en la superficie que fluye hacia el mar y otro más profundo de agua salada que ingresa al interior de ellos (Silva & Calvete, 2001). De esta manera, se produce una notable variabilidad espacial en el campo de las densidades, generando gradientes verticales, horizontales y frentes en el mar adyacente de la XI Región de Chile (Silva *et al.*, 1995; Silva & Calvete, 2002; Dávila *et al.*, 2002). Estos gradientes horizontales de densidad o frentes superficiales, que delimitan los límites entre diferentes tipos de agua superficial, son un tipo de interfase en los cuales la energía mecánica del sistema físico puede contribuir al balance de energía trófica de la comunidad biológica (Bakun, 1996). Las zonas frontales, por lo tanto, pueden concentrar partículas de alimento con poca movilidad (fito y zooplancton), incluyendo macroalgas flotando a la deriva (Hinojosa *et al.*, 2010) de las cuales pueden beneficiarse organismos marinos de niveles tróficos superiores (Genin, 2004), entre los cuales se hallan algunos estados tempranos de los peces, i.e. larvas de peces (Landaeta & Castro, 2006).

Sin embargo, el estudio de dichos procesos en el sistema de fiordos y canales de Chile austral ha cobrado importancia en años recientes, a pesar de que la utilización intensiva de la zona comenzó a desarrollarse en la década del ochenta mediante la instalación de cultivos marinos, actividades de pesca, turismo e instalación localizada de asentamientos humanos integrados por pescadores y mariscadores artesanales y proyectos de desarrollo industrial, minero y forestal que involucran las cuencas hidrográficas de la zona (Silva & Palma, 2006). Desde el año 1994 en adelante el Comité Oceanográfico Nacional (CONA) de Chile viene desarrollando un Programa de Investigación para el estudio oceanográfico de los canales y fiordos australes ubicados en la X, XI y XII región

del país, denominado “Cruceiros de Investigación Marina en Áreas Remotas” (CIMAR), cuyo principal objetivo consiste en “estudiar de forma multidisciplinaria aspectos oceanográficos, meteorológicos, de biodiversidad marina y de morfología submarina en zonas geográficas remotas, donde el conocimiento del medio ambiente marino tiene una fuerte influencia en el desarrollo socio-económico sustentable de las comunidades locales y del país” (Silva & Palma, 2006).

A bordo de los cruceros CIMAR se desarrollan simultáneamente múltiples proyectos de investigación que generan una gran base de datos que posteriormente es procesada por los investigadores responsables y su equipo de trabajo. Una de las actividades que se lleva a cabo es la recolección de muestras de plancton, cuyo estudio es una herramienta que permite dilucidar aspectos de dinámica poblacional en estados tempranos (por ej. tasas de crecimiento larval), ya sea de recursos de importancia comercial tal como lo es la sardina fueguina, *Sprattus fuegensis* y/o de importancia ecológica como eslabón de las tramas tróficas de la zona, tal como lo es el pez luminoso, *Maurolicus parvipinnis*.

Sprattus fuegensis (Jenyns, 1842) es un pez de hábito pelágico, su cuerpo es fusiforme comprimido lateralmente y su coloración es gris azulada en el dorso y se va aclarando en los flancos, su vientre es blanco y las aletas transparentes (Bovcon & Cochia, 2007). En relación a sus dimensiones se lo considera un pez de pequeño tamaño, la longitud máxima registrada hasta el momento en la provincia de Chubut, Argentina es de 20 cm (Bovcon & Cochia, 2007), en Chile aún no se cuenta con suficientes datos sobre la especie. El Instituto de Fomento Pesquero (IFOP) llevó a cabo un monitoreo de la pesquería de pequeños peces pelágicos en aguas interiores de la X Región de Chile, en el cual se reconoció la presencia de la especie *Sprattus fuegensis* en la pesca artesanal (Aranís *et al.*, 2005). Estudios posteriores (Aranís *et al.*, 2007), confirmaron la presencia de esta especie en la zona de estudio y establecieron como límite norte de su distribución el área del Seno de Reloncaví (41°30’S). Este descubrimiento reveló que la especie viene sosteniendo una actividad extractiva desde hace ya algunos años y ha estado presente en las capturas del mar interior de Chiloé, perteneciente a la X Región administrativa de Chile, pero su extracción no se ha reflejado oficialmente en las estadísticas de pesca, ya que su captura se realiza en base a “pescas de investigación” según la Administración Pesquera. El nombre vulgar más comúnmente utilizado es sardina fueguina. En el Sur de

Chile y Argentina las pesquerías de clupeidos se desarrollan exitosamente, para tal caso *S. fuegensis* representa un recurso de importancia comercial.

Maurolicus parvipinnis (Vaillant, 1888) es un pez de hábito mesopelágico que forma parte del grupo de los llamados “peces luminosos” debido a la serie de fotóforos presentes en su abdomen que producen el reflejo de la luz, funcionando como una herramienta de protección frente a diversos predadores. El género *Maurolicus* cuenta con una amplia distribución a nivel mundial; Parin & Kobylansky (1996) determinaron que está compuesto por 15 especies alopátricas en lugar de una especie distribuida en todo el mundo, *Maurolicus muelleri*, como previamente se creía. A pesar que *M. parvipinnis* forma parte de la ictiofauna mesopelágica, cuya abundancia es destacable para la zona central y sur de Chile, cuenta con pocos antecedentes acerca de sus primeras etapas de desarrollo. Sus huevos y larvas han sido recolectadas en ambientes de surgencias (Landaeta & Castro, 2002), islas oceánicas (Landaeta & Castro, 2004) y fiordos y canales de Chile austral (Balbontín & Bernal, 1997; Bustos *et al.*, 2008).

En futuros planes de manejo de la zona estuarina la información sobre la biología, de una especie con una gran plasticidad ecológica como *M. parvipinnis* y de una especie de importancia comercial como lo es *S. fuegensis* debe ser uno de los insumos principales. Por la tanto, la determinación de la edad y el crecimiento de los peces es un paso fundamental.

Para la determinación de la edad de los peces se han desarrollado o existen en la bibliografía varios métodos que pueden utilizarse, uno de ellos es el método anatómico que se basa en la enumeración de las marcas rítmicas de crecimiento formadas en los tejidos duros, tales como otolitos, escamas, vértebras, espinas y huesos urohiales (Morales-Nin, 1991).

Los otolitos son cuerpos policristalinos que actúan como órganos del equilibrio en el oído interno, el cual está formado por tres cámaras membranosas: utrículo, sáculo y lagena. Los otolitos reciben diferentes nombres dependiendo de la cámara que ocupen, así, se denomina lapillus al otolito que se encuentra en el utrículo, sagitta al del sáculo y asterisco al de la lagena (Morales-Nin, 1991). Su crecimiento es un complejo fenómeno que integra varios factores tanto endógenos como exógenos, aunque siempre regulado por la fisiología de los peces. Ambos tipos de factores pueden influir en el anabolismo y catabolismo de los peces, reflejándose esto en el ritmo de deposición de los componentes principales del otolito: la matriz orgánica y las capas de aragonita (Morales-Nin, 2000). Esta deposición de materiales sobre su superficie es función de los ritmos internos del

metabolismo del calcio y de la síntesis aminoacídica (Morales-Nin, 1991), resultando estas variaciones rítmicas en la formación de anillos translúcidos y opacos macroscópicos y zonaciones microscópicas (los incrementos de crecimiento). Por lo tanto, para que estas estructuras sean útiles en la estimación de la edad, su crecimiento debe ser regulado por un ritmo endógeno ligado a un ciclo ambiental o debe sincronizarse con eventos periódicos. Los anillos translúcidos y opacos fueron considerados como señales de tiempo y por primera vez se los utilizó para determinar la edad de los peces en el siglo XIX (Reibisch, 1899). La presencia en otolitos de estructuras con una periodicidad inferior a la estacional fue descrita por primera vez en los otolitos de merluza por Hickling (1933), mientras que Pannella (1971) fue el primero en describir la presencia de incrementos cuya periodicidad de formación es diaria, tal como se deduce al contar el número de incrementos y contrastarlos con la edad estimada por el número de zonaciones macroscópicas (Morales-Nin, 2000). Este patrón general de crecimiento microincremental se encuentra en muchas plantas y animales, y se ha demostrado que es diario para muchas especies y hábitats, y que es un fenómeno general que ocurre en la mayoría de los peces (Campana & Neilson, 1985). Sólo las más severas condiciones de estrés parecen alterar la naturaleza diaria de los incrementos (Mugiya & Uchimura, 1989). Por lo tanto, dado que el crecimiento del cuerpo y del otolito están estrechamente relacionados, el grosor de los incrementos será función de la tasa de crecimiento y a su vez, registrará los períodos de estrés fisiológico y ambiental, así como las fluctuaciones del crecimiento causadas por la disminución del metabolismo ligada a la edad (Morales-Nin, 1991).

La capacidad de un organismo para resistir alteraciones encontradas durante el desarrollo se denomina homeostasis del desarrollo, su desempeño será con el fin de producir un determinado fenotipo óptimo. Por lo tanto, si se obstaculiza la capacidad homeostática de un organismo para regular el desarrollo adecuado, el evento responsable será grabado en el desarrollo de un carácter inusual (fenodesviación) o una asimetría (Mitton, 1994). Ludwig (1932) propuso por primera vez que si el desarrollo de los órganos pares está controlado por el mismo gen o grupo de genes y se elimina el componente ambiental, estos deberían ser totalmente simétricos. Por lo tanto una medida de la desviación en el crecimiento o desarrollo de estos órganos podría ser una herramienta que nos dé información sobre los problemas que un individuo ha tenido durante su morfogénesis (Zamora-Muñoz & Soler, 1999).

La mayoría de los *phyla* animales poseen simetría bilateral, es decir, existe un único plano de simetría que divide al cuerpo en dos imágenes especulares idénticas. Esto lleva consigo que muchos de los órganos de los animales sean pares y a la vez simétricos. Esta simetría corporal es heredada y tiene su origen en el desarrollo embrionario, pues el embrión tardío (estado de postgástrula) tiene ya simetría bilateral (Zamora-Muñoz & Soler, 1999). La asimetría fluctuante (AF) es entendida como sutiles desviaciones aleatorias de la simetría bilateral perfecta y es una medida de la inestabilidad de desarrollo debido a la facilidad con que puede ser medida, ya que la simetría bilateral es uno de los pocos atributos morfológicos idealmente perfecto (Palmer, 1996). De esta manera la AF es un indicador sensible a factores genéticos (por ejemplo, endogamia, hibridación) y medioambientales (por ejemplo, temperaturas extremas, contaminantes, escasez de alimentos, carga de parásitos, densidad de población) de estrés (Parsons, 1990). Clark (1995) expuso que el grado de asimetría fluctuante refleja fielmente el estado de condición. Por lo tanto, la AF se ha promovido como una medida útil de bienestar, tanto en el individuo como a nivel de población (Leary & Allendorf, 1989).

En relación a las larvas de peces en el mar, la evaluación de su condición fisiológica, con el fin de estimar su vulnerabilidad a la muerte debido a la limitación de los alimentos y la depredación, es un foco principal de la investigación (Ferron & Leggett, 1994). Los índices de condición evalúan a la inanición como una variable sensible. El supuesto fundamental es que los índices de condición se correlacionan positivamente con la supervivencia de las larvas. Las larvas en buena condición podrán comer bien, lo que les otorgará una mejor respuesta o capacidad de movilidad ante el peligro y también una aptitud fisiológica adecuada como para enfrentar potenciales agentes infecciosos debido a que pasaran menos tiempo en la fase larval (Suthers, 1992). Somarakis *et al.*, (1997) propusieron y aportaron pruebas de campo para apoyar el uso de la inestabilidad del desarrollo, medida como la AF en el tamaño de los otolitos, como un indicador de la condición en larvas de peces. Recientemente, se han llevado a cabo numerosos estudios (Somarakis *et al.*, 1997; Grønkjær & Sand, 2003; Fey & Hare, 2008; Lemberget & McCormick, 2009) utilizando exitosamente la AF en larvas de peces como indicador de condición.

A partir del análisis de lo anteriormente descrito se plantearon las siguientes **Hipótesis:**

- Dado que en su etapa larval *M. parvipinnis* es una especie mesopelágica, que realiza migraciones verticales diariamente y *S. fuegensis* una especie pelágica, que permanece en superficie, es esperable que este contraste en sus hábitos, que implica un mayor gasto energético para *M. parvipinnis*, se manifieste en la estimación de tasas de crecimiento interespecíficas disímiles.
- Debido a la variabilidad de las características ambientales de la columna de agua en diferentes zonas del área de estudio (estaciones oceanográficas donde la columna de agua se presentó con una marcada estratificación y estaciones donde la mezcla fue más importante), es esperable para las larvas de ambas especies, una variación en la tasa de crecimiento intraespecífica.
- Debido a la gran heterogeneidad ambiental de la zona de fiordos y canales del Sur de Chile y a la amplia distribución de las larvas en el área de estudio, se espera que las larvas de *M. parvipinnis* y *S. fuegensis* difieran en sus estados de condición intraespecíficos.

El **Objetivo General** consistió en:

- Establecer un patrón de crecimiento y estimar índices de condición larval en la zona de estudio para *S. fuegensis* y *M. parvipinnis*, utilizando la microestructura de los otolitos.

Los **Objetivos Específicos** consistieron en:

- Estimar, a través de la lectura de otolitos, la tasa de crecimiento larval en ejemplares de sardina fueguina (*S. fuegensis*) y pez luminoso (*M. parvipinnis*) en fiordos y canales de la Patagonia sudamericana (46°48'S - 50°09'S) capturados durante noviembre de 2008.
- Ajustar los datos disponibles a un modelo de crecimiento representativo del desarrollo en estados tempranos del ciclo de vida para las larvas de ambas especies.
- Determinar el estado de condición de las larvas de *S. fuegensis* y *M. parvipinnis* a través del análisis de las fluctuaciones de la simetría bilateral de los pares de otolitos sagitta y lapilli.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y trabajo de campo

En el extremo austral de la extensa costa Chilena, se despliega un importante sistema de fiordos y canales originados como resultado de la erosión glacial del continente, debido al avance y retroceso de los hielos, ocurridos durante el cuaternario (Silva & Calvete, 2001). Por tal motivo, en su morfología, los fiordos presentan abruptas paredes y exhiben grandes profundidades (>200 m, Cáceres & Gudiño, 2009).

Las tasas de precipitación para esta región se caracterizan por ser intensas (2000-5000 mm año⁻¹) y por presentar una media anual de amplia variabilidad longitudinal y una marcada estacionalidad, que en conjunto con la presencia de altos cordones montañosos (cordillera de la Costa y de los Andes) benefician la acumulación de agua precipitada en forma de hielo y glaciares, que eventualmente descarga en el mar a través de ríos caracterizados por regímenes nivales, pluviales y mixtos (Dávila *et al.*, 2002). De esta manera el aporte de agua dulce en este complejo sistema, origina una capa de baja salinidad en superficie y una fuerte estratificación vertical de la columna de agua, característica de toda la zona sur austral de Chile (Dávila *et al.*, 2002; Palma & Silva 2004). La dinámica de los fiordos y los canales se caracteriza entonces por presentar una circulación estuarina positiva, consistente en un flujo neto de agua relativamente dulce en la superficie que fluye hacia el mar y otro más profundo de agua salada que ingresa al interior de ellos (Silva & Calvete, 2002).

El área de estudio comprendió parte del sistema de fiordos y canales, en la XI región de Chile, ubicada entre el Golfo de Penas y el Canal Trinidad (46°48'S – 50°09'S). El crucero CIMAR 14 a bordo del AGOR “Vidal Gormaz” se desarrolló durante la primavera del año 2008 (27 de octubre al 26 de noviembre) e incluyó 49 estaciones oceanográficas distribuidas tanto en la boca de los fiordos del sistema estuarino como en zonas oceánicas más alejadas de la costa (Fig. 1).

Para el desarrollo del crucero se conformó un grupo de embarque compuesto por científicos y técnicos, encargados de realizar los muestreos y las mediciones requeridas por cada uno de los proyectos (Crucero CIMAR 14 Fiordos, Informes Preliminares, 2009).

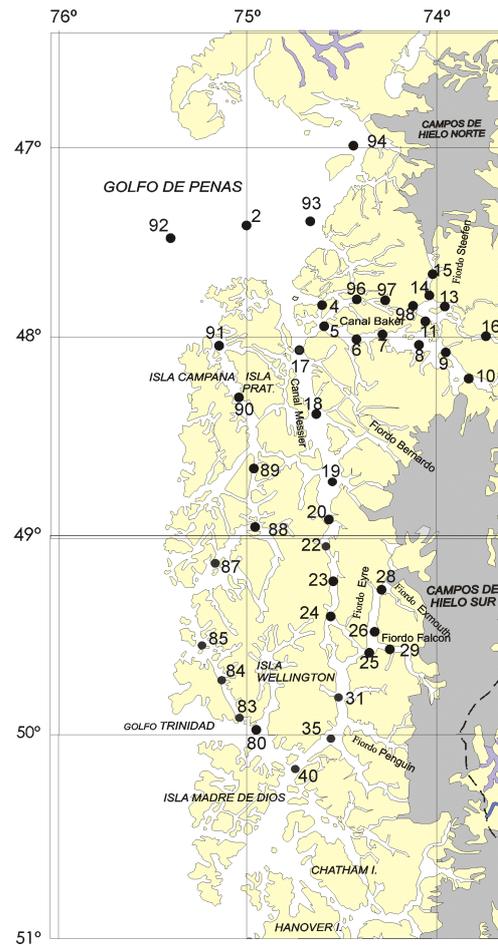


Fig. 1.- Área de estudio. Los puntos corresponden a la ubicación de las estaciones.

Entre las actividades que se desarrollaron a bordo, se realizó la toma de muestras de plancton y la medición de variables ambientales de la columna de agua. Las muestras se obtuvieron mediante la utilización de una red Bongo estándar de 300 μm de apertura de malla y 60 cm de diámetro, implementada con un flujómetro OSK calibrado. Los lances de la red se realizaron en las 49 estaciones oceanográficas de forma oblicua entre la superficie y los 200 m de profundidad y en estaciones más someras, desde 10 m sobre el fondo hasta la superficie. Una vez a bordo las redes fueron lavadas con agua de mar, la muestra correspondiente a uno de los copos fue preservada en formalina al 10% tamponada con borato de sodio y la muestra restante, destinada al análisis de otolitos, se preservó en etanol (EtOH) al 90%. Los datos de salinidad y temperatura de la columna de agua se obtuvieron con un CTD Seabird SBE-19 en cada estación de muestreo.

Trabajo de Laboratorio

De las muestras preservadas en EtOH, se separaron, identificaron y seleccionaron todas las larvas de *Maurolicus parvipinnis* (102 ejemplares) y de *Sprattus fuegensis* (43 ejemplares). Cada larva se colocó sobre un portaobjeto y bajo una lupa estereoscópica Olympus SZ61 conectada a una cámara digital Motic Motacam 2000® se fotografió a cada ejemplar. Mediante la utilización del software Motic Images Plus 2.0 ML (Motic China Group Co. Ltd.) previamente calibrado con reglilla de 2 mm, se visualizó en el monitor de una PC la imagen de las larvas y se le efectuó a cada una la medición de la longitud estándar (LE), que comprende la distancia desde el extremo del hocico o extremo de la mandíbula superior (si ésta se prolonga) a la base de la aleta caudal o al extremo de la última vértebra. En el caso de las larvas en pre-flexión notocordal, cuya movilidad es restringida, esta medida corresponde a la longitud entre la punta del hocico y el extremo del notocordo y en el caso de las larvas en post-flexión notocordal, que presentan mayor movilidad en la columna de agua, corresponde a la longitud entre la punta del hocico y la base de los radios hipurales (radios de la cola). Una vez obtenida esta medida, se incorporó a una base de datos y se procedió a la extracción de los otolitos.

Para la misma, se utilizó una lupa estereoscópica en cuya base y foco se colocaron filtros de luz polarizada que provocan brillo en las estructuras calcáreas; de esta manera fue posible visualizar los otolitos e identificar su posición dentro de la capsula ótica. Para su remoción se utilizaron finas agujas entomológicas. Siempre que fue posible, se extrajeron los pares de otolitos sagitta y lapillus. La larva se mantuvo húmeda constantemente con unas gotas de etanol para evitar su deshidratación. Una vez desprendidos los otolitos el fluido actuó como contenedor de los mismos, sobre el portaobjeto.

Una vez extraídos los otolitos, cada ejemplar fue devuelto a la muestra correspondiente. Los restos de etanol se extrajeron con papel absorbente, cuidando que los otolitos no fueran arrastrados por los flujos generados, debido a su pequeño tamaño. La fijación de los otolitos se realizó con una resina epóxica solidificante transparente. Para su colocación, se utilizó un pincel y se dejó caer una gota para evitar la succión de la muestra. Los otolitos se posicionaron cercanos unos a otros a modo de facilitar la posterior lectura en el microscopio. Una vez fijada la muestra, se le colocó una etiqueta autoadhesiva de identificación con numeración correlativa, lo que facilitó el orden de las lecturas al microscopio. La muestra analizada se compuso de un total de 102 ejemplares de *M. parvipinnis* y 43 ejemplares de *S. fuegensis*, de los cuales se extrajo el 96% de los otolitos

sagitta (97 pares y 3 otolitos individuales) y el 83% de los otolitos lapillus (80 pares y 10 otolitos individuales) para *M. parvipinnis* y el 82,5% de los otolitos sagitta (35 pares y un otolito) y el 74,4% de los otolitos lapilli (30 pares y cuatro otolitos individuales) para *S. fuegensis*.

Para las mediciones se utilizó un microscopio Leica DM 1000 con magnificación de 400 y 1000X, al que se le instaló la misma cámara digital Motic Moticom 2000®. Las imágenes se procesaron con el software Motic Images Plus 2.0 ML (Motic China Group Co. Ltd.), conectado a una PC.

A cada otolito se le midió el perímetro (PO, en μm), el área (AO, en μm^2) y el radio mayor promedio (RPO, en μm). Para la medición del perímetro y del área se delimitó el contorno sobre la imagen del otolito utilizando vectores que conformaron un polígono para el cual el software realizó el cálculo correspondiente. Para la medición del radio mayor promedio del otolito se efectuaron tres mediciones desde el núcleo hasta el borde y luego se promediaron. Los datos obtenidos se incorporaron a una base de datos. Todas las mediciones fueron hechas totalmente al azar respecto de la estación, el espécimen y la longitud.

El conteo de anillos de crecimiento se hizo por lectura directa bajo microscopio, por dos lectores. Uno de los lectores (A, sin experiencia en esta práctica) realizó tres lecturas de cada muestra hasta ir adquiriendo la familiarización con las mismas. Este proceso quedó reflejado en la homogeneidad que fueron adquiriendo las lecturas. Una vez logrado este aprendizaje, el segundo lector (B, con experiencia en esta práctica) chequeó aleatoriamente algunas muestras, a fin de corroborar la consistencia de las lecturas de ambos. Algunas lecturas, realizadas por el lector A, en las que se detectó una amplia variación se realizaron nuevamente, apelando a su experiencia adquirida y luego fueron chequeadas por el lector B. Para más detalles sobre la metodología de conteo y selección de microincrementos ver Anexo 1.

En los otolitos lapilli no fue posible realizar el conteo de anillos de crecimiento, debido a que los microincrementos no eran claramente visibles. Por lo tanto, se utilizó el valor de la lectura de los anillos de crecimiento para cada par de otolitos sagitta de ambas especies. Para determinar la existencia de diferencias significativas entre el número de microincrementos del otolito sagitta izquierdo y el derecho se realizó la prueba no paramétrica de rangos y signos de Wilcoxon (Peñalillo & Araya, 1996). Posteriormente, se consideró aleatoriamente el valor de la lectura de uno de los dos otolitos, cuando la

diferencia porcentual dentro del par fue menor o igual al 5% (Belluco *et al.*, 2004); cuando la diferencia superó este valor, la lectura se descartó. En los casos en que sólo se contó con información proveniente de uno de los dos, esta información se consideró válida (Brown *et al.*, 2004).

Análisis del crecimiento

Se realizaron diagramas de dispersión y se graficaron las curvas de mejor ajuste correspondientes a la función que representó la relación óptima entre la longitud estándar de las larvas y el área, el perímetro y el radio de los otolitos.

Para ambas especies, *Maurolicus parvipinnis* y *Sprattus fuegensis*, se asumió la formación diaria de anillos de microincrementos, que aunque no ha sido validada experimentalmente para estas especies, lo ha sido para muchas otras (Panella, 1971; Taubert & Coble, 1977; Campana & Neilson, 1981). Por lo tanto, se contó como un microincremento a cada par de bandas adyacentes, es decir a cada bloque compuesto por un anillo oscuro y uno claro, formado entre el núcleo y el borde del otolito (Taubert & Coble, 1977).

Para estudiar la relación entre la longitud y la edad de las larvas de *M. parvipinnis* y de *S. fuegensis* se ajustaron varios modelos de crecimiento (Anexo 2), el que mejor representó la relación fue el lineal, ajustado a través de un análisis de regresión lineal con variables auxiliares *dummy* (Searle, 1971; Draper & Smith, 1998). Cada variable auxiliar es una variable dicotómica que asume el valor 1 sólo para un nivel del factor de clasificación, y permiten incluir en el modelo de regresión lineal, variables de clasificación, por lo que los datos provenientes de las distintas especies y de los distintos sitios muestreados pueden ser analizados conjuntamente, mejorando la eficiencia en la estimación (mayor número de grados de libertad), además de permitir probar si el modelo encontrado para cada especie y ubicación presenta diferencias. A partir de este análisis se obtuvieron los coeficientes que permitieron obtener el modelo para cada especie en cada ubicación que predice la relación funcional entre las variables longitud y edad. La inclusión de variables auxiliares permite estimar la diferencia en la longitud promedio de los individuos, de acuerdo a la especie (*S. fuegensis* o *M. parvipinnis*) y a la ubicación (mar abierto, canales y fiordos, cabeza de fiordos) y al incluir en el modelo términos que involucren los productos entre las variables

auxiliares (especie y ubicación) y la variable independiente edad que permite establecer si la relación entre longitud y edad es diferente para las distintas especies y ubicaciones.

El modelo planteado fue el siguiente:

$$Y = \beta_0 + \beta_1 edad + \beta_2 D1 + \beta_3 D2 + \beta_4 edad * D1 + \beta_5 edad * D2 + \beta_6 D1 * D2 + \beta_7 D1 * D2 * edad$$

donde Y es la variable respuesta; edad es la variable cuantitativa que indica la edad estimada del individuo; D1 es la variable auxiliar que indica la especie en estudio y D2 es la variable auxiliar que indica la ubicación donde se realizó el muestreo. Se plantearon todas las interacciones posibles entre las variables involucradas, pero sólo se conservaron en el modelo final las que fueron significativas. En todos los casos se verificó el cumplimiento de los supuestos necesarios para realizar un análisis de este tipo.

Relación crecimiento variables ambientales de la columna de agua

Utilizando los datos provenientes del CTD, Bustos *et al.*, (2010), estimaron para noviembre de 2008 la densidad del agua para cada estación oceanográfica del área de estudio comprendida por el CIMAR 14. Mediante el cálculo de la ecuación de la frecuencia de Brunt Väisälä, N (frecuencia con que una parcela desplazada verticalmente oscilará en un entorno estáticamente estable) encontraron que las estaciones oceanográficas situadas en zonas directamente influenciadas por el mar abierto fueron menos estables, en cuanto a estratificación vertical de la columna de agua (Frecuencia de Brunt Väisälä, $N \sim 0,05$ rad/s) que las situadas en los canales y fiordos (valor máximo $N \sim 0,1$ rad/s) y en la cabeza de los fiordos y cerca del río Baker (valor máximo $N \sim 0,25$ rad/s). Esto permitió la clasificación de las estaciones oceanográficas en estaciones ubicadas en zonas estratificadas (ZE) y ubicadas en zona de mezcla (ZM); de esta manera se incluyeron en el modelo de Regresión Lineal con variables auxiliares *dummy* como un factor más denominado “ubicación”, lo que permitió observar si la relación entre longitud y edad fue diferente para las distintas ubicaciones.

Análisis del estado de condición (fluctuaciones de la simetría bilateral)

Se calcularon y compararon índices de asimetría fluctuante (AF) para establecer la existencia de diferencias significativas en el estado de condición inter e intraespecífico de las larvas de *M. parvipinnis* y *S. fuegensis* recolectadas en estaciones oceanográficas con

condiciones ambientales contrastantes. Por lo tanto, el posterior análisis se realizó sobre grupos de estaciones ubicadas en zonas en las que la columna de agua se presentó estratificada (ZE) y grupos de estaciones en las que la columna de agua se presentó más mezclada (ZM), quedando de esta manera ocho muestras diferentes sobre las cuales se trabajó:

Especie	Par de otolitos	Ubicación	Muestra
<i>M. parvipinnis</i>	Sagita	ZM	1
		ZE	2
	Lapilli	ZM	3
		ZE	4
<i>S. fuegensis</i>	Sagita	ZM	5
		ZE	6
	Lapilli	ZM	7
		ZE	8

Previo al cálculo de los índices se realizaron los análisis necesarios, para establecer la presencia o ausencia de asimetría fluctuante (AF).

En primer lugar se procedió a verificar la ausencia de antisimetría (AS), para esto se determinó que la distribución de la diferencia en el valor de la variable radio del otolito (RO) entre el lado derecho e izquierdo (Dif D – I) no fuera platicúrtica. Es decir, se verificó que el coeficiente de curtosis (g^2) de la distribución fuera igual o mayor a cero. Antes de someter los datos a estos análisis se procedió a identificar datos extremos ('outliers') usando gráficos de dispersión de residuales de acuerdo a procedimientos estándar (Palmer & Strobeck, 2003).

El error de medición se analizó mediante los métodos de Palmer & Strobeck (1986, 2003), y Palmer (1994), para lo que se aplicó un análisis de varianza de medidas repetidas mixto para cada muestra, usando el siguiente modelo estadístico: $Y_{ijk} = \mu + L_i + I_j + LI_{ij} + e_{k(ij)}$, donde Y_{ijk} es la k medida repetida de la variable Y (radio) dentro del lado i del individuo j , μ es la media poblacional, L_i es el efecto fijo del lado i , I_j es el efecto aleatorio de individuo j , LI_{ij} es el efecto aleatorio de la interacción del lado i con el individuo j , y $e_{k(ij)}$ es el error residual (varianza de las medidas repetidas). Un efecto significativo del factor lado (L) indica la presencia de asimetría direccional (AD) y permite poner a prueba la hipótesis de si la diferencia $Dif_{.1} = \text{lado derecho} - \text{lado izquierdo}$, es distinta de cero, esto es equivalente a realizar una prueba t de Student de dos colas. Un efecto significativo del

factor 'individuo' (I) indica que las diferencias entre individuos son mayores que el error de medición (EM), y un efecto significativo del término de interacción LI , es una prueba estadística para determinar si los distintos tipos de asimetrías son más grandes que el EM. Para estudiar el error de medición solo se utilizó la variable radio (μm) dado que fue la única variable para la cual se realizaron mediciones con réplicas.

Por último, se procedió complementariamente a aplicar el siguiente modelo de ANOVA mixto de tres vías para las variables radio (RO), perímetro (PO) y área (AO), completo o reducido si las interacciones de segundo o tercer orden no fueron significativas, para determinar si el crecimiento del otolito se vio afectado por la especie y la ubicación. El modelo aplicado fue el siguiente:

$$Y_{mkljk} = \mu + L_i + E_j + S_k + I(ES)_{l(jk)} + L_{ij} + LE_{ij} + LS_{ik} + ES_{jk} + LES_{ijk} + LI(ES)_{il(jk)} + e_{l(jk)}$$

donde, Y_{mkljk} es la m medida repetida de la variable respuesta en el lado i del individuo l de la especie j en la ubicación k , μ es la media poblacional, L_i es el efecto fijo del lado i , E_j es el efecto fijo de la especie j , S_k es el efecto fijo de la ubicación k , I es el efecto aleatorio del individuo l dentro de la especie j y en la ubicación k y $e_{l(jk)}$ es el error residual (varianza de las medidas repetidas) y los otros términos corresponden a las respectivas interacciones de segundo y tercer orden. Se comprobó que se cumplieran las presunciones de normalidad y homogeneidad de varianzas de los residuos. Luego se realizaron pruebas de diferencias de media de a pares de Tukey, con el nivel de significación corregido por Bonferroni (Hsu, 1996). Todas las pruebas estadísticas se corrieron con el software R (R Developmental Core Team, 2009) e Infostat (Infostat, 2008).

Por último se calcularon los índices de AF: VAR (D-I) propuesto por Palmer (1994) y $\Sigma(|Di-Ii|)/N$ propuesto por Møller & Swaddle (1997), para cada una de las ocho muestras con las que se trabajó y posteriormente se analizaron comparativamente.

RESULTADOS

Relación del crecimiento somático con el crecimiento de otolito

Las larvas de *Maurolicus parvipinnis* capturadas en el sur de Chile en la zona de fiordos y canales (46°48'S – 50°09'S) durante la primavera del año 2008, presentaron una estructura de tamaños comprendida entre 4,13 y 15,10 mm de longitud estándar (LE). Para las larvas de *Sprattus fuegensis* el rango de variación fue desde 5,44 mm a 20,47 mm de LE. En los otolitos sagitta de las larvas de *M. parvipinnis* (Fig. 2) se identificó un mínimo de 1 y un máximo de 71 microincrementos, para las de *S. fuegensis* el número mínimo de microincrementos fue de 1 y el máximo de 27.

En las larvas de menor LE de ambas especies resultó dificultoso diferenciar entre el par sagitta y el par lapillus durante el proceso de extracción, debido a su similitud en el tamaño. Cuando se trató de larvas de mayor LE la diferencia de tamaño entre los pares se acentuó más claramente a favor del par sagitta, sobre todo en las larvas de *Maurolicus parvipinnis*. La mayoría de los otolitos extraídos presentaron un buen estado de conservación en ambas especies. Su forma redondeada se fue modificando en las larvas de mayor tamaño en las que se tornó oval. En dos de las larvas de *M. parvipinnis* se identificó la presencia de núcleos dobles en uno de los otolitos sagitta componentes del par.

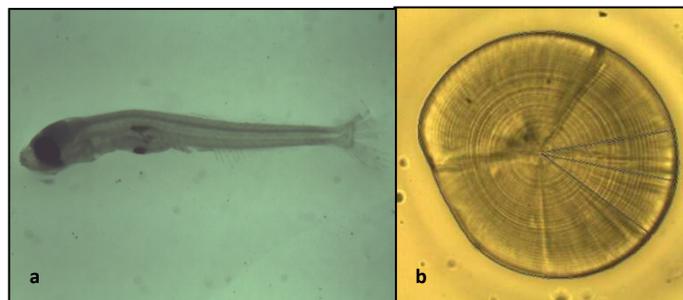


Figura 2.- (a) Larva y (b) otolito sagitta de *Maurolicus parvipinnis*.

Se encontraron relaciones altamente significativas entre el tamaño de las larvas (longitud estándar, LE) y el tamaño del otolito (área AO, perímetro PO y radio RO), en el caso de *M. parvipinnis*: $R^2 > 0,8$ para el otolito sagitta y $R^2 > 0,6$ para el lapillus; para *S. fuegensis*, $R^2 > 0,8$ para el otolito sagitta y $R^2 > 0,7$ para el lapillus. Las funciones exponenciales fueron las que mejor representaron estas relaciones, excepto para el otolito lapillus de *Sprattus fuegensis* donde la función de mejor ajuste fue lineal. El área del otolito, presentó para ambas especies un mejor ajuste a la función exponencial para el

otolito sagitta (*M. parvipinnis* R^2 0,82, *S. fuegensis* R^2 0,88) que para el lapillus (*M. parvipinnis* R^2 0,62, *S. fuegensis* R^2 0,76). En relación a la ecuación que representa el ajuste de la curva, se observó para el otolito sagitta de *M. parvipinnis* (Fig. 3) un exponente mucho mayor que para el lapillus, representado en la pendiente de la curva (más pronunciada para el sagitta que para el lapillus) que indicó comparativamente que un otolito creció más rápido que el otro. En el caso de *S. fuegensis*, la diferencia es aún más pronunciada debido a que el mejor ajuste para el lapillus lo representó un modelo lineal y no uno exponencial (Fig. 4).

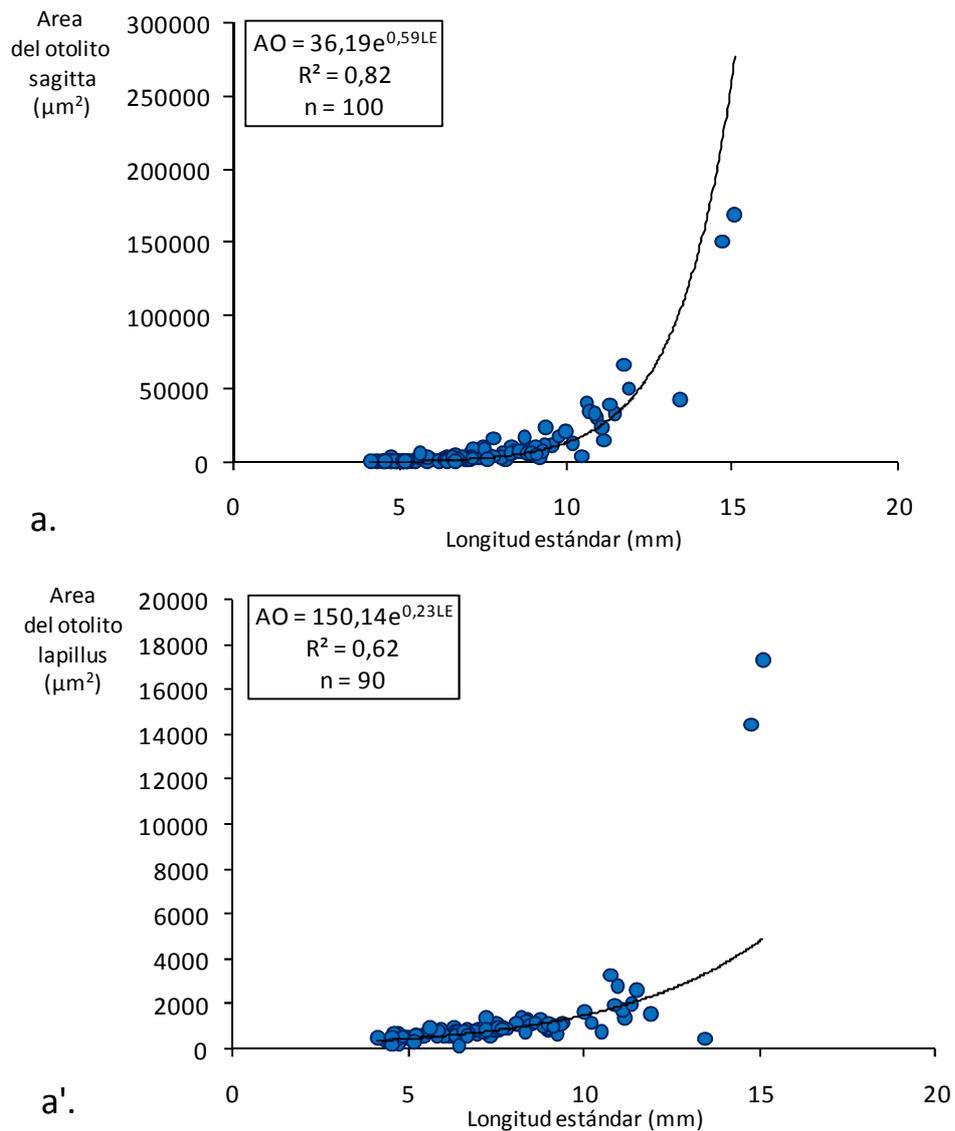


Figura 3.- Ajuste exponencial entre el área del otolito **a.** sagitta y **a'.** lapillus y la longitud estándar de las larvas de *M. parvipinnis*.

En cuanto al crecimiento del otolito medido como área, tanto en el otolito sagitta como en el lapillus se observó un comportamiento diferenciado de acuerdo a su ubicación en el área de estudio para ambas especies (ANOVA, sagitta $p= 0,0017$, lapilli $p=0,0246$). Si bien, para las larvas recolectadas en las estaciones oceanográficas donde la columna de agua presentó una marcada estratificación (ZE) el área del otolito sagitta, no difirió significativamente entre las dos especies (ANOVA, $p=0,8697$); el área del par lapilli si presentó diferencias en el valor promedio entre especies ($p=0,0129$), siendo *M. parvipinnis* (Mp) quien presentó el mayor valor promedio (Mp=831,76 μm^2 , Sf=524,80 μm^2).

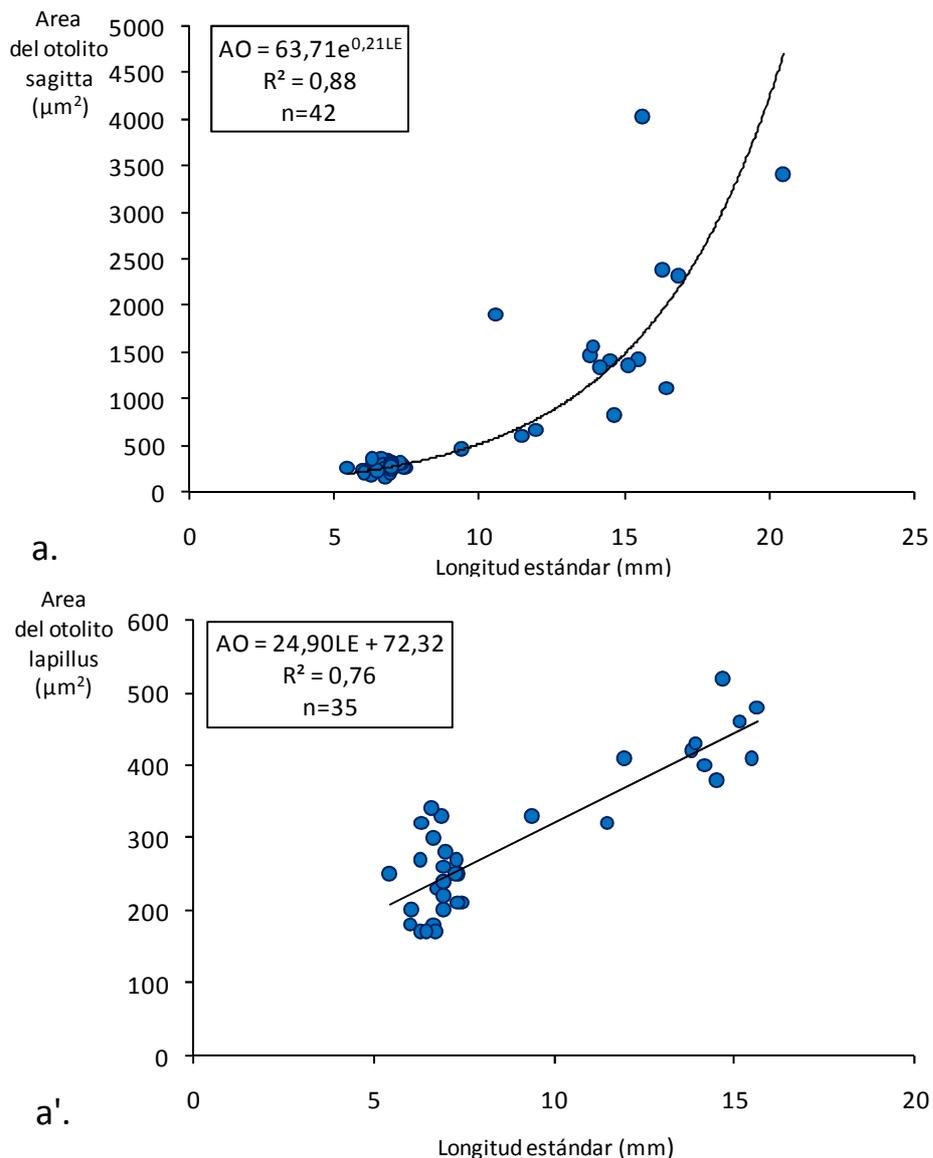


Figura 4.- Ajuste exponencial entre el área del otolito **a.** sagitta y **a'.** lapillus y la longitud estándar de las larvas de *S. fuegensis*.

Por otra parte, para las larvas recolectadas en las estaciones donde la columna de agua se presentó más mezclada (ZM), la variable presentó diferencias significativas en ambos pares (sagitta y lapilli $p < 0.0001$), siendo *M. parvipinnis* la especie que mayor área promedio presentó en ambos pares de otolitos: sagitta (Mp=2398,83 μm^2 vs. Sf=489,77 μm^2) y lapilli (Mp=812,83 μm^2 vs. Sf=316,22 μm^2).

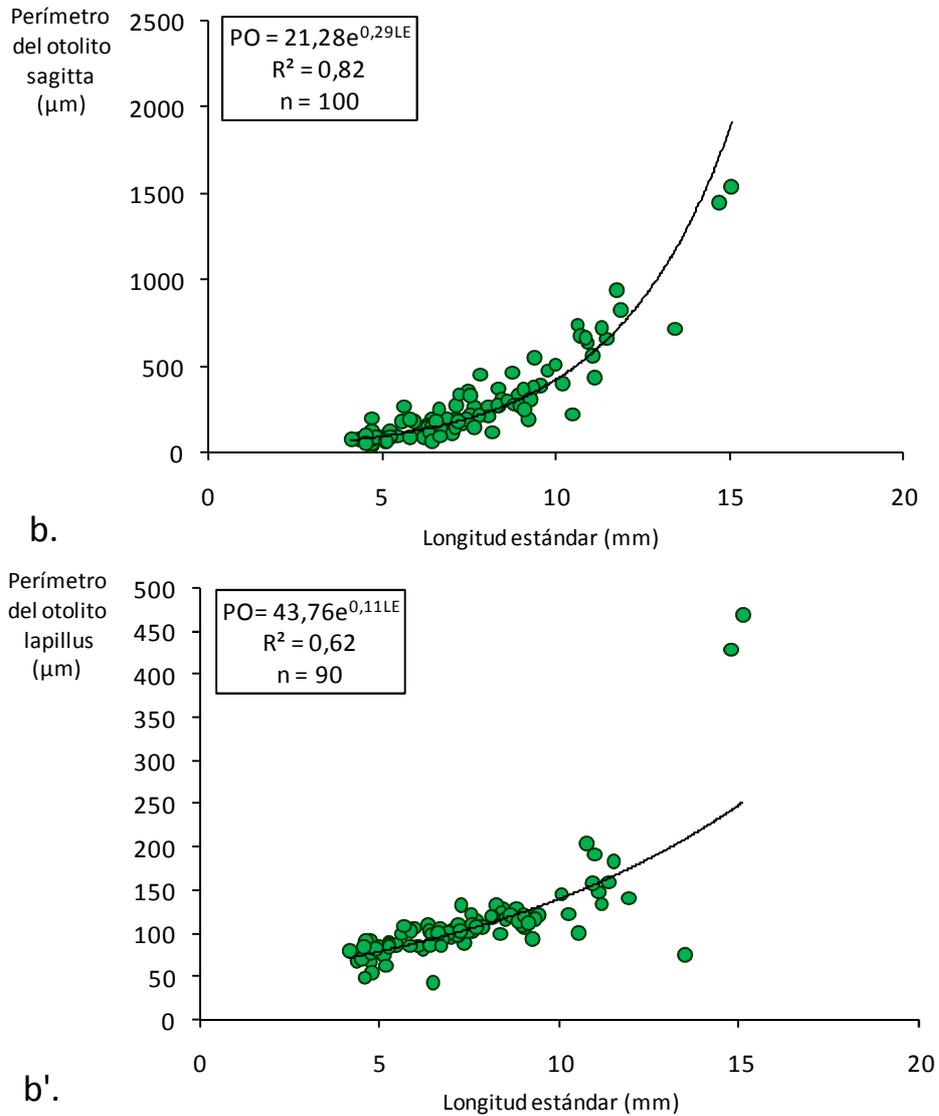


Figura 5.- Ajuste exponencial entre el perímetro del otolito **b.** sagitta y **b'.** lapillus y la longitud estándar de las larvas de *M. parvipinnis*.

Respecto al perímetro del otolito, si bien al igual que para el área la correlación entre las variables (perímetro del otolito/longitud estándar) resultó más significativa para el otolito sagitta (*M. parvipinnis* R² 0,82; *S. fuegensis* R² 0,88) que para el lapillus (*M. parvipinnis* R² 0,62; *S. fuegensis* R² 0,72), la diferencia en el valor del exponente de la

ecuación entre un otolito y otro no fue tan importante como para el área, para el caso de *M. parvipinnis* (Fig. 5); coincidentemente, las pendientes de las curvas no fueron tan pronunciadas. Para *S. fuegensis* se identificó la misma situación que para el área (Fig. 6), dado que el mejor ajuste para el lapillus resultó ser el lineal y no el exponencial.

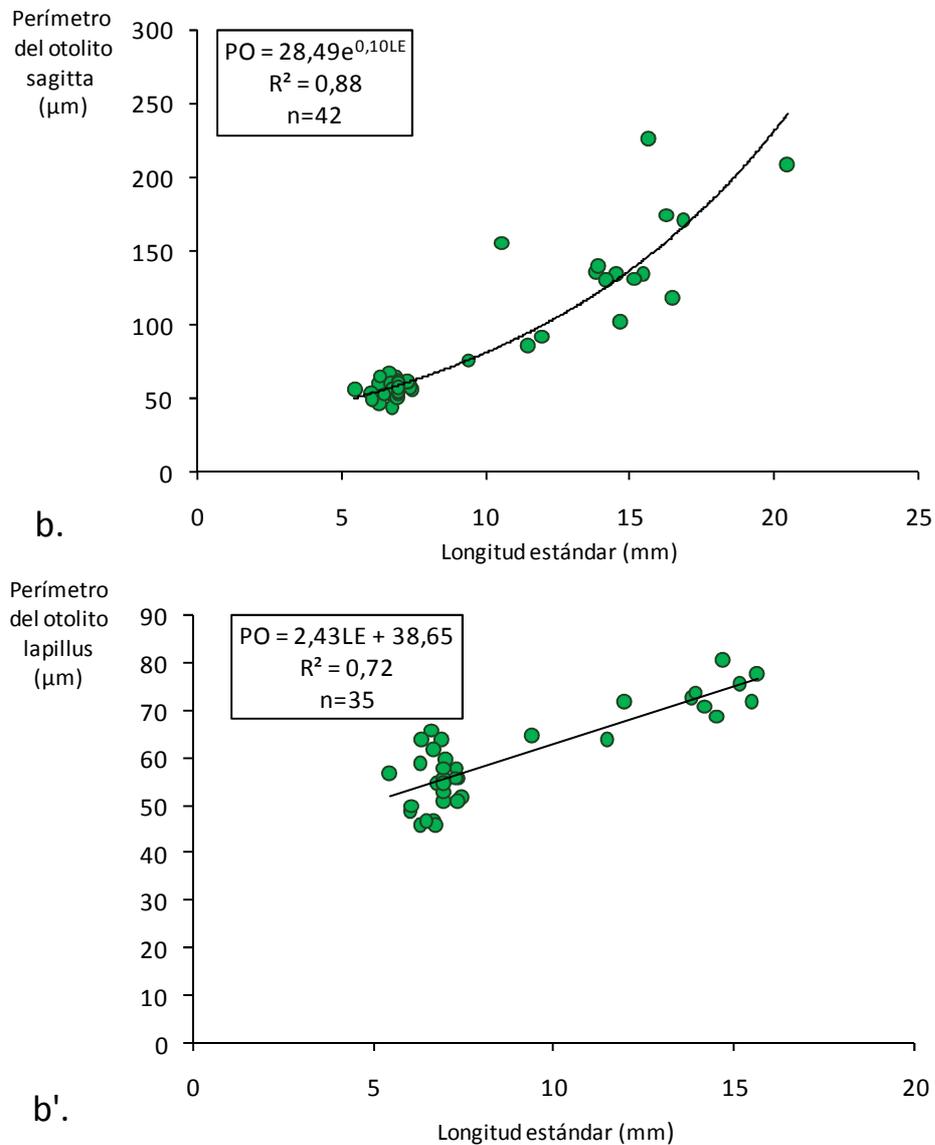


Figura 6.- Ajuste exponencial entre el perímetro del otolito **b.** sagitta y **b'.** lapillus y la longitud estándar de las larvas de *S. fuegensis*.

En cuanto al crecimiento del otolito medido en base al perímetro, para el lapillus solo se encontraron diferencias significativas en relación a la especie ($p < 0,0001$), siendo *M. parvipinnis* quien presentó el mayor valor promedio ($M_p = 100\mu\text{m}$, $S_f = 58,88\mu\text{m}$). Sin embargo para el otolito sagitta se identificó un comportamiento diferenciado de la variable de acuerdo a la ubicación de las larvas en el área de estudio, si bien en las ZE no presentó

diferencias significativas, en las ZM, *M. parvipinnis* presentó un valor promedio mayor que *S. fuegensis* (Mp=169,82µm, Sf=70,79µm).

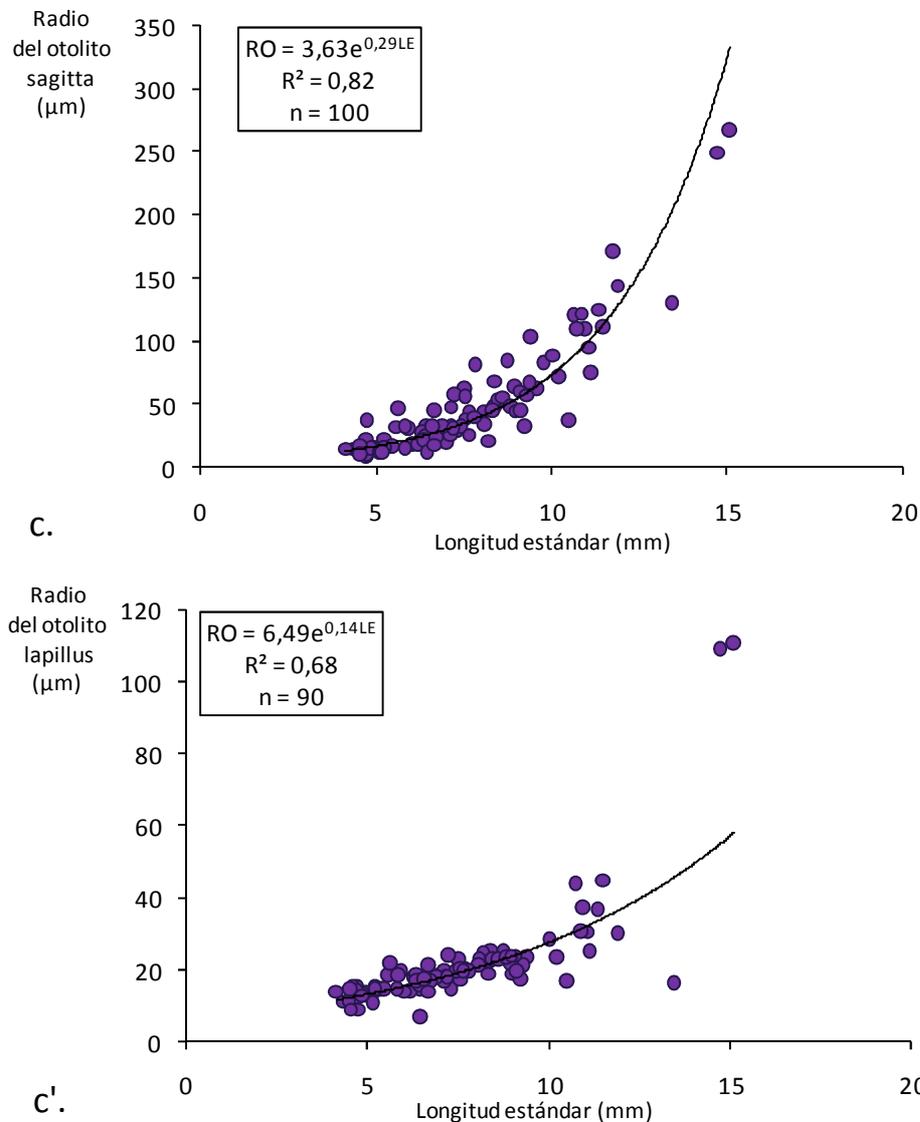


Figura 7.- Ajuste exponencial entre el perímetro del otolito c. sagitta y c'. lapillus y la longitud estándar de las larvas de *M. parvipinnis*.

Por su parte el radio del otolito también presentó regresiones más significativas para el sagitta (*M. parvipinnis*, $R^2 = 0,82$; *S. fuegensis*, $R^2 = 0,68$) que para el lapillus (*M. parvipinnis* $R^2 = 0,86$; *S. fuegensis* $R^2 = 0,71$) en ambas especies. Al igual que para las otras dos variables, para *M. parvipinnis* la pendiente indicó un mayor crecimiento del sagitta en comparación con el lapillus (Fig. 7). Para el lapillus de *S. fuegensis* el mejor ajuste fue lineal (Fig. 8).

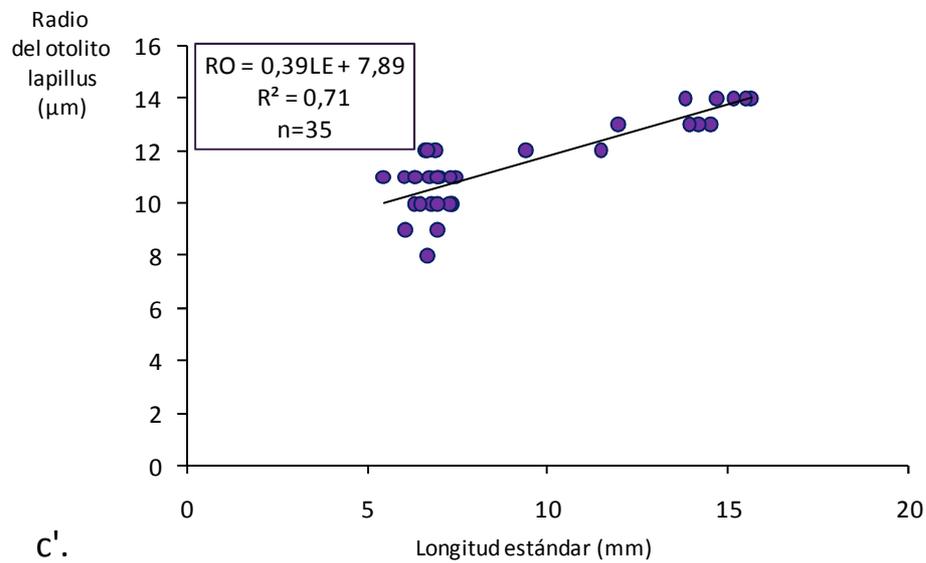
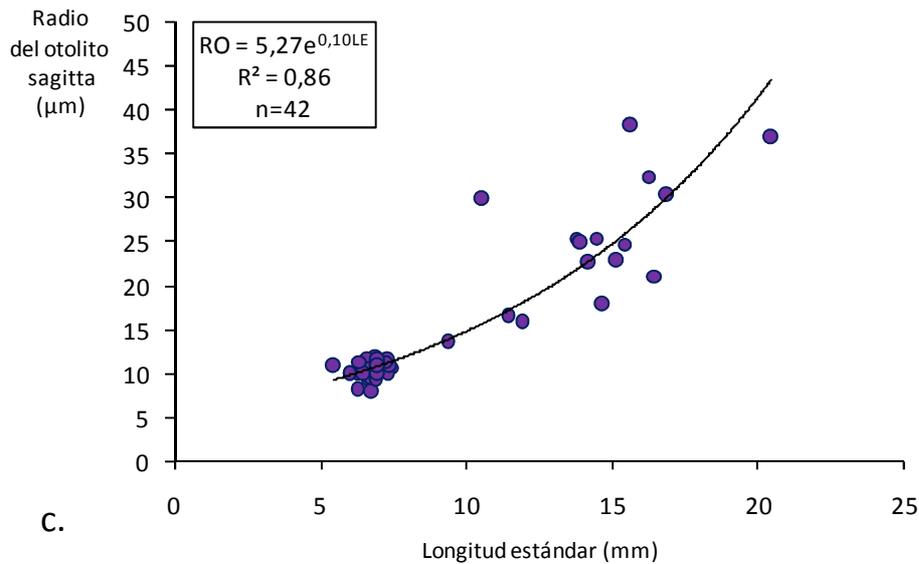


Figura 8.- Ajuste exponencial entre el perímetro del otolito c. sagitta y c'. lapillus y la longitud estándar de las larvas de *S. fuegensis*.

Respecto del crecimiento del otolito medido a través del radio, en el par sagitta de ambas especies se observó un comportamiento diferenciado de acuerdo a la ubicación en el área de estudio ($p=0,0332$), observándose que en las estaciones oceanográficas en las que la columna de agua se presentó estratificada (ZE) el radio promedio no difirió significativamente entre las dos especies ($p=0,3219$) mientras que en las zonas donde la columna de agua se exhibió más mezclada (ZM) si presentó diferencias significativas ($p<0,0001$), siendo *M. parvipinnis* la especie que mayor radio presentó ($32,35\mu\text{m}$ vs. $12,88\mu\text{m}$). En cambio para el par lapilli solo se observaron diferencias en el radio de acuerdo a la especie ($p<0,0001$), ya que entre las distintas zonas del área de estudio se

observó un comportamiento similar para la variable ($p=0,2866$). *M. parvipinnis* presentó nuevamente un radio promedio mayor que *S. fuegensis* ($Mp=18,62\mu\text{m}$ vs. $Sf=11,74\mu\text{m}$).

Análisis y comparación del crecimiento interespecífico

Para la estimación de la tasa de crecimiento se trabajó indistintamente con la denominación otolitos y no se realizó la diferenciación entre el otolito derecho y el izquierdo, debido a que no se encontraron diferencias significativas entre el otolito izquierdo y el derecho de un mismo par (Prueba de Wilcoxon de los rangos signados, $P>0.05$ para ambas especies).

La relación lineal encontrada entre la longitud estándar (LE) de las larvas de ambas especies y la edad en días, expresada como el número de microincrementos identificados en el otolito sagitta, fue altamente significativa (Análisis de Regresión con variables *dummy*, $F=223.57$, $P<0,0001$). Se estimó una tasa de crecimiento diario promedio de 0,13 mm/día para *M. parvipinnis* (Fig. 9) y una de 0,44 mm/día para *S. fuegensis* (Fig. 10). La tasa de crecimiento diario promedio, representada por la pendiente de las rectas, presentó diferencias significativas entre las especies (Análisis de Regresión con variables *dummy*, $F=71,68$, $p<0,0001$), indicando que al menos en longitud *S. fuegensis* crece más rápido que *M. parvipinnis*.

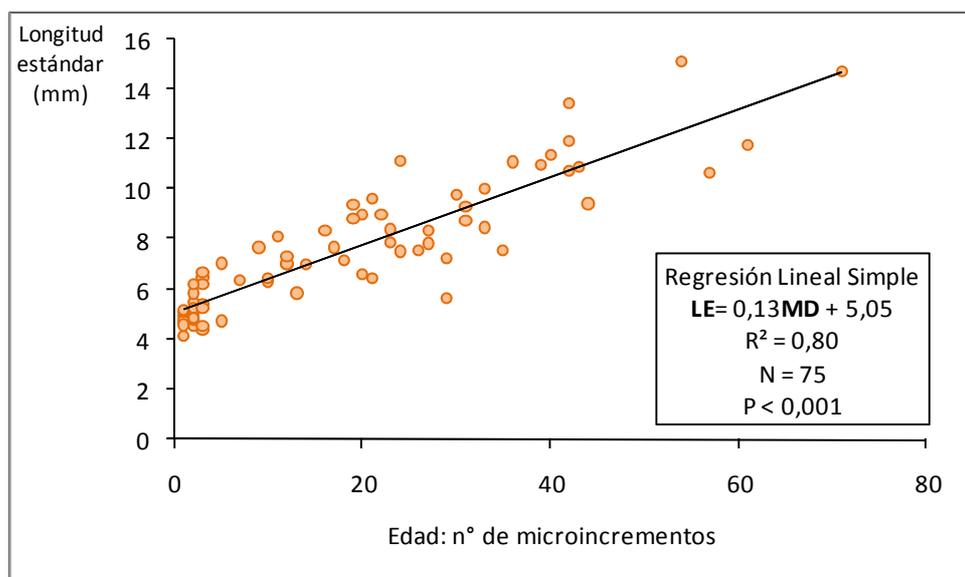


Figura 9.- Regresión de mejor ajuste por método de Mínimos Cuadrados. La pendiente (b) de la ecuación $y = a + bx$ representa la tasa de crecimiento diario de *M. parvipinnis*.

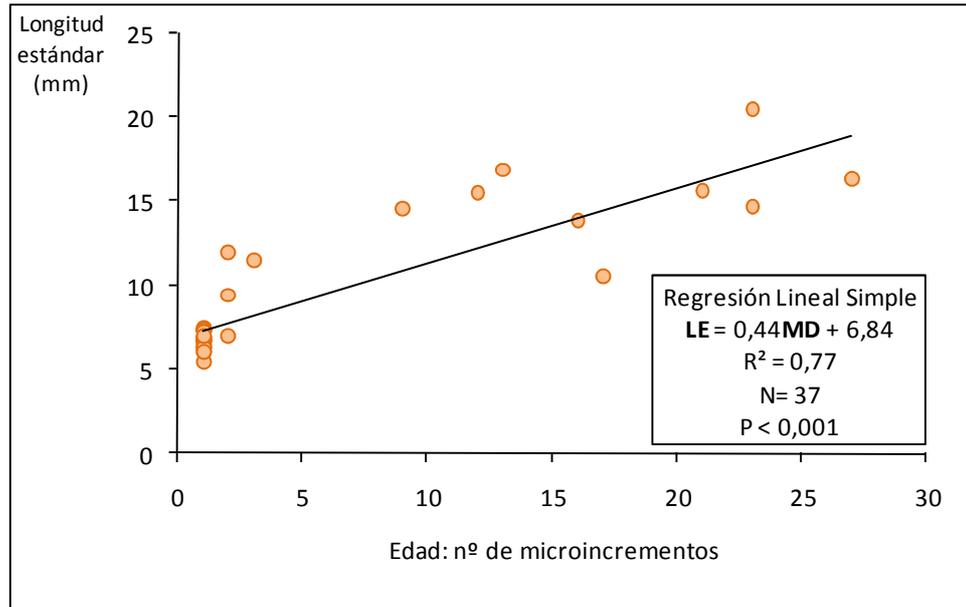


Figura 10.- Regresión de mejor ajuste por método de Mínimos Cuadrados. La pendiente (b) de la ecuación $y = a + bx$ representa la tasa de crecimiento diario de *S. fuegensis*.

Análisis y comparación del crecimiento intraespecífico

La tasa de crecimiento estimada para *M. parvipinnis* fue de 0,10 mm/día para las larvas recolectadas en las estaciones oceanográficas ubicadas en zonas donde la columna de agua presentó marcada estratificación (ZE) y de 0,14 mm/día en zonas donde la columna de agua se presentó más mezclada (ZM) (Análisis de Regresión Lineal Simple: $F=35,99$, $p<0,0001$ para zonas estratificadas y $F=83,54$, $p<0,0001$ para zonas de mezcla), a su vez las larvas de distintos tamaños, fueron recolectadas en toda la zona de estudio independientemente de la estratificación de la columna de agua, es decir tanto en zonas de mezcla (ZM) como en zonas estratificadas (ZE) (Fig. 11). Por lo tanto, a pesar de la variabilidad ambiental de la columna de agua y aunque en forma aparente larvas crecerían más en la zona estratificada, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la tasa de crecimiento intraespecífica (Análisis de Regresión con variables *dummy*, $F=2,60$, $P = 0,110$).

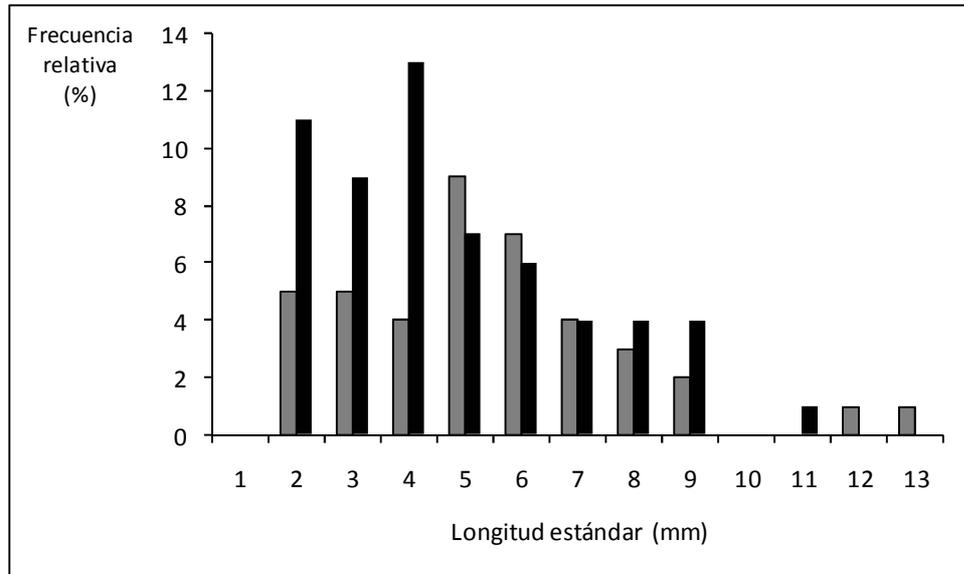


Figura 11.- Distribución de tamaño de larvas de *M. parvipinnis*: ■ larvas recogidas en zonas de mezcla (ZM), ▒ larvas recogidas en zonas estratificadas (ZE).

Para *S. fuegensis* se estimó una tasa de crecimiento de 0,42 mm/día para las larvas en muestreadas en zonas estratificadas y de 0,36 mm/día para las larvas en muestreadas en zonas de mezcla (Análisis de Regresión Lineal Simple: $F=81,09$, $p=0,012$ para zonas estratificadas y $F=95,18$, $p<0,0001$ para zonas de mezcla). En lo que respecta a su distribución, la mayor abundancia de larvas se registró en estaciones ubicadas en zonas de canales abiertos donde la columna de agua se presentó bien mezclada. El 61% de las larvas de *S. fuegensis* fueron recolectadas en una zona cercana a la boca de los senos Penguin y Europa, donde se situó la estación oceanográfica número 40, registrada en zona de canales (Fig. 12).

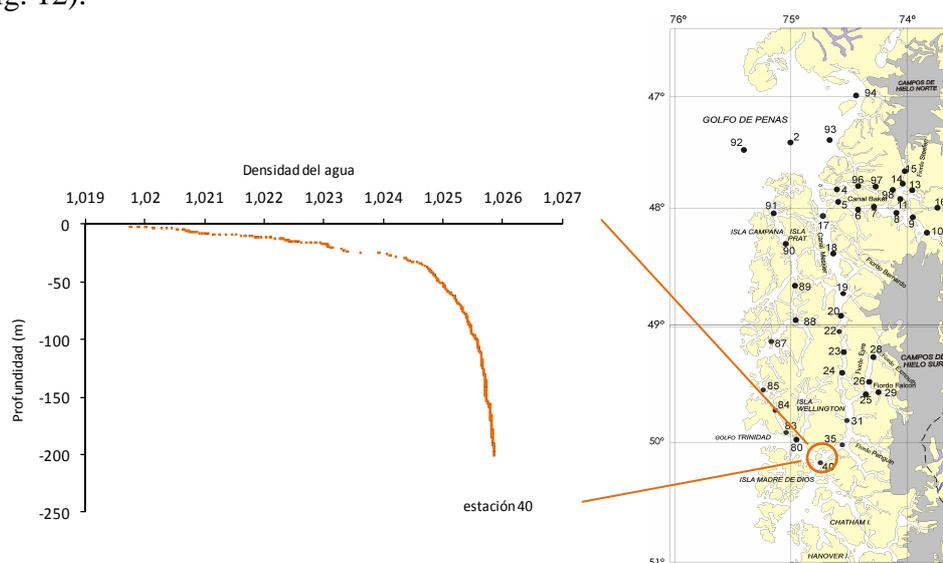


Figura 12.- Posición de la estación oceanográfica número 40 en el área de estudio. Perfil de densidad del agua, según mediciones del CTD.

Por su parte las larvas de menor tamaño fueron recolectadas con mayor frecuencia en aguas con un menor grado de estratificación y las de mayor tamaño, aunque con una abundancia muy reducida, se encontraban en zonas de marcada estratificación de la columna de agua (Fig. 13). A pesar de la variabilidad ambiental y de la aparente diferencia en la tasa de crecimiento intraespecífica, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el crecimiento larval (Análisis de Regresión con variables *dummy*, $F=2,60$, $p=0,1101$).

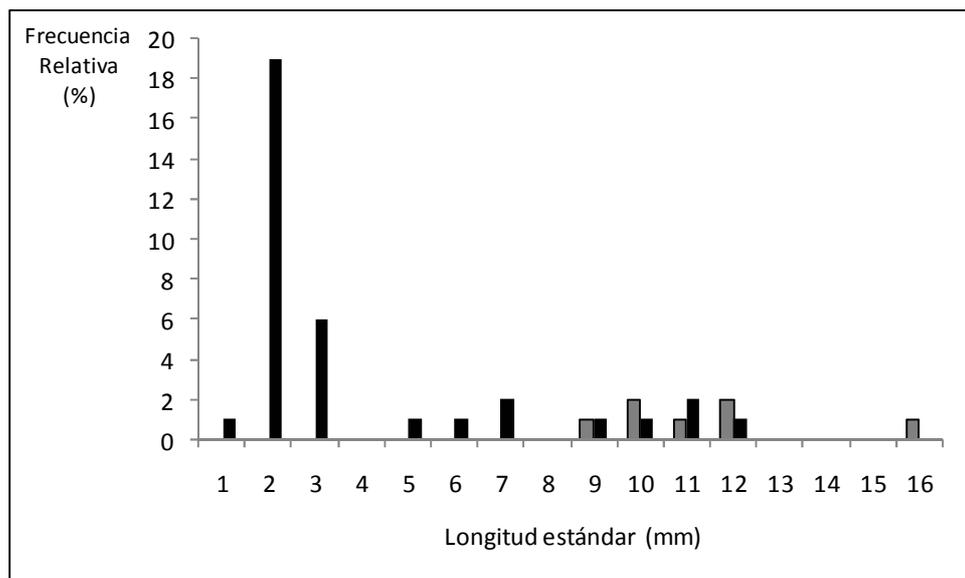


Figura 13.- Distribución de tamaño de larvas de *S. fuegensis*: ■ larvas recogidas en zonas de mezcla (ZM), ■ larvas recogidas en zonas estratificadas (ZE).

Condición: tipos de asimetrías y error de medición

Se identificó la presencia de Asimetría Fluctuante (AF) ideal (Fig. 14a) dado que la distribución de frecuencias de la Diferencia 1 (lado derecho – lado izquierdo, D-I) presentó distribución normal (prueba de Shapiro-Wilks modificado, $p>0,05$) en seis de las ocho muestras analizadas (muestras 1 y 2, ver pág. -- materiales y métodos) y el valor de la media aproximado a cero (Prueba t para una media, $p>0,05$) en siete de las ocho muestras analizadas (muestra 5, ver pág. 12 materiales y métodos). Por lo tanto, los valores de curtosis no fueron significativamente distintos de cero ($g^2 = 0 \pm 0.5$) verificando la ausencia de antisimetría (Fig. 14c).

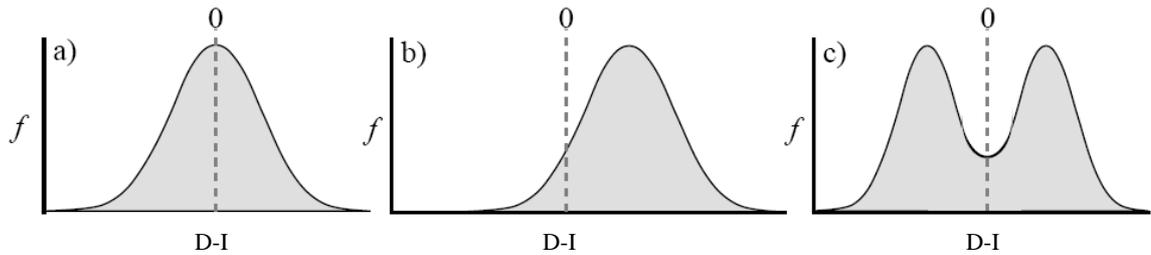


Figura 14.- Distribución de frecuencias de las asimetrías con signo (D-I, lado derecho menos lado izquierdo) en organismos bilaterales: a) asimetría fluctuante (AF), b) asimetría direccional (AD) y c) antisimetría (AS), distribución bimodal o platicúrtica. Modificado de Palmer (2004).

El error de medición (que sólo fue calculado para la variable radio del otolito, debido a que fue la única para la cual se hicieron mediciones con réplicas) no fue significativo para ninguna de las muestras, excepto para el otolito lapillus de las larvas *S. fuegensis* recolectadas en zonas estratificadas (Tabla 1). Se descartó la presencia de asimetría direccional (Fig. 14b) en siete de las ocho muestras analizadas (muestra 5, ver pág. 12 materiales y métodos), ya que sólo en un caso se identificó un efecto significativo del factor lado correspondiente al modelo de Análisis de Varianza de medidas repetidas mixto que fue puesto a prueba que permitió poner a prueba la hipótesis de si la diferencia $Dif-1 = \text{lado derecho} - \text{lado izquierdo}$, es distinta de cero (Tabla 1).

TABLA 1

Valores de significación estadística del Análisis de Varianza de medidas repetidas mixto para las ocho muestras estudiadas.

Especie	Ubicación	Par	Lado		Individuo		Lado*Individuo	
			F	P	F	P	F	P
<i>M. parvipinnis</i>	Zona de mezcla	Sagitta	0,00	0,9883	5,22	<0,0001	4,51	<0,0001
		Lapilli	0,56	0,4602	4,76	<0,0001		
	Zona estratificada	Sagitta	1,16	0,2876	4,35	<0,0001	3,95	<0,0001
		Lapilli	0,85	0,3641	4,04	<0,0001	3,84	<0,0001
<i>S. fuegensis</i>	Zona de mezcla	Sagitta	6,61	0,0147	4,08	<0,0001	3,56	0,0002
		Lapilli	1,57	0,2223	3,28	0,0005	2,85	0,0022
	Zona estratificada	Sagitta	2,24	0,1854	1,70	0,0444	1,65	0,049
		Lapilli	0,05	0,8397	0,80	0,2117	0,77	0,2203

Índices de asimetría

A pesar de que en las pruebas previas de comprobación de la presencia de asimetría fluctuante (AF) las muestras 1 y 2 correspondientes al otolito sagitta de *M. parvipinnis* en zonas de mezcla y en zonas estratificadas no presentaron distribución normal, el resultado

de los índices se consideró como válido, dado que ante un tamaño de muestra grande ($n > 30$), menos importante es asegurar este supuesto (normalidad) ya que las técnicas con las que posteriormente se continuó el análisis de los datos, como el ANOVA suelen ser bastante “robustas” comportándose bien respecto a transgresiones al supuesto de normalidad (Bellon, 2010).

Sin embargo, el resultado de los índices basado en la muestra número 5 y número 8 no se consideró como válido dado que, de acuerdo a los análisis previos, para el otolito sagitta de *S. fuegensis* el ANOVA mixto de tres vías arrojó un efecto significativo del factor lado, que podría indicar la presencia de asimetría direccional (Fig. 14b), quedando su análisis fuera de los objetivos del presente estudio. Por último, para la muestra número 8 correspondiente al otolito lapillus de *S. fuegensis* se identificó un error de medición superior a las diferencias encontradas entre el lado derecho e izquierdo del carácter medido, en este caso el radio del otolito.

Por la tanto, se consideró el resultado de los índices de las muestras 1, 2, 3, 4, 6 y 7 (ver pág. 13 de materiales y métodos), según los cuales *M. parvipinnis* presentó mayores niveles de asimetría que *S. fuegensis* para ambos pares de otolitos en las distintas zonas del área de estudio. Ambas especies presentaron en el par sagitta índices de asimetría fluctuante más elevados que en el par lapilli. Para el otolito sagitta de *M. parvipinnis* los índices indicaron mayores niveles de asimetría fluctuante en zonas estratificadas (ZE) que en zonas de mezcla (ZM), lo que indica por tanto la influencia de la componente ambiental en la asimetría de los otolitos (Tabla 2 y 3).

TABLA 2
Índices de asimetría fluctuante.

Especie	Par de otolitos	Ubicación	Índice de AF
			$\frac{\sum (D_i - I_i)}{N}$
<i>M. parvipinnis</i>	Sagita	ZM	1,94
		ZE	2,19
	Lapilli	ZM	1,30
		ZE	1,37
<i>S. fuegensis</i>	Sagita	ZM	1,05
		ZE	1,28
	Lapilli	ZM	0,69
		ZE	0,75

TABLA 3
Índices de asimetría fluctuante.

Especie	Par de otolitos	Ubicación	Índice de AF
			VAR (D-I)
<i>M. parvipinnis</i>	Sagita	ZM	13,14
		ZE	15,20
	Lapilli	ZM	4,12
		ZE	3,12
<i>S. fuegensis</i>	Sagita	ZM	1,27
		ZE	1,90
	Lapilli	ZM	0,93
		ZE	0,91

DISCUSIÓN

En los estudios sobre el crecimiento de los peces generalmente se asume la existencia de una proporcionalidad entre el crecimiento somático y el del otolito (Araya & Cubillo, 2002). Este supuesto habitualmente no se demuestra directamente, sino a través de correlaciones empíricas (Morales-Nin, 2000). Debido a que los otolitos funcionan como baroreceptores, se asume que incrementan en tamaño en proporción al crecimiento del pez y como continúan creciendo bajo las más variables condiciones de crecimiento somático, ha habido gran interés en el uso potencial de los mismos como un registro cronológico del crecimiento individual, capaz de mantener la integridad de la información (Morales-Nin, 2000). Los ajustes exponenciales, entre la longitud de las larvas y el área, el perímetro y el radio del otolito, obtenidos en el presente estudio ratifican, al igual que varios trabajos que también han encontrado correlaciones positivas (Wilson & Larkin 1982; Campana & Neilson 1985; Belluco *et al.*, 2004; Brown *et al.*, 2004; Baretto *et al.*, 2005), la existencia de dicho acoplamiento entre el crecimiento somático de los peces y el crecimiento del otolito.

Por otra parte, si se considera que los otolitos de *M. parvipinnis* siempre fueron de mayor tamaño que los de *S. fuegensis*, los resultados confirman la hipótesis que establece que aquellas larvas de peces que crecen rápido tienden a tener otolitos pequeños y viceversa (Takasuka *et al.*, 2008). Por otra parte, el hecho de que el otolito sagitta siempre fue de mayor tamaño que el lapillus y que por tal razón lapillus no pudo ser usado para la estimación de la edad dado que los microincrementos no eran claramente visibles, también sostiene la hipótesis de que el otolito sagitta es de mayor tamaño que el lapillus (García *et al.*, 2004); sin embargo algunos autores mencionan que por ejemplo para los siluriformes es mejor trabajar con el lapillus (Mollo, 1981) y por lo tanto se considera que para complementar el trabajo es recomendable utilizar los tres tipos de otolitos de ser posible (García *et al.*, 2004).

En cuanto a la estimación de parámetros de crecimiento mediante el uso de las marcas de formación diaria en otolitos, son cada vez más numerosos los estudios que incorporan esta metodología (Belluco *et al.*, 2004; Brown *et al.*, 2004; González *et al.*, 2005; Alvarez & Cotano, 2005; Sánchez-Iturbe *et al.*, 2006). Si bien dentro del plazo de la presente tesina, no fue posible realizar la validación experimental de la formación diaria de los microincrementos, los resultados obtenidos se sustentan en tres ideas principales: por

un lado en que el patrón general de crecimiento microincremental se encuentra en muchas plantas y organismos y se ha demostrado que es diario para muchas especies y hábitats (Panella, 1971; Secor & Dean, 1992), por otro, en que es un fenómeno general que ocurre en la mayoría de los peces (Campana & Neilson, 1985; Gauldie, 1991) y por último en el hecho de que aún cuando se produzca un desacople entre el crecimiento del otolito y el de la larva, sea ante condiciones ambientales desfavorables, esta última crecerá más lentamente mientras que el otolito crecerá en una forma proporcionalmente mayor, dado que el depósito de incrementos seguirá produciéndose diariamente, estando gobernado por factores endógenos (Secor & Dean, 1989; Mosegaard *et al.*, 1988).

Para el caso de *S. fuegensis* la validación ha sido realizada para muchas otras especies emparentadas cercanamente (familia Clupeidae) o que habitan zonas con condiciones ambientales similares, por ej. en larvas de arenque *Clupea harengus* (Townsend & Graham, 1981), en larvas de sardina española *Sardinops sagax* (Castillo *et al.*, 1985), en postlarvas de sardina común *Sardina pilchardus* (Alemany & Alvarez, 1994), en larvas de *Sardinella aurita* (Balza & Marin, 2006), en larvas de anchoveta *Engraulis mordax* (Brothers *et al.*, 1976) y en larvas de espadín *Sprattus sprattus* (Alshuth, 1998).

Respecto a *M. parvipinnis* la validación no ha sido realizada para especies del mismo género, pero si ha sido realizada para otras especies en hábitats similares. Por ejemplo, la ocurrencia de microincrementos diarios fue reportada por Wilson (1980) para el salmón *sockeye* (*Oncorhynchus nerka*) en el Río Fulton y en el lago Babine ubicados en Canadá. También, Campana (1982) estudió la periodicidad de formación diaria de los microincrementos en los otolitos de trucha arco iris (*Salmo gairdneri*) y de la platija del Pacífico (*Platichthys stellatus*), ambas especies de agua fría distribuidas en las más altas latitudes tanto en el hemisferio Sur como en el Norte.

La importancia de la determinación de parámetros vitales en estadios larvales, está asociada al hecho de que el éxito del reclutamiento de los peces marinos se relaciona íntimamente con la sobrevivencia de los estados ontogenéticos iniciales (Cushing, 1975). Para *S. fuegensis* la tasa de crecimiento larval estimada (0,44 mm/día), está dentro de los intervalos registrados para otras especies de clupeidos en latitudes similares tanto para el hemisferio Sur como para el Norte. Por ejemplo, para el espadín, *Sprattus sprattus*, en la zona del Golfo Alemán, Re & Gonçalvez (1993) estimaron un tasa de crecimiento larval de 0,40 mm/día. Dulčić (1998) en el Norte del Mar Adriático estimó una tasa media de crecimiento de 0,42 mm/día para el año 1995 y una de 0,40 mm/día para 1996. Para otras

especies, también de la familia Clupeidae como la anchoíta (*Engraulis anchoíta*) en las costas del mar Argentino, Leonarduzzi *et al.* (2010) encontraron una variación estacional de la tasa de crecimiento larval que va desde 0,51 mm/día en primavera a 0,41 mm/día y 0,42 mm/día en verano y otoño, respectivamente.

Para *M. parvipinnis* el valor estimado de la tasa de crecimiento (0,13 mm/día) representa un nuevo antecedente para la especie, ya que hasta el momento sólo se contaba con datos acerca de la distribución de huevos y larvas en el archipiélago Juan Fernández (Landaeta & Castro, 2004), época y áreas de desove y cría para la zona de surgencia de Talcahuano en Chile central (Landaeta & Castro, 2002) y algunos datos sobre la relación entre la distribución del ictioplancton (del cual las larvas de *M. parvipinnis* forman parte importante) y la estratificación de la columna de agua, en el sistema de fiordos y canales del sur de Chile (Bustos *et al.*, 2010). Sin embargo, algunos antecedentes sobre crecimiento para otras especies del mismo género, permiten realizar algunas comparaciones. Belluco *et al.* (2004) trabajaron con juveniles y adultos de *M. stehmanni* y encontraron en el ejemplar más pequeño (14 mm) un total de 44 microincrementos. Si la tasa de crecimiento fuese lineal en estado larval, sería de 14/44 mm/día, es decir 0,32 mm/día, mucho más rápida que la estimada para *M. parvipinnis* en el presente estudio. Sin embargo, esto ocurre en aguas brasileñas donde la temperatura del agua es superior a 20°C, por lo tanto este crecimiento más acelerado podría deberse a que se trata de animales ectotermos.

La diferencia en los hábitos de ambas especies en cuanto a su posición en la columna de agua, siendo *M. parvipinnis* una especie mesopelágica que realiza amplias migraciones verticales diurno-nocturnas entre la superficie y los 200 m aproximadamente (Landaeta & Castro, 2002) y *S. fuegensis* una especie de hábito pelágico característico de los peces que viven en cardúmenes y que se mantienen en superficie (Sánchez *et al.*, 1995), es probable que haya influido en la determinación de tasas de crecimiento significativamente diferentes, creciendo al menos en longitud *S. fuegensis* más rápido que *M. parvipinnis*. Esta propiedad, garantiza a *S. fuegensis* un menor tiempo de permanencia en un estadio de desarrollo de alta vulnerabilidad como el larval, ya que un crecimiento acelerado permite a los individuos atravesar rápidamente este período de alta mortalidad en el que puede llegar a morir hasta el 99,99% de una cohorte (Houde, 1987; Miller *et al.*, 1988; Rice *et al.*, 1993; Cushing & Horwood, 1994). A pesar de esto, no es posible afirmar que las larvas de *S. fuegensis* se encuentren mejor adaptadas al ecosistema de fiordos y

canales que las larvas de *M. parvipinnis*, dado que por ejemplo para el pez roca (*Sebastes capensis*) en la zona de fiordos del sur de Chile (43°30'S 46°S) Landaeta & Castro (2006), a través del análisis de otolitos estimaron una tasa de crecimiento de 0,15 mm/día, muy similar a la estimada para *M. parvipinnis* en el presente estudio. A su vez, los autores también plantearon que diferencias ontogenéticas en la distribución de *S. capensis* están asociadas a la utilización de diferentes hábitats durante las etapas de vida temprana, aprovechando posiblemente los variados mecanismos de transporte de las distintas áreas, por lo tanto, es probable que *M. parvipinnis* presente tácticas adaptativas similares, dado que sus larvas fueron recogidas en toda la zona de estudio independientemente de la estratificación de la columna de agua y no se encontraron diferencias significativas en la tasa de crecimiento de las larvas en relación a su posición en el área de estudio, característica que reafirmaría la idea de su extraordinaria plasticidad ecológica.

Si se considera que la relación entre altas temperaturas y altas tasas de crecimiento es un hecho aceptado (Houde, 1989), en el caso de *S. fuegensis* resulta llamativo que el valor estimado de la tasa de crecimiento larval resultó similar al de otros Clupeidos, ya que si bien las comparaciones se realizaron entre especies que encuentran en latitudes similares, las condiciones oceanográficas de las diferente zonas son muy dispares. Por ejemplo, para el hemisferio Norte la corriente oceánica del Golfo desplaza una gran masa de agua cálida proveniente del Golfo de México que asegura a Europa un clima cálido para la latitud en que se encuentra (Sampedro, 2008). Sin embargo en el Sur de Chile en el sistema estuarino de fiordos y canales, debido al aporte de agua dulce proveniente del escurrimiento superficial de los Campos de Hielo Norte y Sur y de los ríos de deshielo, la temperatura del agua es muy baja.

Por otra parte, si bien es conocido que los fiordos en todo el mundo son utilizados por varios *taxa* marinos y estuarinos como zonas de desove y de cría (Asplin *et al.*, 1999; Halliday *et al.*, 2001; Bustos *et al.*, 2007), también se sabe que sólo unos pocos grupos taxonómicos de peces pueden ser capaces de utilizar este ambiente como zona de cría, ya que presenta aguas muy frías y turbias (Bustos *et al.*, 2010). Ante este panorama, se presume que las dos especies parecen estar adaptadas al sistema de fiordos y canales del sur de Chile de algún modo, ya que las variaciones ambientales de la columna de agua no afectaron el valor de la tasa de crecimiento larval.

Sin embargo, los resultados de los índices de asimetría, demostraron que la condición larval sí se vio afectada por la estructura vertical de la columna de agua, dado

que para el par sagitta de *M. parvipinnis*, se estimaron índices de asimetría fluctuante más elevados en zonas estratificadas (ZE) que en zonas de mezcla (ZM). Estas zonas de mayor estratificación de aguas frías oligotróficas provistas por los glaciares (Silva *et al.*, 1998) y de gran cantidad de sedimentos aportados por los ríos, determinan una condición de baja disponibilidad de luz en los primeros metros de la columna de agua (Ramírez, 2006) y una baja biomasa fitoplanctónica asociada a la cabeza de los fiordos (Vera *et al.*, 1996), que evidentemente no se presenta como favorable para el desarrollo larval, ya que a pesar de que *M. parvipinnis* mantuvo un ritmo de crecimiento similar al estimado en zonas de mezclas, probablemente debió desviar la energía necesaria para el control de procesos esenciales hacia la estabilización de su homeostasis, hecho que se manifiesta en la asimetría de los caracteres bilaterales, permitiendo amortiguar las perturbaciones ocurridas durante el desarrollo (Mitton, 1994). A su vez, *M. parvipinnis* presentó mayores niveles de asimetría que *S. fuegensis* para ambos pares de otolitos en las distintas zonas del área de estudio, lo que ratifica una vez más que la condición larval se vio afectada por la variabilidad ambiental de la zona, pero no la tasa de crecimiento. Considerando que para *S. fuegensis* se estimó una tasa de crecimiento mayor que para *M. parvipinnis*, es probable que las migraciones diarias del pez luminoso, además de influir en su tasa de crecimiento también provoquen perturbaciones en su desarrollo temprano.

CONCLUSIONES

Se observó que existe una relación funcional entre el crecimiento somático de las larvas de *M. parvipinnis* y *S. fuegensis* y el crecimiento de los otolitos medido como área, perímetro y radio.

Se observaron diferencias en el ritmo de crecimiento del par sagitta con respecto al par lapilli, que mostraron que uno crece más rápido que el otro, lo que estableció el uso del par sagitta para la determinación de la edad de las larvas debido a la mayor nitidez con que podían verse y contarse las marcas de crecimiento.

Se asumió la formación de microincrementos con periodicidad diaria y dicha característica permitió la determinación de la tasa de crecimiento promedio de las larvas, aunque no debe perderse de vista que la validación de la formación diaria de los microincrementos fue realizada para especies emparentadas cercanamente o que utilizan hábitat similares a los de *M. parvipinnis* y *S. fuegensis*, ya que para estas especies *per sé* aún no se ha efectuado, por lo que su realización es recomendable y oficiaría de complemento a la información aportada hasta el momento.

Respecto de la determinación de tasas de crecimiento disímiles entre las especies estudiadas, podemos aceptar la primera hipótesis, en la cual se planteó que el hábito mesopelágico de *M. parvipinnis* genera un gasto energético superior al de *S. fuegensis*, resultando en una tasa de crecimiento menor. Sin embargo, al tratarse de un ecosistema tan complejo como son los fiordos y canales del sur de Chile, es esperable que otros factores biológicos y ambientales y sus interacciones no estudiadas en el presente trabajo, como puede ser la morfología larval y los procesos oceanográficos de escalas micro, meso y macro, tengan influencia en este resultado.

Por último, se concluye que la variación ambiental de la columna de agua representada por su estructura vertical, afecta significativamente el estado de condición de las larvas (AF), pero no a la tasa de crecimiento intraespecífica, lo que conduce a la aceptación de la tercera hipótesis planteada y al rechazo de la segunda, respectivamente. Por lo tanto, a pesar de que para estudiar la condición otros factores sumarían certidumbre a los resultados obtenidos, como por ejemplo la medición del peso de las larvas, debe destacarse que el análisis de la asimetría a través de los otolitos se presentó como una herramienta práctica a la hora de estudiar la condición de *M. parvipinnis* y *S. fuegensis* en estados de desarrollo temprano.

BIBLIOGRAFÍA

- Alemaný, F. & F. Alvarez. 1994. Formation of initial daily increments in sagittal otoliths of reared and wild *Sardina pilchardus* yolk-sac larvae. Mar. Biol. 121: 35-39.
- Alshut, S. 1988. Daily growth increments laboratory reared sprat, *Sprattus sprattus* L., larvae. Meeresforsch 32: 23-29.
- Aranis, A., L. Caballero, F. Cerna, A. Gómez, A. López & C. Bernal. 2005. Informe Pre-Final FIP 2004-39 “Monitoreo de la Pesquería de Pequeños Pelágicos en Aguas Interiores de la X Región, Año 2004”. Fondo de Investigación Pesquera, Instituto de Fomento Pesquero, Valparaíso, Chile. 78p+Anexo 1.
- Aranis, A., C. Meléndez, R. Pequeño & F. Cerna. 2007. *Sprattus fueguensis* en aguas interiores de Chiloé, Chile (Osteichthyes: Clupeiformes: Clupeidae). Gayana 71(1): 102-113.
- Araya, M. & L. Cubillo. 2002. El análisis retrospectivo del crecimiento en peces y sus problemas asociados. Gayana 66(2): 161-179.
- Asplin, L., A. Salvanes & Kristoffersen, J. 1999. Nonlocal wind-driven fjord-coast advection and its potential effect on plankton and fish recruitment. Fish. Oceanogr. 8 (4): 255–263.
- Bakun, A. 1996. Patterns in the ocean. Ocean processes and marine population dynamics. California Sea Grant College System, National Oceanic and Atmospheric Administration in cooperation with Centro de Investigaciones Biológicas del Noreste, La Paz, BCS México. 323p.
- Balbontín, F. & R. Bernal. 1997. Distribución y abundancia del ictioplancton en la zona austral de Chile. Cienc. Tecn. Mar.,CONA 20:155–163.
- Balza, M. & B. Marín. 2006. Validación de la formación de marcas diarias en los otolitos sagitta de larvas de 0 a 3 días de *Sardinella aurita* Valenciennes, 1847 (Pisces: Clupeidae) del sur de la isla de Cubagua, Venezuela. Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela 45 (2): 101-107.
- Baretto, A., D. Chandler & M. Gomez. 2005. ¿Existen variaciones interanuales en el crecimiento larval de anchoíta bonaerense (*Engraulis anchoita*)? Seminario de Oceanografía Biológica. UBA e INIDEP.

- Bellón, J.M. 2010. Prueba ANOVA: comparación de las medias de tres o más grupos. En: <http://epidemiologiamolecular.com/prueba-anova-comparacin-de-las-medias-de-tres-o-ms-grupos/>.
- Belluco, A., A. Hara, E. Machado & C. Del Bianco Rossi-Wongtschowski. 2004. Growth parameters estimates of *Maurolicus stehmanni* Parin & Kobylansky 1996 (Teleostei, sternopichydae) from south and southeastern Brazilian waters. *Brazilian Journal of Oceanography* 52(3/4):195-205.
- Bovcon, N. & P. Cochia. 2007. Guía para el reconocimiento de peces capturados por buques pesqueros monitoreados con observadores a bordo. Publicación especial de la Secretaria de Pesca de la Provincia del Chubut, Rawson. Gobierno de la Provincia del Chubut. Secretaría de Pesca.
- Bustos, C., F. Balbontín & M. Landaeta. 2007. Spawning of the southern hake *Merluccius australis* (Pisces: Merluccidae) in Chilean fjords. *Fish. Res.* 83: 23–32.
- Bustos, C., M. Landaeta & F. Balbontín. 2008. Efectos ambientales sobre la variabilidad espacial del ictioplancton de Chile austral durante noviembre de 2005. *Revista Chilena de Historia Natural* 81: 205-219.
- Bustos, C., M. Landaeta & F. Balbontin. 2010. Ichthyoplankton spatial distribution and its relation with water column stratification in fjords of southern Chile (461480–501090S) in austral spring 1996 and 2008. Artículo en prensa.
- Brothers, E., C. Mathews & R. Lasker. 1976. Daily growth increments in otoliths from larval and adult fishes. *Fish. Bull.* 74: 1-8.
- Brown, D., E. Leonarduzzi & L. Machinandiaarena. 2004. Age, growth and mortality of hake larvae (*Merluccius hubbsy*) in the north Patagonian shelf. *Scientia Marina* 68(2): 273-283.
- Caceres, M. & V. Gudiño. 2009. Distribución vertical de temperatura y salinidad entre golfo de Penas y canal Concepción. Crucero CIMAR 14 fiordos, informes preliminares, Octubre 2009.
- Campana, S. 1982. Feeding periodicity and production of daily growth increments in otoliths of steelhead trout (*salmo gairdneri*) and starry flounder (*platichthys stellatus*). *Can. J. Zool.* 61: 1591-1597.
- Campana, S. & J. Neilson. 1985. Microstructure of Fish Otoliths. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42(5): 1014–1032.

- Castillo, G., E. Aguilera, G. Herrera, P. Bernal, J. Butler, J. Chong, H. González, C. Oyarzun & C. Veloso. 1985. Larval growth rate of the Pacific sardine *Sardinops sagax* off central Chile, determined by daily ring counts in otoliths. *Biol. Pesq.* 14: 3-10.
- Clark, G. 1995. Relationships between developmental stability and fitness: Application for conservation biology. *Conservation Biology* 9: 18-24.
- Cushing, D. 1975. *Marine Ecology and Fisheries*. London: Cambridge University Press, Cambridge.
- Cushing, D. & J. Howard. 1994. The growth and death of fish larvae. *Journal of Plankton Research* 16: 291-300.
- Dávila, P., D. Figueroa & E. Müller. 2002. Freshwater input into the coastal ocean and its relation with the salinity off austral Chile (35–55°C). *Continental Shelf Research* 22: 521–534.
- Di Rienzo J. A., F. Casanoves, M. G. Balzarini, L. González, M. Tablada, C. W. Robledo. 2008. *InfoStat (versión 2008)*. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Draper, N.R. & H. Smith. 1998. *Applied Regression Analysis*, 3rd edition. New York. 776pp.
- Dulčić. 1998. Larval growth of sprat, *Sprattus sprattus phalericus*, larvae in the Northern Adriatic. *Fish. Sci.* 36:117– 126.
- Ferron, A. & Leggett, W. 1994. An appraisal of condition measures for marine fish larvae. *Advances in Marine Biology* 30: 217-303.
- Fey, D. & J. Hare. 2008. Fluctuating asymmetry in the otoliths of larval Atlantic menhaden *Brevoortia tyrannus* (Latrobe) – a condition indicator? *Journal of Fish Biology* 72: 121–130.
- García, M., J. Pérez, T. López & J. Rodríguez. 2004. Descripción morfológica de los otolitos de las familias Engraulidae, Haemulidae y Achiridae del sistema estuarino de Tecolutla, Veracruz. *Rev. Zool.* 15: 7-13.
- Genin, A. 2004. Bio-physical coupling in the formation of zooplankton and fish aggregations over abrupt topographies. *Journal of Marine System* 50: 3–20.
- Gonzalez, A., J. Mendoza, F. Arocha & A. Márquez. 2005. Crecimiento de la curvinata de río, *Plagioscion squamosissimus*, en el Orinoco medio. *Zootecnia Tropical* 23(2):155-170.

- Grønkjær, P. & M. K. Sand. 2003. Fluctuating asymmetry and nutritional condition of Baltic cod (*Gadus morhua*) larvae. *Marine Biology* 143: 191–197.
- Halliday, N., S. Coombs & C. Smith. 2001. A comparison of LHPR and OPC data from vertical distribution sampling of zooplankton in a Norwegian fjord. *Sarsia* 86: 87–99.
- Hickling, C.F. 1933 (*vide* Morales Nin, 1991). The structure of the otolith of the hake. Part 3. Seasonal changes in the condition of the hake. *Fish. Invest. Ser.* 12: 1–78.
- Hinojosa, A., M. Pizarro, O. Pino & M. Thiel. 2010. Spatial and temporal distribution of floating kelp in the channels and fjords of southern Chile. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 87 (2010) 367–377.
- Houde, E. 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. *American Fisheries Society Symposium* 2: 95-101.
- Houde, E. 1989. Subtleties and episodes in the early life of fishes. *Journal of Fish Biology* 35(A): 29-38.
- Hsu, J.C. 1996. *Multiple Comparisons: Theory and Methods*. First edition. Chapman & Hall, London.
- Landaeta, M. & L. Castro. 2002. Spring spawning and early nursery zone of the mesopelagic fish *Maurolicus parvipinnis* at the coastal upwelling zone of Talcahuano, central Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 226:179-191.
- Landaeta, M. & L. Castro. 2004. Zonas de concentración de ictioplancton en el archipiélago de Juan Fernández, Chile. *Cienc. Tecnol. Mar.* 27 (2): 43-53.
- Landaeta, M. & L. Castro. 2006. Larval distribution and growth of the rock fish, *Sebastes capensis* (Sebastidae, Pisces), in the fjords of southern Chile. *ICES Journal of Marine Sciences* 63: 714:724.
- Leary, R. & F. Allendorf. 1989. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: implications for conservation biology. *Trends Ecol. Evol.* 4: 214-217.
- Lemberget, T. & M. McCormick. 2009. Replenishment success linked to fluctuating asymmetry in larval fish. *Oecologia* (2009) 159:83–93.
- Leonarduzzi, E., D. Brown & R. Sánchez. 2010. Seasonal variations in the growth of anchovy larvae (*Engraulis anchoita*) on the Argentine coastal shelf. *Scientia Marina* 74(2): 267-274.
- Ludwig, W. 1932. *Das réchts-links problem im tierreich und beim menschen*. Springer, Berlin, 496pp.

- Miller, T., L. Crowder, J. Rice & E. Marschall. 1988. Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 1657-1670.
- Mitton, J. 1994. Enzyme heterozygosity, metabolism and developmental stability. En *Developmental instability: its origins and evolutionary implications* (T. A. Markow, ed.), pp. 49-67. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht.
- Mollo, S. 1981. Otolitos de peces de la Laguna Chascomús (Provincia de Buenos Aires). Análisis y consideraciones para su identificación en estudios tróficos. *Limnobiología* 2(4):253-263.
- Morales-Nin, B. 1991. Determinación del crecimiento de peces óseos en base a microestructura de otolitos. *FAO Documento Técnico de Pesca*. No 322. Roma FAO. 58p.
- Morales-Nin, B. 2000. Review of the growth regulation processes of otolith daily increment formation. *Fisheries Research*, 46: 53-67.
- Mosegaard, H., H. Svedäng & K. Taberman. 1988. Uncoupling of somatic and otolith growth rates in Arctic char (*Salvelinus alpinus*) as an effect of differences in temperature response. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 1514-1524.
- Møller, A. & J. Swaddle. 1997. *Asymmetry, developmental stability and evolution*. Oxford University Press (ed.), Oxford.
- Mugiya, Y. & T. Uchimura. 1989. Otolith resorption induced by anaerobic stress in the goldfish, *Carassius auratus*. *J. Fish Biol.* 35: 813-818.
- Palma, S. & N. Silva. 2004. Distribution of siphonophores, chaetognaths and euphysiids and oceanographic conditions in the fjords and channels of southern Chile. *Deep-Sea Res. II*, 51 (6-9): 513-535.
- Palmer, A. 1994. Fluctuating asymmetry analyses: A primer. pp. 335-364. In: T. A. Markow (ed.). *Developmental Instability: Its Origins and Evolutionary Implications*. Kluwer, Dordrecht, Netherlands.
- Palmer, A. 1996. Waltzing with asymmetry. *Bioscience* 46: 518-532.
- Palmer, A. & C. Strobeck. 1986. Fluctuating asymmetry: measurement. Analysis patterns. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 391-421.

- Palmer, A. & C. Strobeck. 2003. Fluctuating Asymmetry Analyses Revisited. pp. 279-319. In: Oxford University Press (ed.). *Developmental Instability (DI): Causes and Consequences*. Oxford.
- Pannella, G. 1971. Fish otoliths: daily growth layers and periodical patterns. *Science*, New York, 173: 1124–1127.
- Parin, N. & S. Kobylansky. 1996. Diagnoses and distribution of fifteen species recognized in genus *Maurolicus cocco* (Sternoptychidae, Stomiiformes) with a key to their identification. *Cybium*, 20(2):185–195.
- Parsons, P. 1990. Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress. *Biological Review* 65: 131-145.
- Peñalillo, J. & M. Araya. 1996. Momento de formación y periodicidad de los microincrementos de crecimiento de larvas de pejerrey (*Austromenidia regia*) mantenidas en laboratorio. *Invest. Mar.* 24: 31-38.
- R Development Core Team. 2009. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Ramírez, B. 2006. Distribución de clorofila en algunos fiordos chilenos ubicados entre golfo de Penas y el Estrecho de Magallanes (Chile). *Cienc. Tecnol. Mar.* 29(2): 27-63.
- Ré, P. & E. Gonçalves. 1993. Growth of sprat *Sprattus sprattus* larvae in the German Bight (North Sea) as inferred by otolith microstructure. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 96: 139-145.
- Reibisch, J. 1899 (*fide* Morales Nin, 1991). Ber die Eizahl be *Pleuronectes platessa* in die Altersbestimmung dieser Form aus den otolithen. *Wissenschaftliche Meeresuntersuchen (Abteilung Kiel)* 4: 231-248.
- Rice, J., T. Miller, K. Rose, L. Crowder, E. Marschall, A. Trebitz & D. DeAngelis. 1993. Growth rate variation and larval survival: inferences from an individual-based size-dependent predation model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 133-142.
- Sampedro, J. 2008. REPORTAJE: ¿Calor o nueva edad de hielo? Algunos científicos temen por la corriente del Golfo que atempera Europa - Su última reducción marcó la "pequeña edad de hielo" de los siglos XVI a XIX. Fuente: El país.com.

- Sánchez, R. P., A. Remeslo, A. Madirolas & J.D. de Ciechowski. 1995. Distribution and abundance of post-larvae and juveniles of the Patagonian sprat, *Sprattus fuegensis*, and related hydrographic conditions. *Fisheries Research* 23: 47-81.
- Sánchez-Iturbe A., C. Flores-Coto & F. Gracia-Zabala. 2006. Variación estacional del crecimiento y la mortalidad de las larvas de *Syacium gunteri* (Piscis: Paralichthyidae) en el sur del Golfo de Mexico (ciclos, 1992 y 1993). *Ciencias Marinas* 32(1B): 83-95.
- Searle, S. R. 1971. *Linear models*. J. Wiley & Sons, New York. 532 pp.
- Secor, D. & J. Dean. 1989. Somatic growth effects on the otolith fish size relationship in young pond-reared striped bass, *Morone saxatilis*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 113-121.
- Secor, D. & J. Dean. 1992. Comparison of otolith-based backcalculation methods to determine individual growth histories of larval striped bass, *Morone saxatilis*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 1439-1454.
- Silva, N., A. Hellmuth, C. Sievers & R. Prado. 1995. Características oceanográficas y una proposición de circulación, para algunos canales australes de Chile entre 41°20' S y 46°40' S. *Rev. Biol. Mar.* 30 (2): 207-254.
- Silva, N., C. Calvete & H. Sievers. 1998. Masas de agua y circulación general para algunos canales australes entre Puerto Montt y Laguna San Rafael, Chile (Crucero CIMAR-Fiordo1). *Cienc. Tecnol. Mar.* 21:17-48.
- Silva, N. & C. Calvete. 2002. Características oceanográficas físicas y químicas de canales australes chilenos entre el golfo de Penas y el estrecho de Magallanes (Crucero CIMAR 2 Fiordos). *Cienc. Tecnol. Mar.* 25 (1): 23-88.
- Silva N. & S. Palma. 2006. El Programa CIMAR en los Canales y Fiordos Asutrales. Avances en el conocimiento oceanográfico de las aguas interiores chilenas, Puerto Montt a cabo de Hornos. Silva N. & S. Palma (eds.). Comité Oceanográfico Nacional - Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, pp. 11-15, 2006.
- Suthers, I. 1992. The use of condition indices in larval fish. *Bureau of Rural Resources Proceedings* 15: 49-55.
- Somarakis, S., I. Kostikas & N. Tsimenides. 1997. Fluctuating asymmetry in the otoliths of larval fish as an indicator of condition: conceptual and methodological aspects. *Journal of Fish Biology*, 51 (Supplement A): 30-38.

- Takasuka A, Y. Oozeki, I. Aoki, R. Kimura, H. Kubota, H. Sugisaki & T. Akamine. 2008. Growth effect on the otolith and somatic size relationship in Japanese anchovy and sardine larvae. *Fisheries Science* 74: 308-313.
- Taubert, B. & D. Coble. 1977. Daily rings in otoliths of three species of *Lepomis* and *Tilapia mossambica*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 34: 332-340.
- Townsend, D & J. Graham. 1981. Growth and age structure of larval Atlantic herring *Clupea harengus harengus*, in the Sheepscot river estuary Maine, as determined by daily growth increments in otoliths, *Fish. Bull., U.S.* 79: 123-130.
- Wilson, K. & P. Larkin. 1980. Daily growth rings in the otoliths of juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 1495-1498.
- Vera, P., S. Avaria & P. Muñoz. 1996. Composición y distribución del fitoplancton de los fiordos adyacentes a Campos de Hielo Sur y su relación con algunos parámetros oceanográficos. *Cienc. Tecnol. Mar.* 19: 73-92.
- Vergara, J.A. 2010. El territorio nacional. Sala de historia, comunidad de colonos digitales. <http://www.saladehistoria.com/>.
- Wilson, K. & P. Larkin. 1982. Relationship between thickness of daily growth increments in sagittae and change in body weight of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39:1335-1339.
- Zamora-Muñoz & Soler, 1999. Asimetría y selección sexual en insectos. *Evolución y filogenia de Arthropoda*, 26: 703-712.

Anexo 1: Lectura de los microincrementos

Situaciones que se presentaron al momento de establecer un valor final de la lectura de los microincrementos:

A: lector inexperto B: lector experimentado

-  1. Coincidencia al 100% de las lecturas de A y B. Situación ideal, se tomó valor de la lectura.
-  2. Lecturas de A coincidentes 100%. Se tomó el valor de las lecturas de A.
-  3. Cuando para A no fue posible realizar la lectura y sólo hubo lectura de B, se tomó el valor de la lectura de B.
-  4. Cuando la diferencia porcentual entre las tres lecturas de A fue menor al 5% (Belluco *et al.*, 2004) y no hubo lectura de chequeo por B, se tomó el valor promedio. Cuando se repitió un mismo valor en dos lecturas y varió en la tercera, se tomó el valor de la moda. Cuando la diferencia porcentual interna de las lecturas de A fue mayor al 5%, los datos provenientes de la muestra no fueron utilizados para su posterior análisis.
-  5. Cuando la diferencia porcentual entre las tres lecturas de A fue menor al 5% (Belluco *et al.*, 2004) y alguno de los valores leídos coincidió con la lectura de chequeo de B, se tomó el valor de la lectura coincidente. Si la diferencia porcentual interna de las lecturas de A fue mayor al 5%, los datos provenientes de la muestra no fueron utilizados para su posterior análisis.
-  6. Cuando la diferencia porcentual entre las tres lecturas de A fue menor al 5% (Belluco *et al.*, 2004), pero ninguno de los valores leídos coincidió con la lectura de chequeo de B. Se calculó la diferencia porcentual entre las lecturas de A y B, si esta diferencia fue menor al 5%, se tomó el valor de la lectura de A que más se acercó a la lectura de B. De esta manera se tuvo un error normalizado, es decir, correspondiente siempre a un mismo lector. Si la diferencia porcentual entre las lecturas de A y B fue mayor al 5% los datos provenientes de la muestra no fueron utilizados para su posterior análisis.

Anexo II: Ajustes los distintos modelos de crecimiento: Cuadrático, Gompertz y Exponencial, diferenciados por especie y ubicación.

Cuadrático

Análisis de regresión lineal

Especie	ubicacion	Variable	N	R ²	R ² Aj	ECMP	AIC	BIC
Mp	ZE	longitud	33	0.82	0.81	2.26	112.05	118.03

Coefficientes de regresión y estadísticos asociados

Coef	Est.	E.E.	LI(95%)	LS(95%)	T	p-valor	CpMallows
const	5.43	0.37	4.67	6.19	14.62	<0.0001	
edad	0.10	0.03	0.03	0.17	3.03	0.0050	10.91
edad^2	6.2E-04	5.7E-04	-5.4E-04	1.8E-03	1.10	0.2821	3.19

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo I)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	202.41	2	101.21	67.14	<0.0001
edad	200.61	1	200.61	133.08	<0.0001
edad^2	1.81	1	1.81	1.20	0.2821
Error	45.22	30	1.51		
Total	247.64	32			

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	202.41	2	101.21	67.14	<0.0001
edad	202.41	2	101.21	67.14	<0.0001
Error	45.22	30	1.51		
Total	247.64	32			

Especie	ubicacion	Variable	N	R ²	R ² Aj	ECMP	AIC	BIC
Mp	ZM	longitud	43	0.75	0.74	1.61	141.28	148.32

Coefficientes de regresión y estadísticos asociados

Coef	Est.	E.E.	LI(95%)	LS(95%)	T	p-valor	CpMallows
const	4.66	0.33	3.99	5.34	13.99	<0.0001	
edad	0.19	0.03	0.13	0.26	5.86	<0.0001	35.55
edad^2	-1.2E-03	6.2E-04	-2.5E-03	2.1E-05	-1.99	0.0537	5.88

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo I)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	171.60	2	85.80	61.45	<0.0001
edad	166.09	1	166.09	118.94	<0.0001
edad^2	5.52	1	5.52	3.95	0.0537
Error	55.86	40	1.40		
Total	227.46	42			

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	171.60	2	85.80	61.45	<0.0001
edad	171.60	2	85.80	61.45	<0.0001
Error	55.86	40	1.40		
Total	227.46	42			

Especie	ubicacion	Variable	N	R ²	R ² Aj	ECMP	AIC	BIC
Sf	ZE	longitud	4	0.98	0.94	1582.71	10.31	7.85

Coefficientes de regresión y estadísticos asociados

Coef	Est.	E.E.	LI(95%)	LS(95%)	T	p-valor	Cp	Mallows
const	8.95	4.56	-49.01	66.92	1.96	0.3000		
edad	0.68	0.62	-7.15	8.51	1.10	0.4708	3.10	
edad^2	-0.01	0.02	-0.24	0.23	-0.41	0.7527	2.58	

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo I)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	20.04	2	10.02	24.01	0.1428
edad	19.97	1	19.97	47.86	0.0914
edad^2	0.07	1	0.07	0.17	0.7527
Error	0.42	1	0.42		
Total	20.45	3			

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	20.04	2	10.02	24.01	0.1428
edad	20.04	2	10.02	24.01	0.1428
Error	0.42	1	0.42		
Total	20.45	3			

Especie	ubicacion	Variable	N	R ²	R ² Aj	ECMP	AIC	BIC
Sf	ZM	longitud	31	0.77	0.75	2.98	113.40	119.14

Coefficientes de regresión y estadísticos asociados

Coef	Est.	E.E.	LI(95%)	LS(95%)	T	p-valor	Cp	Mallows
const	6.63	0.36	5.90	7.36	18.56	<0.0001		
edad	0.50	0.18	0.13	0.88	2.75	0.0102	9.35	
edad^2	-0.01	0.01	-0.02	0.01	-0.77	0.4496	2.60	

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo I)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	183.40	2	91.70	47.21	<0.0001
edad	182.26	1	182.26	93.83	<0.0001
edad^2	1.14	1	1.14	0.59	0.4496
Error	54.39	28	1.94		
Total	237.79	30			

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	183.40	2	91.70	47.21	<0.0001
edad	183.40	2	91.70	47.21	<0.0001
Error	54.39	28	1.94		
Total	237.79	30			

Gompertz

Análisis de regresión no lineal

Modelo longitud $\alpha \cdot \exp(-\beta \cdot \exp(-\gamma \cdot \text{edad}))$

Especie	ubicacion	Variable	N	CM	Error	Iteración
Mp	ZE	longitud	33	7.93		3

Parámetros	LI	PAR	LS	PAR	Val.Ini.	Estimación	E.E.	T	p-valor
ALFA	-1E30	1E30	1561.72			1553.58	1037467.16	1.5E-03	0.9988
BETA	-1E30	1E30	5.43			5.21	667.73	0.01	0.9938
GAMMA	-1E30	1E30	2.0E-03			-8.3E-04	0.10	-0.01	0.9937

Matriz de covarianzas de las estimaciones

	ALFA	BETA	GAMMA
ALFA	1076338102425.62	692745490.78	107759.28
BETA	692745490.78	445860.20	69.36
GAMMA	107759.28	69.36	0.01

Matriz de correlación de las estimaciones

	ALFA	BETA	GAMMA
ALFA	1.00	1.00	1.00
BETA	1.00	1.00	1.00
GAMMA	1.00	1.00	1.00

Modelo longitud alfa*exp(-beta*exp(-gamma*edad))

Especie	ubicacion	Variable	N	CMError	Iteración
Mp	ZM	longitud	43	5.68	4

Parámetros	LI PAR	LS PAR	Val.Ini.	Estimación	E.E.	T	p-valor
ALFA	-1E30	1E30	1561.72	1569.20	26048724.91	6.0E-05	>0.9999
BETA	-1E30	1E30	5.43	5.39	16599.96	3.2E-04	0.9997
GAMMA	-1E30	1E30	2.0E-03	1.3E-04	0.40	3.2E-04	0.9997

Matriz de covarianzas de las estimaciones

	ALFA	BETA	GAMMA
ALFA	678536069673343.00	432407886772.83	-10426223.78
BETA	432407886772.83	275558793.27	-6644.28
GAMMA	-10426223.78	-6644.28	0.16

Matriz de correlación de las estimaciones

	ALFA	BETA	GAMMA
ALFA	1.00	1.00	-1.00
BETA	1.00	1.00	-1.00
GAMMA	-1.00	-1.00	1.00

Modelo longitud alfa*exp(-beta*exp(-gamma*edad))

Especie	ubicacion	Variable	N	CMError	Iteración
Sf	ZE	longitud	4	20.37	4

Parámetros	LI PAR	LS PAR	Val.Ini.	Estimación	E.E.	T	p-valor
ALFA	-1E30	1E30	1561.72	1559.83	196422208.97	7.9E-06	>0.9999
BETA	-1E30	1E30	5.43	4.55	125924.84	3.6E-05	>0.9999
GAMMA	-1E30	1E30	2.0E-03	1.0E-04	2.84	3.6E-05	>0.9999

Matriz de covarianzas de las estimaciones

	ALFA	BETA	GAMMA
ALFA	38581684176396600.00	24734435469275.60	-557112391.91
BETA	24734435469275.60	15857065627.08	-357160.68
GAMMA	-557112391.91	-357160.68	8.04

Matriz de correlación de las estimaciones

	ALFA	BETA	GAMMA
ALFA	1.00	1.00	-1.00
BETA	1.00	1.00	-1.00
GAMMA	-1.00	-1.00	1.00

Modelo longitud alfa*exp(-beta*exp(-gamma*edad))

Especie	ubicacion	Variable	N	CMError	Iteración
Sf	ZM	longitud	31	6.02	2

Parámetros	LI PAR	LS PAR	Val.Ini.	Estimación	E.E.	T	p-valor
ALFA	-1E30	1E30	1561.72	1592.13	135648.58	0.01	0.9907
BETA	-1E30	1E30	5.43	5.45	85.13	0.06	0.9494
GAMMA	-1E30	1E30	2.0E-03	2.0E-03	0.03	0.06	0.9523

Matriz de covarianzas de las estimaciones

	ALFA	BETA	GAMMA
ALFA	18400538202.39	11547896.18	-4458.51
BETA	11547896.18	7247.29	-2.80
GAMMA	-4458.51	-2.80	1.1E-03

Matriz de correlación de las estimaciones

	ALFA	BETA	GAMMA
ALFA	1.00	1.00	-1.00
BETA	1.00	1.00	-1.00
GAMMA	-1.00	-1.00	1.00

Exponencial

Análisis de regresión no lineal

Modelo longitud alfa*exp(beta*edad)

Especie	ubicacion	Variable	N	CMError	Iteración
Mp	ZE	longitud	33	7.68	3

Parámetros	LI PAR	LS PAR	Val.Ini.	Estimación	E.E.	T	p-valor
ALFA	-1E30	1E30	4.14	8.46	0.70	12.10	<0.0001
BETA	-1E30	1E30	0.03	-4.4E-03	4.1E-03	-1.06	0.2965

Matriz de covarianzas de las estimaciones

	ALFA	BETA
ALFA	0.49	-2.0E-03
BETA	-2.0E-03	1.7E-05

Matriz de correlación de las estimaciones

	ALFA	BETA
ALFA	1.00	-0.68
BETA	-0.68	1.00

Modelo longitud alfa*exp(beta*edad)

Especie	ubicacion	Variable	N	CMError	Iteración
Mp	ZM	longitud	43	5.54	2

Parámetros	LI PAR	LS PAR	Val.Ini.	Estimación	E.E.	T	p-valor
ALFA	-1E30	1E30	4.14	7.15	0.50	14.35	<0.0001
BETA	-1E30	1E30	0.03	7.1E-04	2.8E-03	0.25	0.8056

Matriz de covarianzas de las estimaciones

	ALFA	BETA
ALFA	0.25	-1.0E-03
BETA	-1.0E-03	8.1E-06

Matriz de correlación de las estimaciones

	ALFA	BETA
ALFA	1.00	-0.70
BETA	-0.70	1.00

Modelo longitud alfa*exp(beta*edad)

Especie	ubicacion	Variable	N	CMError	Iteración
Sf	ZE	longitud	4	10.18	2

Parámetros	LI PAR	LS PAR	Val.Ini.	Estimación	E.E.	T	p-valor
ALFA	-1E30	1E30	4.14	16.50	4.10	4.03	0.0565
BETA	-1E30	1E30	0.03	4.6E-04	0.01	0.09	0.9378

Matriz de covarianzas de las estimaciones

	ALFA	BETA
ALFA	16.78	-0.02
BETA	-0.02	2.7E-05

Matriz de correlación de las estimaciones

	ALFA	BETA
ALFA	1.00	-0.92
BETA	-0.92	1.00

Modelo longitud alfa*exp(beta*edad)

Especie	ubicacion	Variable	N	CMError	Iteración
Sf	ZM	longitud	31	5.78	2

Parámetros	LI PAR	LS PAR	Val.Ini.	Estimación	E.E.	T	p-valor
ALFA	-1E30	1E30	4.14	6.86	0.53	13.04	<0.0001
BETA	-1E30	1E30	0.03	0.01	2.6E-03	3.98	0.0004

Matriz de covarianzas de las estimaciones

	ALFA	BETA
ALFA	0.28	-1.0E-03
BETA	-1.0E-03	6.7E-06

Matriz de correlación de las estimaciones

	ALFA	BETA
ALFA	1.00	-0.73
BETA	-0.73	1.00