



Estructura poblacional de la merluza común *Merluccius gayi gayi* frente a la costa de Chile, utilizando morfometría geométrica en otolitos sagitta

Tesis

Entregada a La

Universidad de Valparaíso

En cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado de

Magíster en Ciencias Biológicas Mención Biodiversidad y Conservación

Instituto de Biología

Facultad de Ciencias

Por

Juan Olivares Cayul

julio, 2024

Director de Tesis

Mauricio Landaeta Díaz

I

**INSTITUTO DE BIOLOGIA
FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE VALPARAISO**

**INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGISTER**

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magister presentada por el candidato.

Juan Olivares Cayul

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas mención Biodiversidad y Conservación, en el examen de Defensa de Tesis rendido el día 26 de agosto de 2024.

Director de Tesis:

Profesor Mauricio Landaeta Díaz

Comisión de Evaluación de la Tesis:

Profesor: Claudio Quezada Romegialli

Profesor: Guido Plaza Pastén

II

Dedicatoria

A mis padres que siempre me alentaron para estudiar con la frase

“El conocimiento no ocupa lugar”

III

Agradecimientos

Quisiera expresar mi agradecimiento al Instituto de Fomento Pesquero, cuyo apoyo financiero me permitió continuar mis estudios y así ampliar mis conocimientos.

Agradezco a los docentes del Magíster en Biodiversidad y Conservación de la Universidad de Valparaíso por su dedicación y profesionalismo en la enseñanza de los diversos temas de la malla curricular.

Mi más sincero agradecimiento al Dr. Mauricio Landaeta, director de mi tesis, por su disposición para atender todas mis dudas, su habilidad para enseñar y transmitir sus conocimientos de manera amena y clara y sobre todo por su empatía.

A mi compañera Viviana Sanhueza S., quien fue un gran apoyo durante todos mis estudios y siempre tuvo una palabra de aliento que me ayudó a avanzar.

A mis hijos Pablo, Francisca y Sebastián, quienes me animaron constantemente en la realización de estos estudios.

Finalmente, agradezco a los observadores científicos del Instituto de Fomento Pesquero, encargados de tomar los datos para el manejo de las pesquerías, y de manera especial a Judith Díaz, quien tomo las muestras a bordo del buque de investigación Abate Molina.

IV

Índice de Contenidos

DIRECTORES DE TESIS:	I
COMISIÓN DE EVALUACIÓN DE LA TESIS:	I
DEDICATORIA	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
ÍNDICE DE CONTENIDOS.....	IV
RESUMEN.....	VI
ABSTRACT.....	VII
INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES BIOLÓGICOS	1
<i>Pesquería</i>	2
Stock en <i>Pesquería</i>	8
Diferenciación de Poblaciones.	11
HIPÓTESIS	14
OBJETIVO GENERAL	14
<i>Objetivos Específicos</i>	14
METODOLOGÍA	15
MUESTREO.	17 6
<i>Captura de Imágenes Digitales</i>	18
Morfometría Geométrica	20
Descripción del Morfoespacio usando Análisis de Componentes Principales (PCA).	22 21
Comparación de la forma entre individuos y grupos.	22
RESULTADOS	23 22
ANÁLISIS DE LAS VARIABLES CANÓNICAS	27
<i>Análisis Discriminante</i>	30 29
Cálculo de la Alometría..	33 32

DISCUSIÓN	<u>3534</u>
CONCLUSIONES.....	<u>4039</u>
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	<u>4241</u>

VI

Resumen

Merluccius gayi gayi es la especie demersal más abundante y desde el punto de vista social y económico la pesquería más importante en Chile. La pesquería de merluza común se desarrolla desde el límite norte de la Cuarta Región (29°10'S) hasta Punta Puga (41°28,6'S) en la X Región y hasta 60 millas náuticas de la costa. La migración latitudinal (norte-sur) de merluza común es más bien limitada, los huevos y las larvas tienden a permanecer en las áreas de desove o son transportados hacia la costa y los adultos presentan alta fidelidad de sitio con sus áreas de desove. Un aspecto fundamental para la evaluación y manejo de las poblaciones explotadas por extracción pesquera es la identificación de unidades poblacionales o subpoblaciones y la evaluación de la conectividad entre poblaciones. De esta forma, la correcta delimitación de las unidades biológicas de gestión es básica para la óptima explotación y sostenibilidad de los recursos marinos. Sin embargo, para el caso del manejo la merluza común, existen ciertas interrogantes por dilucidar y que están relacionadas con la hipótesis de un solo stock para la pesquería de merluza común. El presente estudio aborda la hipótesis de un solo stock, a través del análisis de la morfometría geométrica de los otolitos sagitta para las cuatro zonas de estudio (zona 1 29°10'-31°24'S; zona 2 31°25'-35°30'S; zona 3 35°31'-38°40'S; zona 4 38°41'-42°00'S). Los resultados revelaron diferencias significativas latitudinales entre zonas. Los análisis estadísticos

Comentario [ML1]: Incluir en el resumen las principales características morfológicas de los sagitta que varían entre zonas.

VII

multivariados relacionados con la forma del otolito, mostraron que el análisis de la forma del otolito es capaz de discriminar que existen diferentes unidades poblacionales asociadas a la pesquería de merluza común.

Abstract

Merluccius gayi gayi is the most abundant demersal species and, from a social and economic standpoint, the most important fishery in Chile. The common hake fishery extends from the northern limit of the IV Region (29°10'S) to Punta Puga (41°28.6'S) in the X Region and up to 60 nautical miles from the coast. The latitudinal (north-south) migration of common hake is rather limited, with eggs and larvae remaining in the spawning areas or advected coastward and adults showing high site fidelity to their spawning grounds. A fundamental aspect for the evaluation and management of populations exploited by fishing is the identification of population units or subpopulations and the assessment of connectivity between populations. Thus, the correct delimitation of biological management units is crucial for the optimal exploitation and sustainability of marine resources. However, in the case of common hake management, there are certain unresolved questions related to the hypothesis of a single stock for the common hake fishery. This study addresses the single stock hypothesis by analyzing the geometric morphometry of the sagitta otoliths for the four study

VIII

zones. The results revealed significant latitudinal differences associated with the four study zones. Multivariate statistical analyses related to otolith shape showed that otolith shape analysis is capable of discriminating different population units associated with the common hake fishery.

Introducción

Antecedentes Biológicos

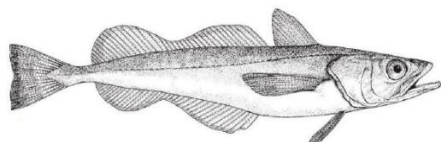


Figura 1. Merluza común (*Merluccius gayi gayi* Ghuichenot, 1848). Ilustración: FAO

Merluccius gayi gayi es una especie que presenta una amplia distribución geográfica en el Océano Pacífico suroriental y donde se pueden diferenciar dos subespecies, *Merluccius gayi peruanus* cuya distribución es frente a la costa de Perú desde Paita 5°00'S a Huamey 14°00'S (Cohen *et al.*, 1990) y *Merluccius gayi gayi* (Figura 1) que se distribuye en la costa de Chile desde Antofagasta (23°38'S) hasta el canal de Cheap (47°08'S) (Martínez 1976) y desde los 20 m hasta los 500 m de profundidad (Martínez, 1976; Aguayo, 1996; Ojeda *et al.*, 2000). Su hábitat está caracterizado por temperaturas (7,8°C-13°C), bajo contenido de oxígeno (< 0,5 ml/l) y alta salinidad (30,8-34,7 psu), características que describen las Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales (Molina *et al.*, 2020).

La merluza común es un desovador parcial (Balbontín y Fischer, 1981; Herrera *et al.*, 1988) siendo posible encontrar hembras sexualmente maduras, huevos y larvas prácticamente en cualquier mes del año (Alarcón y Arancibia 1993, Bernal *et al.* 1997, Alarcón *et al.* 2009). Sin embargo, el examen de datos de frecuencia de estados de madurez sexual y/o de ictioplancton, permiten distinguir un período de desove principal entre julio y noviembre y un período de desove secundario entre enero y abril (Balbontín y Fischer 1981, Bernal *et al.* 1997, Alarcón y Arancibia 1993, Tascheri *et al.*, 2006, Alarcón *et al.*, 2009).

La migración latitudinal (norte-sur) de merluza común es más bien limitada de acuerdo a lo observado por Vidal *et al.* (2012). Los huevos y las larvas tienden a permanecer en las áreas de desove (Vargas *et al.*, 1997, Payá y Ehrhardt 2005, Landaeta y Castro 2006) o son advectados hacia la costa, probablemente las principales causas se deban a la alta fidelidad de los adultos con sus áreas de desove (Bernal *et al.*, 1997, Landaeta y Castro 2012).

Pesquería.

Merluza común es la especie demersal más abundante y desde el punto de vista social y económico la pesquería más importante en Chile (Ginsburg, 1954).

Administrativamente, la pesquería de merluza común se desarrolla desde el desde el límite norte de la Cuarta Región (29°10'S) hasta Punta Puga (41°28,6'S) en la X

Región y hasta 60 millas náuticas de la costa (Figura 2). Esta pesquería se inició en 1928 y en su desarrollo se destacan dos períodos: el primero desde mediados de la década del 50 hasta 1970, con desembarques entre 75 mil y 128 mil toneladas en 1968 y el segundo desde mediados de 1990 hasta 2004 con desembarques entre 60 mil y 114 mil toneladas, alcanzando niveles similares a los observados a fines de la década del 60 y una severa disminución a partir del año 2004 (Figura 2; Molina *et al.*, 2022).

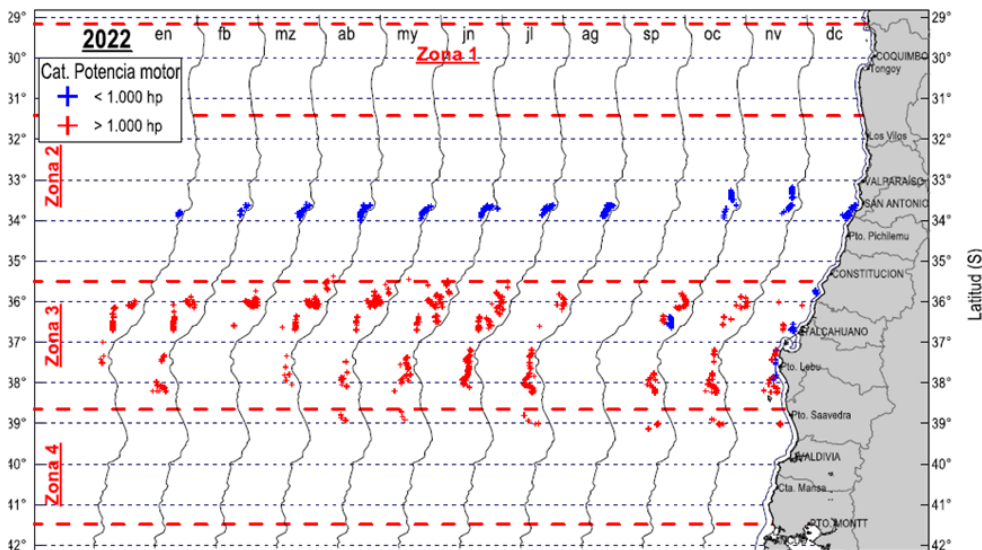


Figura 2 Distribución geográfica mensual de los lances de pesca de arrastre con intención de captura de merluza, año 2022. Fuente: IFOP

Hasta el año 2002 el stock de merluza común, se encontraba en un estatus de plena explotación, presentaba una estructura demográfica robusta sustentada por

varios grupos de edad (GE 0 al GE XIV+, Figura 3), pesos medios a la edad estables y tendencia creciente de los indicadores de abundancia relativa (Payá, 2006). La drástica disminución observada en el tamaño del stock con posterioridad al año 2002, y que Arancibia *et al.* (2010) la ubican a partir del 2001, se debería a diversos factores, tales como un alto grado de canibalismo de la merluza común adulta (Jurado-Molina *et al.*, 2006), sobreestimación del tamaño del stock (Arancibia y Neira, 2006) y alta depredación de ésta por parte de la jibia (*Dosidicus gigas*) (Payá, 2006; Alarcón-Muñoz *et al.*, 2008). Estos factores llevaron al stock a una condición crítica con reducción de la fracción vulnerable a la pesca, similar a lo observado en la década del 70 e inicios de los 80 (Payá, 2006), estructura demográfica deteriorada con predominio de ejemplares juveniles y disminución de las tallas promedio de captura y de madurez sexual (Gálvez *et al.*, 2012). La suma de estos factores ha llevado al recurso a declararlo en estado de sobreexplotación (Subpesca, 2012) y riesgo de colapso (Subpesca, 2013; Tascheri, 2013).

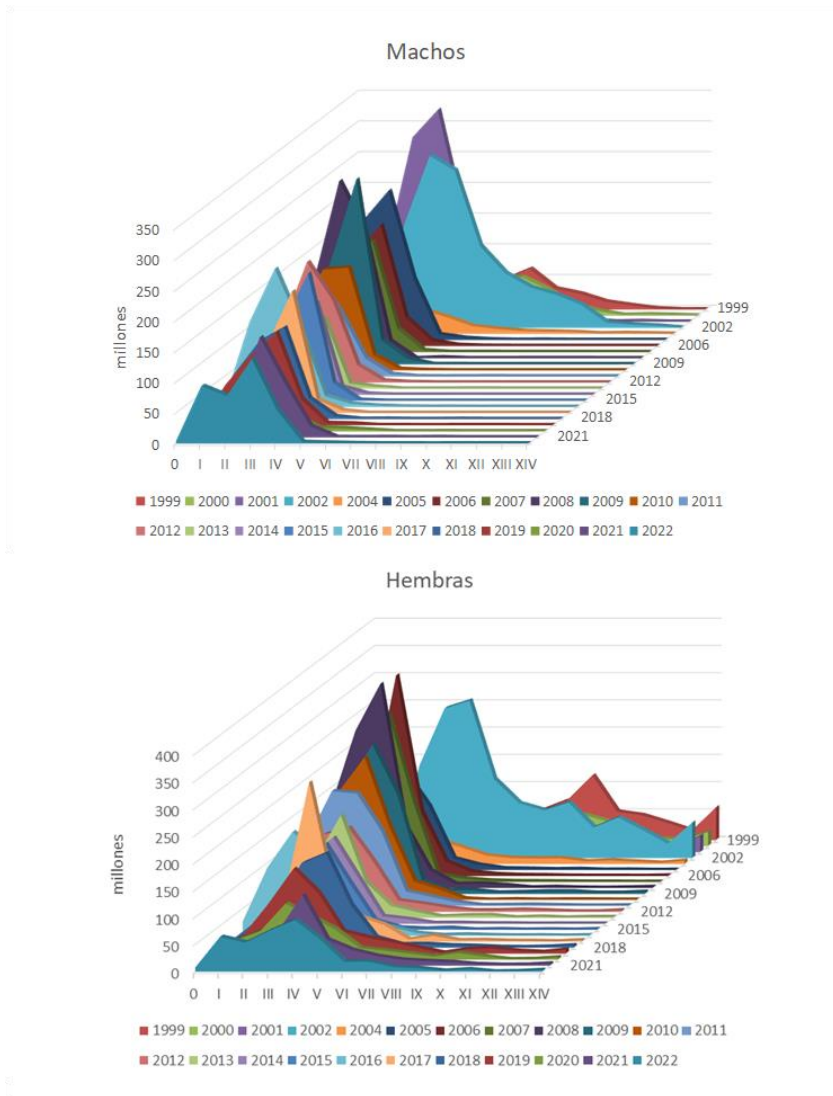


Figura 3. Estructura demográfica histórica de merluza común del crucero de evaluación directa, para el periodo 1999 al 2022. Fuente: IFOP.

En la pesquería de merluza común operan dos flotas, una artesanal compuesta por embarcaciones menores a las 80 t de bodega y de baja autonomía,

que operan principalmente entre la V y VIII Región, con artes de pesca principalmente de red de enmalle. Por otra parte, la flota industrial está compuesta por buques bajo los 1000 hp y sobre los 1000 hp con gran autonomía y capacidad de bodega (Figura 4).

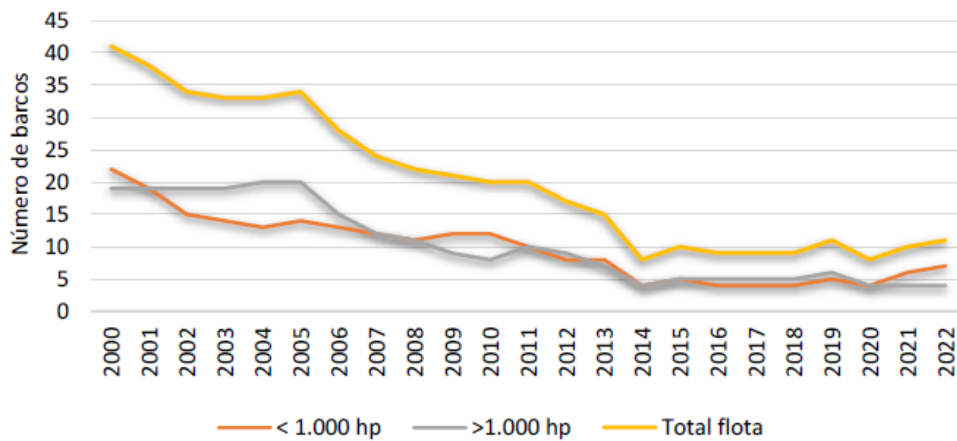


Figura 4. Número de embarcaciones anuales con objetivo de captura de merluza común, serie 2000-2022. Se entrega por estrato de potencia de motor y total flota. Fuente: Elaboración IFOP a partir de los datos de Sernapesca.

El desembarque histórico de la merluza común, obtenidos del control cuota del sernapesca, se observó un primer máximo en el año 1968 con un total de 128 mil toneladas a partir de este año los desembarques experimentaron una notable reducción en los años 70, con un valor promedio de 31 mil toneladas que se

prolongó entre los años 1975 y 1987. El segundo máximo se registró el año 2001, alcanzando las 121 mil toneladas para disminuir drásticamente el año 2004 con 74 mil toneladas y 47 mil 400 en el año 2005 (Figura 5).

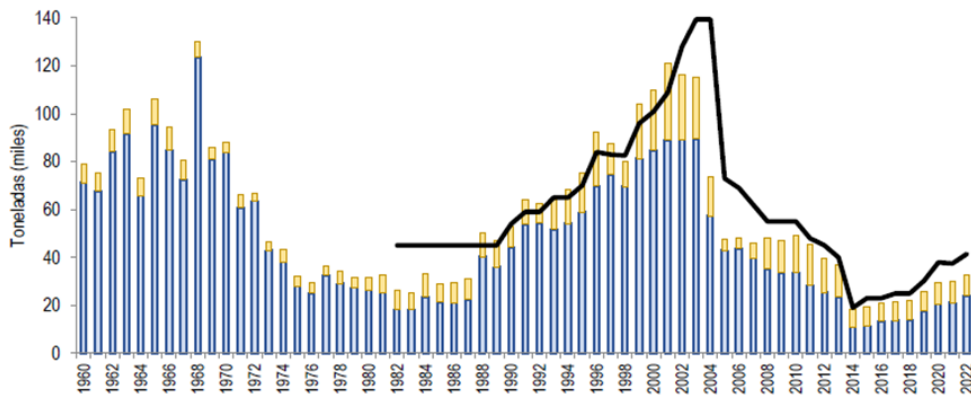


Figura 5. Desembarque y cuota global de captura, en toneladas, periodo 1960-2022. Fuente: Elaboración propia a partir de los datos Sernapesca.

Stock en Pesquería. El término "stock", cuando se refiere a peces, ha sido definido de diversas maneras (Dizon *et al.*, 1992; Begg *et al.*, 1999). Por lo anterior, una buena definición es la siguiente: “el stock de peces describe principalmente las características de una unidad poblacional con integridad genética dentro de la cual se lleva a cabo algún tipo particular de manejo” (Begg *et al.*, 1999).

Payá *et al.* (1997) utilizando métodos morfológicos, genéticos, parasitológicos y realizando una comparación de la longitud media de madurez sexual, determinaron que *Merluccius gayi gayi* es una unidad de stock. Sin embargo, en este trabajo se determinaron diferencias morfológicas significativas entre los individuos provenientes de Coquimbo y Puerto Montt; esto se vio reforzado por el análisis parasitológico de las merluzas, sugiriendo una unidad asociada a la zona de Puerto Montt y otra a la zona de Coquimbo. Las zonas anteriores se diferenciaron de la zona de San Antonio-Talcahuano (George-Nascimento, 1996; Oliva y Ballón, 2002).

La hipótesis oficial adoptada por los evaluadores de stock en Chile, es que la población de merluza común constituye una unidad de stock de manera que los cambios en abundancia no son dominados por inmigración y la emigración y donde los miembros del conjunto muestran patrones similares de crecimiento y dispersión (Tascheri, 2020).

Por otra parte, en el asesoramiento que realiza el Instituto de Fomento Pesquero (IFOP) tanto en el seguimiento de la pesquería de merluza común, como en la Evaluación Hidroacústica de la merluza común, se ejecutan considerando cuatro zonas. Al consultar cuál es el sustento que tienen estas cuatro zonas, no es posible encontrar ninguna evidencia biológica que avale dicha división, sino más bien prácticas y que tienen relación con los puertos de desembarque que alguna vez tuvo la pesquería de merluza común (conversación personal con investigadores de IFOP).

Las pesquerías a nivel mundial y nacional desde sus inicios no fueron diseñadas de manera sostenible y hoy en día la gran mayoría de las especies marinas comerciales están sobreexplotadas. Esto ha provocado la disminución del tamaño de la población, reflejado en el deterioro demográfico, reducción del tamaño efectivo y por tanto aumento de la endogamia.

En el caso de merluza común, hasta el año 2002, el estado de la pesquería indicaba un stock sano en términos biológicos, caracterizado por un alto nivel de biomasa, estructura etaria amplia, estabilidad en las tallas medias de capturas (47 cm), áreas de operación de flota estables, duración de los viajes de pesca constantes y cercanos a su mínimo histórico (Gatica y Cubillos, 2004; Tascheri *et al.*, 2004). Al mismo tiempo, los cruceros de evaluación directa mostraban una estructura demográfica robusta sostenida por 14+ grupos de edad (Lillo *et al.*,

2003). El crucero de evaluación directa efectuado el año 2004, dio cuenta del drástico cambio en el stock de merluza común, lo que se tradujo en una dramática disminución del tamaño del stock con grave deterioro de su estructura demográfica (etaria y de tallas), la cual quedó sustentada por un estrecho grupo de clases anuales, que no superaba el GE IV con ausencia de adultos e individuos que no superaban los 35 cm de longitud total Figura 3. Las causales que se señalan para explicar el cambio en el tamaño y estructura demográfica del stock son varias, entre éstas, cambios en su disponibilidad, sobrepesca, subreportes, pesca ilegal, aumento de la mortalidad natural debido a la predación de la jibia, canibalismo y sobrestimación del tamaño del stock, entre otros (Arancibia *et al.*, 2007; Arancibia *et al.*, 2017; Payá, 2006; Lillo *et al.*, 2005),

Las evaluaciones de stocks y las estrategias de manejo asumen poblaciones discretas (Stephenson *et al.*, 1999); este tipo de estructura poblacional es la excepción más que la regla (Kerr *et al.*, 2017). Ahora está claro que la estructura poblacional de las especies marinas se encuentra a lo largo de un continuo con diferentes disposiciones dentro del rango de distribución, dependiendo de la especie y de las características ambientales (Côté *et al.*, 2013; Smedbol *et al.* 2002).

Diferenciación de Poblaciones. Existen diferentes métodos que permiten diferenciar poblaciones, están los métodos más precisos y más onerosos como son los análisis genéticos a través de marcadores como los microsatélites (Vanhala *et al.*, 1998) y últimamente los métodos de secuenciación masiva (NGS) SNPs (Melville *et al.*, 2017) la información obtenida a partir de estos datos nos permite determinar si existe diversidad, estructuración y conectividad en las poblaciones.

Otros métodos menos costosos para diferenciar poblaciones y que se utilizan en la determinación de la edad son los otolitos de los peces, estas estructuras son muestreadas en forma habitual por los programas de seguimiento de las distintas pesquerías y se almacenan por años, contando en la actualidad con una otiloteca con alrededor de 60 años de antigüedad en IFOP. Las propiedades morfológicas estructurales y química de los otolitos han sido ampliamente estudiada por los científicos pesqueros en las últimas décadas (Campana y Neilson, 1985; Campana y Casselman, 1993; Campana, 1999). Las características morfológicas de los otolitos son consideradas una buena herramienta eficiente para la discriminación de los stocks pesqueros (Castonguay *et al.*, 1991; Ferguson *et al.*, 2011; Jemaa *et al.*, 2015).

Los otolitos son estructuras calcáreas que se encuentran en el oído medio de los peces y están compuestas por una matriz orgánica y cristales de carbonato de calcio precipitado como aragonita y otros minerales (Carlström, 1963; Gauldie,

1993; Campana, 1999). Los otolitos se encuentran en el aparato vestibular es un órgano que está suspendido dentro de las capsulas óticas y contiene canales semicirculares con tres pares de cámaras denominadas sáculo, lagena y utrículo. Dentro de cada cámara se encuentran los otolitos sagitta, asteriscus y lapillus respectivamente. Los tres pares de otolitos están relacionados con el equilibrio y la audición (Popper y Fay, 1993) (Figura 6). La morfología de estas estructuras es específica para cada especie (Hecht, 1987; Volpedo y Echeverría, 1997; Tombari *et al.*, 2000; Volpedo y Echeverría, 2000; Volpedo y Echeverría, 2001; Tuset *et al.*, 2008) y son conservativas ya que el material que los componen no se reabsorbe ni altera (Casselman, 1990).

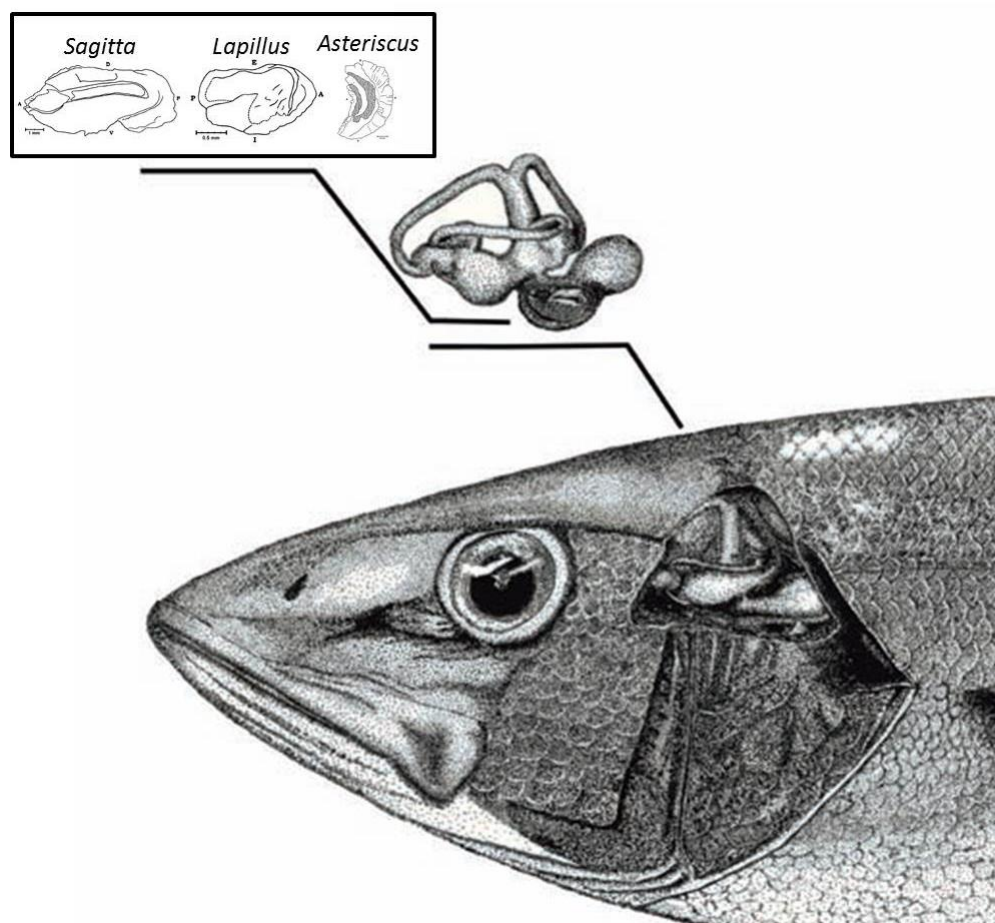


Figura 6. Localización de los otolitos en peces en el aparato vestibular y los tres pares de otolitos en peces. Modificado Tuset et al. (2008) y Assis (2000).

En el año 2002 se registró un total de 1.555.422 t. de merluza común, para caer drásticamente la biomasa en el año 2004 a 272.084 t. este colapso en la pesquería trajo consigo un deterioro con gran impacto económico en el sector artesanal como industrial, hasta el día hoy la población de merluza común registra

una estructura demográfica deteriorada, sin que se visualicen cambios importantes en el stock.

Un aspecto relevante en la evaluación de poblaciones es conocer su dinámica, para implementar acciones de recuperación y entender las estructuras espaciales de las poblaciones de peces para el desarrollo sostenible de la pesquería (Canales *et. al.*, 2023). El presente trabajo, aborda la hipótesis de un solo stocks en la evaluación de la pesquería de merluza común (Tascheri, 2022).

Hipótesis

La población de merluza común frente a la costa de Chile, constituye una sola unidad de stocks.

Objetivo General

Evaluar la unidad(es) poblacional(es) o stocks pesqueros de Merluza común (*Merluccius gayi gayi*) presente en las cuatro zonas, donde se desarrolla la pesquería. “Comparar la variabilidad fenotípica, de las cuatro zonas a través de morfometría geométrica, utilizando otolitos provenientes de los cruceros hidroacústico de la merluza común”.

Objetivos Específicos.

Objetivo específico 1: Describir el morfoespacio de la merluza común, en las cuatro zonas.

Objetivo específico 2: Comparar la forma de los otolitos de merluza común presente en las cuatro zonas.

Metodología

Las muestras de merluza común, fueron obtenidas del Crucero de Investigación que realiza todos los años IFOP con el Buque de Investigación B/C Abate Molina, por mandato de la Subsecretaria de Economía y Empresas de Menor Tamaño a través del Convenio de Desempeño 2022-2023 denominado “Evaluación directa de merluza común año 2022”. El objetivo central del estudio fue determinar la distribución y abundancia del stock y determinar las características biológicas, pesqueras y oceanográficas relevantes de la merluza común (*Merluccius gayi gayi*).

El crucero de prospección, se realizó durante el periodo del 24 de julio hasta el 26 de agosto de 2022. El crucero abarcó la plataforma continental comprendida desde la latitud 29°10’S a 40°00’S y entre la primera milla de la costa y hasta el veril de los 500 m o a una distancia de la costa de 7 mn. En total, se realizaron 94 lances de pesca de identificación con red de arrastre de fondo, 66 transectas de muestreo acústico orientadas de Oeste a Este con espaciamiento de 10 millas náuticas y 64 estaciones bio-oceanográficas (Figura 7).

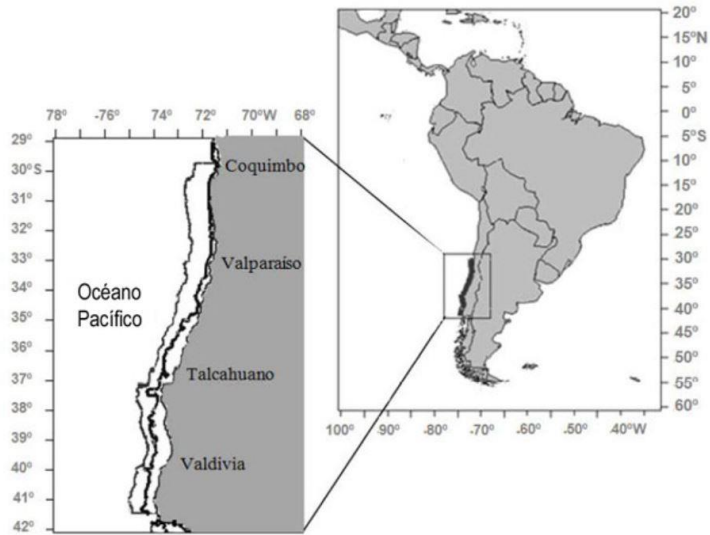


Figura 7. Área de estudio del crucero de evaluación hidroacústica de merluza común 2022, localizado en la costa central de Chile (29°S a 40°S).

El área de estudio se subdividió en cuatro zonas, de acuerdo a la Tabla 1.

Tabla 1.

Zona de estudio del crucero de evaluación directa de la merluza común, año 2022.

Zona	Latitud (Sur)	
Zona 1	29°10'	31° 24'
Zona 2	31°25'	35° 30'
Zona 3	35°31'	38°40'
Zona 4	38°41'	40°00'

Muestreo.

El muestreo de merluza común a bordo del buque de investigación, consiste en tomar datos de sexo, longitud total en cm, peso total y peso eviscerado en gramos, verificación del estado madures, muestreo de estómagos y extracción de otolitos (Figura 8).



Figura 8. Muestreo biológico de la merluza común, desde donde se obtienen los datos de longitud total en cm, extracción de otolitos y estados de madurez.

Los otolitos sagitta son extraídos de las capsulas óticas, realizado un corte en diagonal con un cuchillo aserrado en el cráneo del pez. Una vez extraído el par de otolitos, se limpian sobre una esponja húmeda para retirar restos orgánicos y luego se guardan en sobres etiquetados con los siguientes datos: barco, zona, fecha, lance, especie, talla, sexo, peso total, peso eviscerado y número de registro.

Para el análisis de morfometría geométrica, se seleccionaron un total de 322 otolitos izquierdos, a cada otolito se le tomaron 2 fotos con diferente orientación para estimar el error en la digitación de los landmark.

El error fue estimado a través de un Procrusters ANOVA, para el cálculo del porcentaje de error, se suman los cuadrados medios (MS) de los efectos del individuo y del Error 1, el valor del MS del Error 1 se divide por la suma de los MS y se multiplica por 100.

Captura de Imágenes Digitales.

Para la captura de imágenes digitales se utilizó una lupa estereoscópica OLYMPUZ SZ61 con aumento de 10X, con cámara OLYMPUZ modelo Q-COLOR 3 de alta resolución. Las imágenes fueron obtenidas con un PC que tiene el software de análisis de imagen, denominado Image Pro-Plus, utilizando el otolito izquierdo por el lado interno donde se visualiza los surcos acústicos, sobre una capsula Petri con fondo negro para resaltar la forma y el contorno del otolito.

Se generaron cuatro carpetas con las fotos digitalizadas, cada una contenía las imágenes de otolitos correspondiente de la ZONA 1 hasta la ZONA 4, seguidamente utilizando el programa TPSutil, se ordenaron las fotografías generando un archivo TPS (es un archivo txt que puede ser leído como block de notas), luego se abre el archivo TPS con el programa TPSDig2 procediendo a digitalizar los Landmark y semilandmark en cada una de las imágenes respetando el mismo orden y dirección y finalmente para el análisis estadístico multivariado se utiliza el programa Morphoj.

Para la descripción de la forma del otolito se utilizaron 5 landmarks en total (1 al 5) y 33 semilandmarks (6 al 38). El landmarks 1 se ubicó en el extremo posterior (cauda) del otolito, es decir en el lado más aguzado del otolito y luego los restantes landmarks y semilandmarks se fueron insertando hacia la derecha, en dirección a las manecillas del reloj. El landmarks 2 se ubicó en el lado posterior donde se nota el comienzo del extremo aguzado del otolito y que coincide con el surco acústico, el landmarks 3 en la primera cúspide del lado dorsal del otolito, el landmarks 4 en la cúspide más alta del lado dorsal del otolito y el landmarks 5 en el extremo anterior del otolito (rostro). Luego para rescatar la curvatura del otolito se fueron agregando los semilandmarks en lado ventral cubriendo toda esa zona, para finalmente dar la vuelta por el lado dorsal (Figura 9).

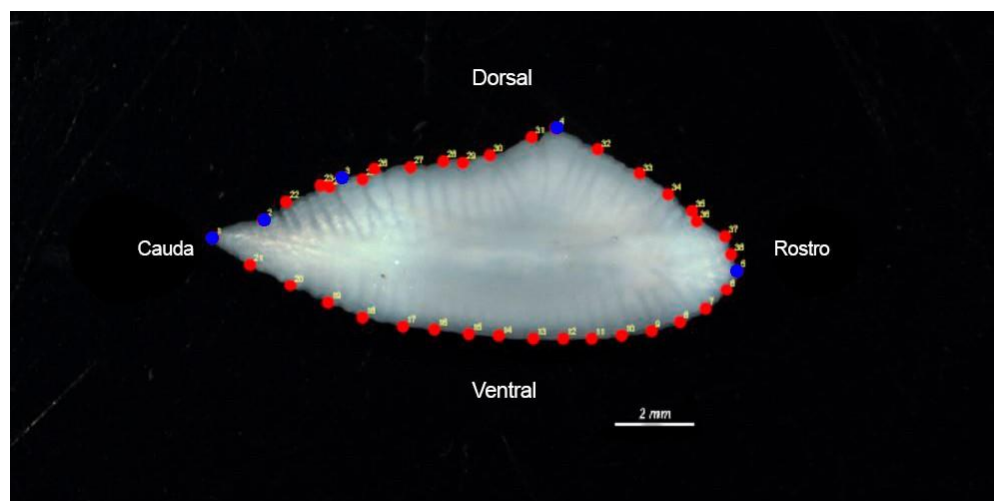


Figura 9. Otolito izquierdo de merluza común vista por el lado interno. En la figura se pueden apreciar los puntos de los landmarks en color azul y los semilandmarks en color rojo.

Morfometría Geométrica

Los hitos morfológicos o landmarks representan la forma de un objeto o de un individuo. Los landmarks corresponde a un punto en el espacio que tiene un nombre y coordenadas cartesianas en forma bidimensionales o tridimensionales, que son las que describen su posición en el espacio (Booksteins.1991).

En morfometría geométrica, los conjuntos de coordenadas corresponden a los datos que serán sometidos a análisis. Estos landmarks deben tener una correspondencia en cada uno de los especímenes que serán analizados. Deben ser homólogos, claramente diferenciables. Cuando la curva de un objeto es crítica se utilizan los semilandmarks, ya que, no son puntos homólogos y dependen de otros landmarks para su deslizamiento, es una construcción matemática.

Existen métodos de superimposición de semilandmark, una vez realizada la superimposición utilizando el programa TPSRelw, se pueden analizar sus coordenadas como si fueran Landmarks.

El método de superimposición consiste en trasladar y rotar la configuración de landmarks en una posición común y remover las diferencias de tamaño entre ellas, quedando solo la forma, que es toda la información geométrica que

permanece cuando los efectos de la ubicación, escala y rotación son filtrados de un objeto (Kendall, 1977).

El método más común que existe es utilizar la superimposición (parcial) de Procrustes, que consiste a partir de la imagen original, centrar, escalar y rotar. Utilizando el software Morphoj nos entrega un nuevo set coordenadas de Procrustes que nos sirve para entender los cambios morfológicos.

El proceso de centrar las imágenes consiste en centrar a partir del Tamaño del Centroide, que corresponde al centro de la configuración, las coordenadas x e y es el valor medio de las coordenadas x e y de todas las k landmarks en la configuración.

El tamaño del centroide (TC) es la raíz cuadrada de la suma de la distancia cuadrada de todos los landmarks a su centro

$$TC = \sqrt{\sum_{i=1}^k (x_i - \bar{x})^2 + (y_i - \bar{y})^2}$$

Descripción del Morfoespacio usando Análisis de Componentes

Principales (PCA).

El PCA es un método descriptivo exploratorio, que tiene por objetivo reducir las variables originales, visualizar correlaciones entre las variables originales y entre estas variables y los factores y visualizar las proximidades entre unidades estadísticas, que nos permite ver la variabilidad fenotípica entre los individuos.

Comparación de la forma entre individuos y grupos. Utilizando los análisis multivariados de las variables canónicas (CVA) y análisis de la función discriminante (FDA). Estos análisis nos permitirán ver si existen diferencias morfológicas entre las diferentes zonas

El análisis de las variables canónicas, se usa para describir las diferencias entre grupos conocidos en los datos y proporciona una ordenación de las medias grupales respecto de la variación entre grupos. Es decir, se comparan las diferencias entre grupo a través de pruebas de permutación con las distancias de Mahalanobis y la distancia de procruster.

El análisis de la función discriminante, es un método para obtener reglas de decisión óptima para distinguir entre grupos. Tiene énfasis sobre el grado de separación de los grupos. Es decir, se le asigna un porcentaje de certeza a la separación de grupos en función de su morfología, se grafica la diferencia de los

valores por zona, luego se hace una discriminación cruzada, se toma un elemento y se dice si pertenece o no pertenece a un grupo en función de su morfología.

Resultados

Se seleccionaron un total de 322 otolitos izquierdos, a cada otolito se le tomaron 2 fotos con diferente orientación, el rango de talla fluctuó entre los 24 y 52 cm. de longitud total. Los otolitos sagitta de *Merluccius gayi gayi* mostraron una forma oblonga, con una parte anterior redondeada (rostro) y una posterior (cauda) prominente, el cual, en individuos adultos finaliza como en una proyección en punta. Su cara interna es convexa y se aprecia el sulcus acústico, su borde dorsal es ondulado y con estrías, mientras que el borde ventral es liso. En el extremo anterior en los individuos adulto, se observó una cisura en forma de V, que coincide con el sulcus acústico. La cara externa es cóncava y en ella se pudo apreciar los anillos de crecimiento (Figura 9).

Incluir los resultados del Procrustes ANOVA, la tabla y el porcentaje de error.

La variabilidad morfológica de los otolitos sagitta de merluza común estuvo explicada por 72 componentes principales, de los cuales los primeros ocho

explicaron el 90% de la varianza. Por lo anterior, los dos primeros son los más notables, ya que, representaron el 64% de varianza total y dentro de ellos el componente principal 1 representó el 44,1% de la variabilidad.

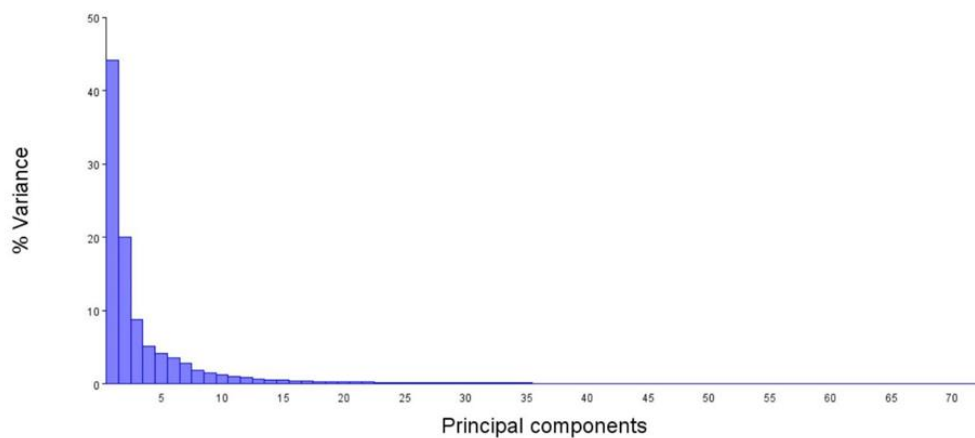


Figura 10. Análisis del PCA (análisis de los principales componentes) en merluza común.

En la figura 11, se aprecia el morfoespacio de merluza común asociado a las cuatro subzonas. En ella se observó que existe una gran variabilidad en la distribución de los datos en el componente principal 1, seguido por el componente principal 2. Es posible detectar un cierto grado de segregación espacial, considerando la distribución de la morfología de los otolitos en el morfoespacio observable entre los CPs 1 y 2.

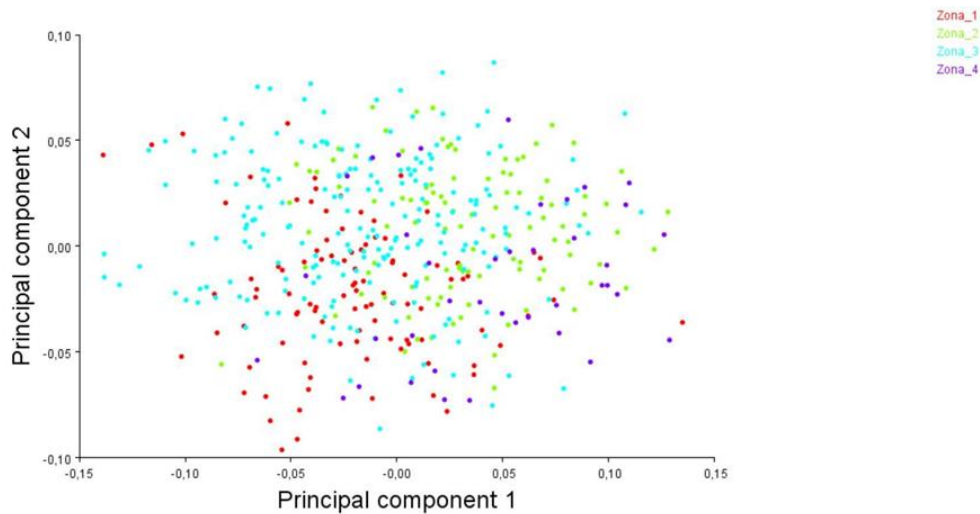


Figura 11 Análisis del componente principal 1 versus el componente principal 2, donde se visualiza una amplia distribución tanto en el eje x como en el eje y del morfoespacio de los otolitos de la merluza común. Los puntos rojos corresponden a la zona 1, verdes zona 2, celestes zonas 3 y morados zona 4.

En análisis del PC1, se observó que los otolitos que están a la izquierda de la imagen consenso (color rojo), presentaron un desplazamiento hacia la izquierda de la zona caudal (color verde) y un deslizamiento hacia arriba en la zona dorsal del otolito. Mientras tanto, en la zona del rostro-dorsal se visualizó un desplazamiento hacia la izquierda en relación a la imagen de consenso (Figura 12).

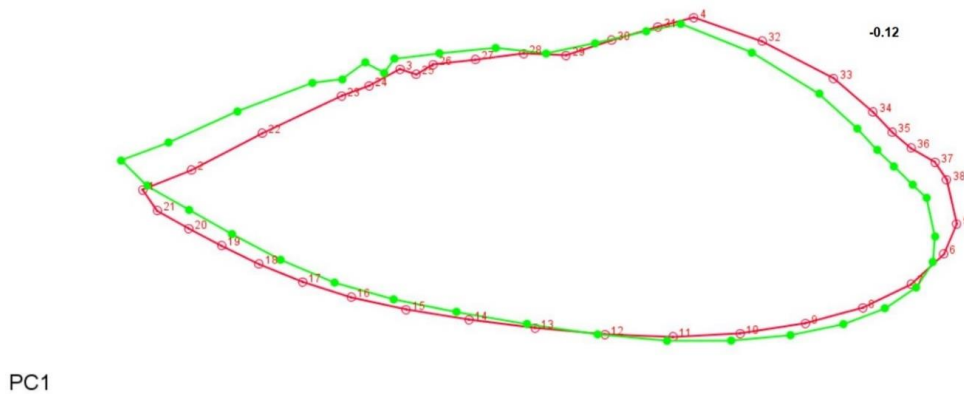


Figura 12. Gráfico wireframe del componente principal 1, en color rojo la imagen de consenso de los otolitos de merluza común y en color verde el deslizamiento de la forma del otolito en escala -0.12.

Por otra parte, los otolitos que se encuentran a la derecha de la imagen de consenso mostraron un desplazamiento de la zona caudal-ventral hacia la derecha y un deslizamiento de la zona rostral-dorsal hacia la derecha de la imagen de consenso (Figura 13).

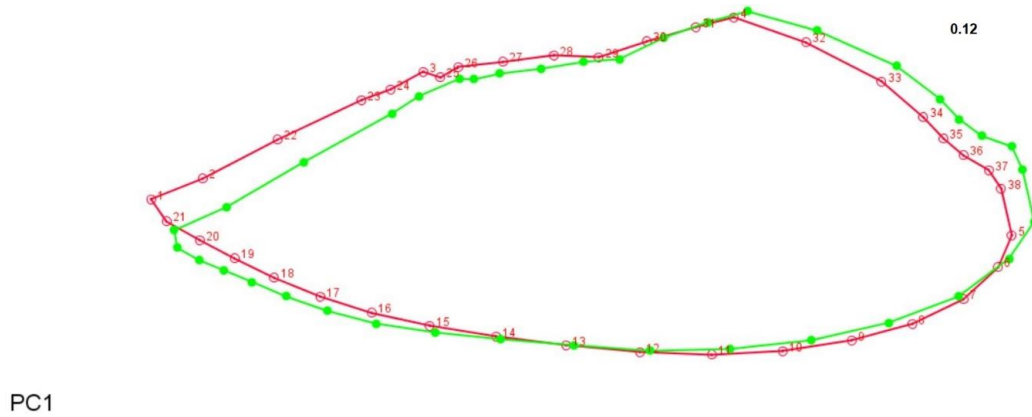


Figura 13. Gráfico wareframe del componente principal 1, en color rojo la imagen de consenso del otolito de merluza común y en color verde el deslizamiento de la forma del otolito en escala 0.12.

Análisis de las Variables Canónicas

Tabla 2

La tabla muestra los valores de las variables canónicas, la variación entre grupos, las distancias de Mahalanobis y distancias de Procrustes y los respectivos valores de p que para ambas distancias es igual $p < 0.001$.

Variation among groups, scaled by the inverse of the within-group variation

	Eigenvalues	% Variance	Cumulative %
1.	128,798869	60,489	60,489
2.	48,6449128	22,845	83,334
3.	35,486676	16,666	100
4.	0	0	100

Mahalanobis distances among groups:

	Zona_1	Zona_2	Zona_3
Zona_2	24,2069		
Zona_3	27,6882	17,4008	
Zona_4	26,8377	27,5246	31,8935

P-values from permutation tests (10000 permutation rounds) for Mahalanobis distances among groups:

	Zona_1	Zona_2	Zona_3
Zona_2	<.0001		
Zona_3	<.0001	<.0001	
Zona_4	<.0001	<.0001	<.0001

Procrustes distances among groups:

	Zona_1	Zona_2	Zona_3
Zona_2	0,0689		
Zona_3	0,0478	0,0513	
Zona_4	0,0732	0,0513	0,0784

P-values from permutation tests (10000 permutation rounds) for Procrustes distances among groups:

	Zona_1	Zona_2	Zona_3
Zona_2	<.0001		
Zona_3	<.0001	<.0001	
Zona_4	<.0001	<.0001	<.0001

Los valores P de la distancia de Mahalanobis y la distancia de Procruste de acuerdo a la Tabla 2, dieron un valor p para ambas distancias iguales a 0,0001. Aquí se pusieron a prueba seis hipótesis $Zona_2 \neq Zona_1$; $Zona_3 \neq Zona_1$; $Zona_4 \neq Zona_1$; $Zona_3 \neq Zona_2$; $Zona_4 \neq Zona_2$; $Zona_4 \neq Zona_3$.

Se realizó la corrección de Bonferroni, para evitar el error de tipo I, es decir, rechazar una hipótesis cuando es verdadera. Por lo tanto, se dividió el valor p por

el número de hipótesis, que en este caso es 6. Como el valor p (0,0001) fue menor a 0,00833, fue posible determinar que hubo diferencias significativas entre las zonas.

Se ejecutó el análisis con las variables canónicas donde reordenó el morfoespacio en un nuevo espacio, en el cual se maximizó la diferencia de las medias grupales respecto de la separación entre las zonas, en el que se apreció claramente la separación de la forma entre los otolitos provenientes de las cuatro zonas (Figura 14).

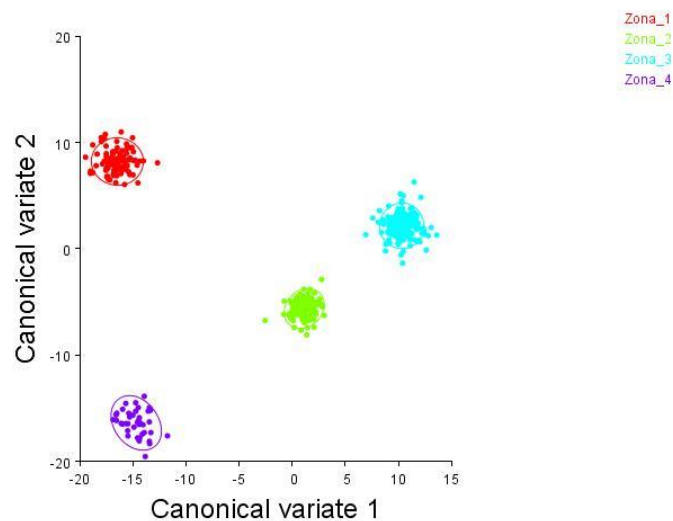


Figura 14. Gráfico de las variables canónicas, se apreció claramente la separación entre las zonas. Color rojo zona 1, verde zona 2, celeste zona 3 y morado zona 4.

Análisis de Función Discriminante.

Utilizando el análisis discriminante se comparó la morfología de los otolitos entre zonas y se encontraron diferencias significativas de los valores por zonas, esto se ratificó aún más al realizar la discriminación cruzada, que evaluó la pertenencia de un otolito a una respectiva zona. Los caracteres morfológicos de las cuatro zonas analizadas, fueron suficientes para separar estas cuatro zonas. Al comparar la zona 1 con la zona 2, se observó que los otolitos de merluza común de la zona 1 se diferencian por tener la zona caudal-dorsal deslizada hacia la derecha, lo mismo ocurre con el rostro del otolito (wareframe). Los gráficos de barra mostraron una total separación entre ambas zonas (Figura. 15)

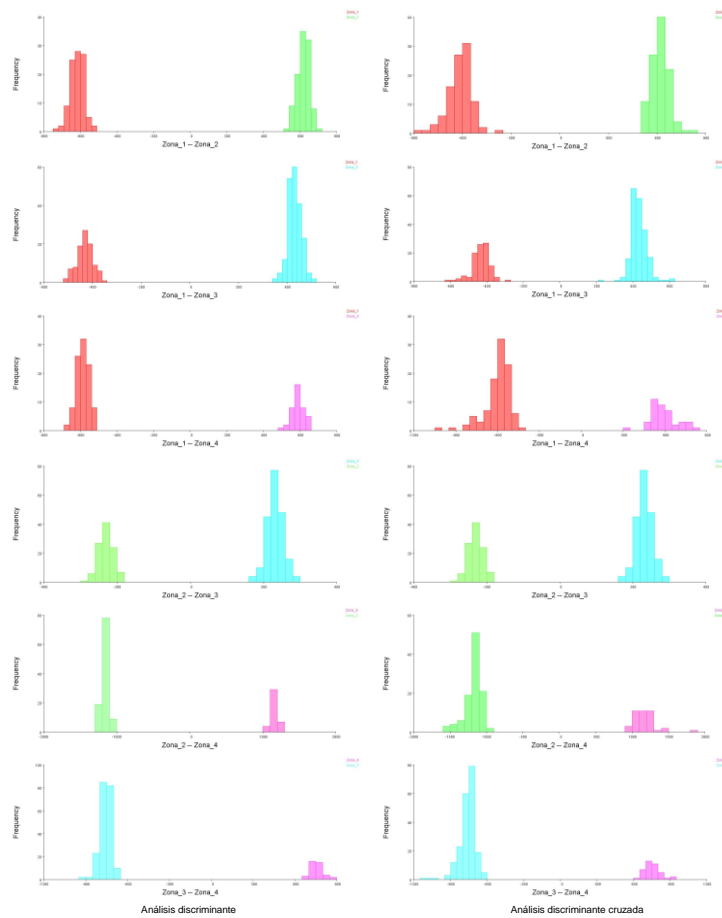


Figura 15. Comparación entre zonas utilizando análisis discriminante y discriminación cruzada. Color rojo zona 1, verde zona 2, celeste zona 3 y morado zona 4.

Al comparar la forma de los otolitos por zona, se pudo apreciar que los otolitos de la zona 1 presentaron un desplazamiento hacia la parte posterior de la zona caudal- dorsal y un deslizamiento hacia la derecha en la zona del rostro. Al comparar la zona 2 con las zonas 3 y 4 se apreció un alargamiento de la zona caudal de los otolitos de la zona 2; igualmente esto se observó al comparar la zona

3 con la zona 4. La forma de los otolitos asociados a las diferentes zonas resultó ser claramente distintas (figura 16).

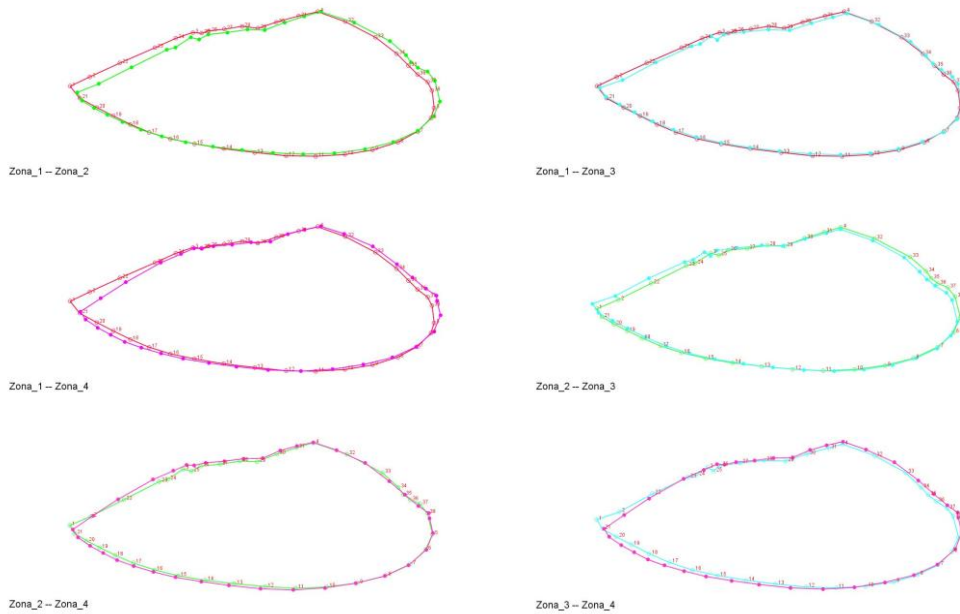


Figura 16. La grafica (wareframe) muestra las diferencias morfológicas de los otolitos de merluza común entre zonas utilizando análisis discriminante. Color rojo zona 1, verde zona 2, celeste zona 3 y morado zona 4.

Cálculo de la Alometría. Se realizó una regresión múltiple entre la forma y el tamaño, correspondiente a la alometría estática, de los cuales se obtuvo un valor predictivo de 0,4761%. Esto significa que para el rango de merluzas estudiado (24 y 52 cm de longitud total), los cambios de la forma de los otolitos no estuvieron asociados a los cambios de tamaño de los individuos (Tabla 3).

Tabla 3.

Regresión múltiple entre la forma y el tamaño

Sums of squares (the sums of squares below are within-group SSs)	
Total SS:	2,27846296
Predicted SS:	0,01084779
Residual SS:	2,26761517
% predicted:	0,48%
Permutation test against the null hypothesis of independence	
Number of randomization rounds: 10000	
P-value: 0,0724	

En la figura 17 se observa la regresión múltiple agrupada por zonas, en ella se observó el porcentaje de variabilidad asociada a la alometría y en la figura 18 se pueden ver las estructuras que cambian en el grafico wareframe, en ellas se visualizó que están asociados a la zona caudal-dorsal y la zona ventral.

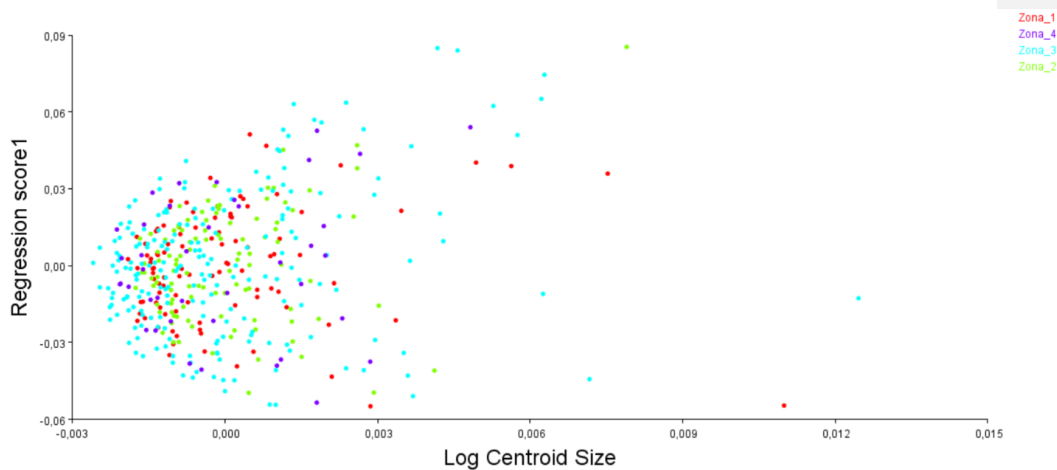


Figura 17. Regresión múltiple entre las coordenadas de Procrustes (proxy de forma) y el logaritmo del tamaño del centroide (proxy de tamaño) por zona.

Comentario [ML2]: Falta describir los cambios morfológicos mostrados en la Figura 18

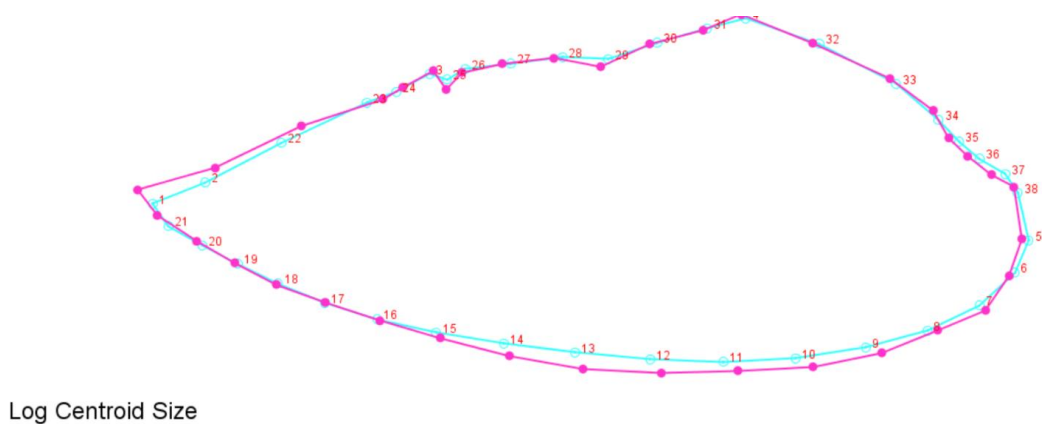


Figura 18. Gráfico wareframe que muestra los cambios alométricos asociados a la estructura del otolito, en color celeste la estructura inicial y el color rojo los cambios finales.

Discusión

La utilización de los otolitos sagitta en especies demersales es un buen método para los estudios de edad y crecimiento (Aguayo, 1971; Dark, 1975; Beamish, 1979; Chilton y Beamish, 1982; ICSEAF, 1983; Ojeda y Aguayo, 1986; Aguayo y Ojeda, 1987) y para la diferenciación de stocks o subpoblaciones a través de la morfometría geométrica (Leguá et al., 2013; Sadighzadeh et al., 2014). La utilización de hitos morfológicos o landmarks permiten rescatar la forma de los otolitos (Bookstein_1991) de *Merluccius gayi gayi* y el morfoespacio que tiene la población (Ponton 2006). Los resultados muestran que el análisis de las imágenes con landmarks y semilandmarks es eficiente para diferenciar las cuatro zonas de pesca a través del gradiente latitudinal, utilizando análisis multivariado que comprende los componentes principales, análisis de las variables canónicas y análisis discriminante.

Aunque los otolitos son estructuras aisladas del medio ambiente, su crecimiento y forma están indirectamente influenciados por una variedad de factores ambientales a través de sus efectos sobre el metabolismo y otros procesos biológicos del pez.

Por lo tanto, la forma del otolito dependerá tanto de la genética del pez como de las características físicas y biológicas de su ambiente, como lo son la disponibilidad de alimento, la temperatura, la salinidad, entre otras, durante el desarrollo de su vida (Vignon & Morat, 2010). La amplia distribución de *Merluccius gayi gayi* en las costas de Chile que comprende desde la latitud 29°10'S hasta 40°00'S, dan cuenta de una gran diversidad ambiental. La particular heterogeneidad espacial donde habita esta especie explicaría por qué los especímenes de merluza común son más grandes y tienen un mejor factor de condición en áreas alrededor de las áreas de surgencia costera y las

desembocaduras de los principales ríos ubicados al sur de los 32°S (Canales et al., 2023).

La merluza común siendo un desovador parcial que desova a lo largo de toda su distribución latitudinal, es posible encontrar históricamente, tres zonas principales de desove: Papudo, sur del golfo de Arauco e Isla Mocha y Bahía San Pedro 40°S (Avilés et al. 1979). El aislamiento reproductivo es una de las principales características que indican la diferenciación de stocks y poblaciones. El grado de aislamiento entre grupos reproductivos se puede probar mediante análisis genéticos. Durante muchos años, los estudios genéticos se han utilizado rutinariamente para la diferenciación de stocks en ciencias pesqueras. Sin embargo, los bajos niveles de flujo genético entre stocks pueden impedir la detección de diferencias genéticas (Begg y Waldman 1999). La influencia de la genética y el medio ambiente en la formación de los otolitos aún no está clara, aunque hay estudios que indican que el medio ambiente es más importante para su forma que la genética (Cadrin y Friedland, 2005; Capoccioni et al., 2011). Ya se ha demostrado que las variaciones genéticas intraespecíficas debido a la separación a largo plazo influyen en la forma del otolito localmente, principalmente en las partes del rostrum y post-rostrum, mientras que el contorno general del otolito puede ser remodelado por condiciones ambientales contrastantes que parecen regular la cantidad de material que se deposita durante la formación de los otolitos (Vignon y Morat, 2010).

Se ha sugerido que las principales causas de la variación en la forma de los otolitos entre poblaciones alejadas son tanto diferencias genéticas como ambientales (Castonguay et al. 1991; Friedland y Reddin, 1994). Aunque existe una influencia genética en el crecimiento de los otolitos (Swain et al. 2005), las diferencias en las

formas externas de estas estructuras también pueden ser influenciadas por tasas de crecimiento diferencial de los individuos de cada unidad de stock que habitan áreas con diferentes condiciones ambientales, como lo han mencionado otros autores (Campana y Casselman, 1993; Stransky et al. 2008; Vignon y Morat, 2010).

De igual forma, Gauldie y Nelson (1990) encontraron que las tasas de crecimiento tienen un vínculo directo con la forma de los otolitos, ya que un crecimiento más rápido generalmente produce otolitos más largos y delgados, y algunos estudios también han encontrado que el éxito de la clasificación a partir de la forma de los otolitos aumenta a medida que aumenta la discreción genética o la separación geográfica (Castonguay *et al.*, 1991; Friedland y Reddin, 1994; Burke et al. 2008; Vignon y Morat 2010), lo que implica que las diferencias genéticas son la principal razón de la variación en la forma. Sin embargo, la variación fenotípica, es decir, la forma de los otolitos, entre unidades de stock significativamente diferentes puede, de hecho, proporcionar una base indirecta de la estructura del stock porque pueden definirse en base a la existencia de al menos un aislamiento parcial (Begg y Waldman, 1999). Es bien sabido que cada otolito refleja diferencias significativas en las concentraciones elementales del ambiente donde se han observado (Chittaro *et al.*, 2006). Por lo anterior, un análisis combinado de genética y morfometría de los otolitos proporciona una herramienta poderosa para evaluar las diferencias poblacionales, especialmente a la luz de los recientes avances en el procesamiento de imágenes y el modelado de contornos (Wiff *et al.*, 2019).

Un aspecto fundamental para la evaluación y manejo de las poblaciones explotadas por extracción pesquera es la identificación de unidades poblacionales o

subpoblaciones y la evaluación de la conectividad entre poblaciones. De esta forma, la correcta delimitación de las unidades biológicas de gestión es básica para la óptima explotación y sostenibilidad de los recursos marinos. Sin embargo, para el caso del manejo la merluza común, existen ciertas interrogantes por dilucidar y que están relacionadas con los estudios anuales que se realizan para la pesquería y que están relacionados para el monitoreo y los programas de seguimiento, que dividen a la pesquería en cuatro zonas, al igual que los cruceros de prospección hidroacústico de la merluza y por otra parte los evaluadores de stocks plantean la hipótesis de un solo stocks para la pesquería de merluza común. Canales et al. 2023. aborda este tema tomando los datos (26 años) del seguimiento y de los cruceros hidroacústico y encuentra diferencias biológicas en las cuatro zonas que históricamente han sido estudiadas, estas áreas cuyas principales características son el aumento de norte a sur en el factor de condición, el peso de las gónadas y el tamaño a la madurez. Se calculan la Relación Potencial de Desove (SPR), la mortalidad pesquera y los puntos biológicos de referencias BRP, y concluye “El modelado de los principales rasgos biológicos reveló importantes patrones espacio-temporales que contradicen las bases que sustentan la evaluación y gestión pesquera de este recurso en Chile. Considerando las implicaciones de estos aspectos para los fines de una gestión pesquera sostenible, sugerimos complementar este trabajo con estudios que proporcionarían una mayor precisión y justificación a la estructuración espacial del stock de merluza”.

La heterogeneidad espacial de los rasgos biológicos, encontrados por Canales *et al.*, 2023. es concordante con los hallazgos encontrados en el presente trabajo de morfología geométrica, donde los resultados revelaron diferencias significativas

latitudinales asociado a las cuatro zonas de estudios, los análisis estadísticos multivariados relacionados con la forma del otolito, mostraron que el análisis de la forma del otolito es capaz de discriminar si hay diferentes unidades poblacionales asociadas a la pesquería de merluza común.

Conclusiones

- El análisis de los otolitos mediante la metodología de landmarks y semilandmark utilizado en este estudio, ha demostrado ser un método eficiente y adecuado para el análisis de la forma de los otolitos de merluza común, ya que puede capturar toda la variación de la forma y las diferencias individuales y sobre todo muestra su potencial para discriminar componentes de stock o población.
- El estudio indicó que existe una gran variabilidad en el morfoespacio de los otolitos de la población de merluza común, proporcionando información útil que permitió separar la forma de los otolitos en las cuatro zonas de estudio y poder discriminar componentes de stock de merluza común en su amplio rango de distribución latitudinal, siendo una herramienta de discriminación de stock.
- El análisis de la forma de los otolitos sagitta de merluza común permitió diferenciar la existencia de diferencias significativas de los otolitos de las cuatro zonas de estudio, lo que nos permite dar un sustento biológico a los estudios que se realizan en el seguimiento de las pesquerías y estudios de las evaluaciones directa.
- Los resultados revelaron diferencias significativas latitudinales asociado a las cuatro zonas de estudios, los análisis estadísticos multivariados

relacionados con la forma del otolito, mostraron que el análisis de la forma del otolito es capaz de discriminar si hay diferentes unidades poblacionales asociadas a la pesquería de merluza común.

Referencias Bibliográficas

- Aguayo M. 1971. Determinación de la edad en merluza (*Merluccius gayi*) (Guichenot, 1848), mediante la lectura de otolitos. Bol. Cient. Inst. Fom. Pesq. Santiago. Chile 16:49.
- Aguayo, M. y V. Ojeda 1987. Estudios de la edad y crecimiento de merluza común (*Merluccius gayi gayi* Guichenot, 1848) (Gadiformes - Merlucciidae). Invest. Pesq. (Chile) 34: 99-112.
- Aguayo, M. 1996. Biology and fisheries of Chilean hakes (*M. gayi* and *M. australis*) En: Jürgen Alheit y Tony Pitcher (Ed). Hake: Biology, fisheries and market. Chapman y Hall, London.
- Alarcón, R. y H. Arancibia. 1993. Talla de primera madurez sexual y fecundidad parcial en la merluza común, *Merluccius gayi* (Guichenot, 1848), Cs. y Tec. Mar, (CONA) 16: 31-45.
- Alarcón, R., F. Balbontín, M. Aguayo, P. Ruiz, S. Núñez, G. Herrera, G. Claramunt and A. Sepúlveda. 2009. Biología reproductiva de merluza común. Informe Final Corregido Proyecto FIP 2006-16. 292 pp.
- Alarcón-Muñoz R, Cubillos L y Gatica C. 2008. Jumbo squid (*Dosidicus gigas*) biomass off central Chile: effects on Chilean hake (*Merluccius gayi*). CalCOFI Rep. 49, 157-166.

- Arancibia, H. y S. Neira. 2006. Proyección de mediano plazo de la biomasa de merluza común de Chile central mediante un enfoque ecotrófico multiespecífico. <http://www.Subpesca.cl/> Proyecciones de biomasa de merluza común bajo un enfoque ecotrófico (H. Arancibia - UdeC)
- Arancibia, H., R. Roa, S. Neira y M. Barros. 2010. Informe final proyecto FIP 2009-22. Evaluación de estrategias de recuperación en la pesquería de merluza común. Universidad de Concepción. 302 p. + anexos
- Assis, C. A.d. S. (2000). Estudio morfológico dos otolitos Sagitta, Asteriscus e Lapillus de teleósteos (Actinopterygii, teleostei) de Portugal Continental". Tesis doct. Universidade de Lisboa.
- Avilés, S., M. Aguayo, F. Inostroza y J. Cañon. 1979. Merluza común, *Merluccius gayi* (Guichenot) Teleostomi, Gadiforme, Merluccidae. Estado actual de las principales pesquerías nacionales. Bases para un desarrollo pesquero (peces), AP 79-17. Inst. Fom. Pesq. Chile. 1-88.
- Beamish, R. 1979. Differences in the age of Pacific hake (*Merluccius productus*) using whole otoliths and sections of otoliths. J. Fish Res. Board Can. 36:141-151.
- Begg, G.A.;Waldman, J.R. An Holistic Approach to Fish Stock Identification. Fish. Res. 1999, 43, 35-44.
- Bernal, R., Balbontín, F. and Rojas, O. 1997. Patrones de distribución de huevos y larvas de *Merluccius gayi* en la costa de Chile y factores ambientales asociados. Revista de Biología Marina y Oceanografía 32, 45-66.

- Bookstein, F. L. (1991). Thin-Plate splines and the atlas problem for biomedical images. In A. C. F. Colchester & D. J. Hawkes (Eds.), *Information Processing in Medical Imaging* (pp. 326–342). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg
- Burke, N., Brophy, D. & King, P. A. (2008). Otolith shape analysis: its application for discriminating between stocks of Irish Sea and Celtic Sea herring (*Clupea harengus*) in the Irish Sea. *ICES J. Mar. Sci.*, 65(9), 1670-1675.
- Cadrin, S.X., Friedland, K.D., 2005. Morphometric outlines. In: Cadrin, S.X., Friedland, K.D., Waldman, J.R. (Eds.), *Stock Identification Methods: Applications in Fishery Science*. Elsevier, Inc., Amsterdam, Netherlands, pp. 173–183.
- Campana, S. E. & Casselman, J. M. (1993). Stock discrimination using otolith shape analysis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50(5), 1062-1083
- Capoccioni, F., Costa, C., Aguzzi, J., Menesatti, P., Lombarte, A., Ciccotti, E., 2011. Ontogenetic and environmental effects on otolith shape variability in three Mediterranean European eel (*Anguilla anguilla*, L.) local stocks. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol* 397, 1–7.
- Castonguay, M., Simard, P. & Gagnon, P. (1991). Usefulness of Fourier analysis of otolith shape for Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) stock discrimination. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48,296-302.
- Casselman, J. M. (1990). Growth and relative size of calcified structures of fish. In: *Transactions of the American Fisheries Society* 119.4, pages. 673-688.

Chilton, D. and R. Beamish. 1982. Age determination methods for fishes studies by the groundfish. Program at the Pacific Biological Station. Can. Pacific. Fish. Aquat. Sci. 60:102 p.

Chittaro, P. M., Gagnon, J. & Fryer, B.J. (2006). The differentiation of *Stegastes partitus* populations using lapillar and sagittal otolith chemistry. J.Fish. Biol., 68(6), 1909-1917.

Cohen, D.M.; Inada.T.; Iwamoto, T.; Scialabba, N. 1990. FAO species catalogue. Vol. 10. Gadiform fishes of the world (Order Gadiformes). An annotated and illustrated catalogue of cods, hakes, grenadiers and other gadiform fishes known to date. FAO Fisheries Synopsis. No. 125, Vol. 10. Rome, FAO. 442 p.

Campana, S.E., Neilson, J.D., 1985. Microstructure of fish otoliths. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42, 1014–1032.

Con formato: Inglés (Estados Unidos)

Campana, S.E., Casselman, J.M., 1993. Stock discrimination using otolith shape analysis. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 50, 1062–1083.

Campana, S.E., 1999. Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. Mar. Ecol. Prog. Ser. 188, 263–297.

Canales CM, Sanchez N and Adasme NA (2023) Spatial heterogeneity of biological traits and effects on fisheries management based on the assumption of a single

stock. The case of the common hake (*Merluccius gayi*) in Chile. *Front. Mar. Sci.* 10:1241587. doi: 10.3389/fmars.2023.1241587

Carlström, D. 1963. A crystallographic study of vertebrate otoliths". En: *Biological Bulletin* 125.3, pags. 441-463.

Castonguay, M., Simard, P., Gagnon, P., 1991. Usefulness of Fourier analysis of otolith shape for Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) stock discrimination. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48, 296–302.

Côté, C.L.; Gagnaire, P.A.; Bourret, V.; Verreault, G.; Castonguay, M.; Bernatchez, L. Population Genetics of the American Eel (*Anguilla rostrata*): $F_{ST} = 0$ and North Atlantic Oscillation Effects on Demographic Fluctuations of a Panmictic Species. *Mol. Ecol.* 2013, 22, 1763–1776.

Dark, T. 1975. Age and growth of Pacific hake. *Merluccius productus*. *Fish. Bull.*, 73 (2).

Dizon, A.E.; Lockyer, C.; Perrin, W.F.; Demaster, D.P.; Sisson, J. Rethinking the Stock Concept: A Phylogeographic Approach. *Conser. Biol.* 1992, 6, 24–36.

Ferguson, G.J., Ward, T.M., Gillanders, B.M., 2011. Otolith shape and elemental composition: complementary tools for stock discrimination of mullet (*Argyrosomus japonicus*) in southern Australia. *Fish. Res.* 110, 75–83.

Friedland, K. D. & Reddin, D. G. (1994). Use of otolith morphology in stock discriminations of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51, 91-98.

- Gálvez, P., J. Sateler, J. Olivares, V. Escobar, V. Ojeda, Z. Young y J. González. 2012. Programa de Seguimiento del Estado de Situación de las Principales Pesquerías Nacionales. Proyecto: Pesquería Demersal Zona Centro Sur y Aguas Profundas, 2010 Sección II: Pesquería Demersal, 2010. Informe Final SUBPESCA, Valparaíso, Chile, IFOP.
- Gauldie, R. W. & Nelson, D. G. A. (1990). Otolith growth in fishes. *Comp. Biochem. Phys. A.*, 97(2), 119-135.
- Gauldie, R. (1993). Polymorphic crystalline structure of sh otoliths". En: *Journal of Morphology* 218.1, pags. 1-28.
- Gatica, C. y L. Cubillos. 2004. Análisis talla-estructurado de los cambios de abundancia en *Merluccius gayi gayi* entre 1992 y 2000. *Investig. mar.*, 2004, vol.32 (1): 71-87.
- George-Nascimento, M. 1996. Populations and assemblages of parasites in hake, *Merluccius gayi*, from the southeastern Pacific Ocean: stock implications. 48 (49):557-806.
- Ginsburg, I. 1954. Whittings on the coast of the Americas continents. *Fish. Bull. U.S. Fish. Wild. Serv.* 96(56): 187 – 208.

Hecht, T. (1987). A guide to the otoliths of Southern Ocean fishes. South African Scientific Committee for Antarctic Research.

ICSEAF. 1983. Guía de ICSEAF para la interpretación de Otolitos N° Merluza. Comisión Internacional de Pesquerías del Atlántico Sur - Oriental.

Jemaa, S., Bacha, M., Khalaf, G., Dessailly, D., Rabhi, K., Amara, R., 2015. What can otolith shape analysis tell us about population structure of the European sardine, *Sardina pilchardus*, from Atlantic and Mediterranean waters? *J. Sea Res.* 96, 11–17.

Kendall, D. G. The diffusion of shape. *Adv. Appl. Prob.*, 9:428-30, 1977.

Kerr, L.A.; Hintzen, N.T.; Cadrin, S.X.; Clausen, L.W.; Dickey-Collas, M.; Goethel, D.R.; Hatfield, E.M.C.; Kritzer, J.P.; Nash, R.D.M. Lessons Learned from Practical Approaches to Reconcile Mismatches between Biological Population Structure and Stock Units of Marine Fish. *ICES J. Mar. Sci.* 2017, 74, 1708–1722. [

Landaeta, M.F. and Castro, L.R., 2006. Spawning and larval survival of the Chilean hake *Merluccius gayi* under later summer conditions in the Gulf of Arauco, central Chile. *Fisheries Research* 77, 115–121.

Landaeta, M. and Castro, L. R. 2012. Seasonal and annual variation in Chilean hake *Merluccius gayi* spawning locations and egg size off central Chile. *Progress in Oceanography* 92, 166–177.

Leguá, J.; G. Plaza; D. Pérez; A. Arkhipkin. Otolith shape analysis as a tool for stock identification of the southern blue whiting, *Micromesistius australis*/Análisis

morfométrico de los otolitos como herramienta para la identificación de stock de la merluza de tres aletas, *Micromesistius australis*. Lat. Am. J. Aquat. Res., v. 41, n. 3, p. 479-489, 2013.

Lillo, S., R. Rojas, R. Tascheri, V. Ojeda, J. Olivares, F. Balbontín, R. Bravo, S. Nuñez, M. Braun, J. Ortiz, P. Torres, F. Véjar, L. Cubillos y A. Saavedra. 2003. Evaluación hidroacústica del recurso merluza común en la zona centro-sur, 2002. Informe final proyecto FIP 2002-03. [/http://fip.cl/proyectos/2002/IT2002-03](http://fip.cl/proyectos/2002/IT2002-03).

Martínez, E. 1976. Variabilidad de los caracteres merísticos en *Merluccius gayi* (Guichenot, 1848) en la costa de Chile. Rev. Biol. Mar., Valparaíso 16:71-92.

Melville J, Haines ML, Boysen K, Hodkinson L, Kilian A, Smith Date KL, Potvin DA, Parris KM. 2017 Identifying hybridization and admixture using SNPs: application of the DArTseq platform in phylogeographic research on vertebrates. R. Soc. open sci. 4: 161061. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.161061>

Molina, E., J. Olivares, E. Díaz, M. Rojas, F. Osorio, J. Bonicelli, S. Hormazabal, M. Cornejo, A. Murillo, N. Silva, J. Bento, M. Fernández, P. Muñoz, E. Sagardía, J. Fernández, D. Donoso y B. Leiva. 2022. Evaluación directa de merluza común, 2020. Informe Final. Convenio de Desempeño 2022-2023. Subsecretaría de Economía y EMT.

Oliva, M. and I. Ballón. 2002. Metazoan parasites of the Chilean hake *Merluccius gayi* as a tool for stock discrimination. Fisheries Research. 56(2): 313-320.

Ojeda, V. y M. Aguayo, 1986. Edad y crecimiento de merluza del sur (*Merluccius australis*) (Gadiformes - Merlucciidae). Invest. Pesq. (Chile) 33:47-59.

Ojeda, F. P., Labra, F. A y Muñoz, A. 2000. Biogeographic patterns of Chilean littoral fishes. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, Dec. 2000: 73(4): 625-641.

Payá, I. 2006. Evaluación y Estado del stock de merluza común. [http://Subpesca.cl/Evaluación y Estado del stock de merluza común \(I. Payá - IFOP\).pdf](http://Subpesca.cl/Evaluación_y_estado_del_stock_de_merluza_común_(I._Payá_-_IFOP).pdf).

Ponton, D. Is Geometric Morphometrics Efficient for Comparing Otolith Shape of Different Fish Species? *J. Morphol.* 267:750–757, 2006.

Popper, A. N. y R. R. Fay (1993). \Sound detection and processing by sh: critical review and major research questions (Part 1 of 2)". En: *Brain, behavior and evolution* 41.1, pags. 14-25.

Sadighzadeh, Z.; Valinassab, T.; Vosugi, G.; Motallebi, A. A.; Fatemi, M. R.; Lombarte, A.; Tuset, V. M. Use of otolith shape for stock identification of John's snapper, *Lutjanus johnii* (Pisces: Lutjanidae), from the Persian Gulf and the Oman Sea. *Fish. Res.*, v. 155, p. 59-63, 2014.

Subsecretaría de Pesca y Acuicultura (Subpesca). 2012. Cuota global anual de captura de merluza común (*Merluccius gayi gayi*), año 2013. Inf. Tec. (R.Pesq.) N° 215/2012, Subsecretaría de Pesca, Valparaíso, 43 p.

Subsecretaría de Pesca y Acuicultura (Subpesca). 2013. Cuota global anual de captura de merluza común (*Merluccius gayi gayi*), año 2014. Inf. Tec. (R.Pesq.) N° 214/2013, Subsecretaría de Pesca, Valparaíso, 6 p.

- Smedbol, R.K.; Wroblewski, J.S. Metapopulation Theory and Northern Cod Population Structure: Interdependency of Subpopulations in Recovery of a Groundfish Population. *Fish. Res.* 2002, 55, 161–174
- Stransky, C., Murta, A. G., Schlickeisen, J. & Zimmermann, C. (2008). Otolith shape analysis as a tool for stock separation of horse mackerel (*Trachurus trachurus*) in the Northeast Atlantic and Mediterranean. *Fish. Res.*, 89(2), 159-166.
- Stephenson, R.L. Stock Complexity in Fisheries Management: A Perspective of Emerging Issues Related to Population Sub-Units. *Fish. Res.* 1999, 43, 247–249.
- Swain, D. P., Hutchings, J. A. & Foote, C. J. (2005). Environmental and genetic influence on stock identification characters. In S. X. Cadrin, K. D. Friedland & J. R. Waldman (Eds.), *Stock Identification Methods* (pp. 45-85). New York, USA: Elsevier Academic Press.
- Tascheri, R., J. Sateler, V. Ojeda, J. Olivares, R. Vega, R. Wiff, M. Montecinos, L. Cid, J. Merino, J. González, C. Toledo y E. Palta. 2004. Programa de Seguimiento del Estado de Situación de las Principales Pesquerías Nacionales. Investigación Estado de Situación Pesquería Demersal Zona Centro - Sur, 2003. Informe Final a SUBPESCA.
- Tascheri, R., R. Alarcón, J. Sateler, H. Rebolledo, J. González. L. Bustos, P. Barraza, S. Núñez, A. Sepúlveda. 2006. Monitoreo de las capturas de merluza común, Año 2005. Informe final FIP 2005 – 07. 164 p

- Tascheri, R. 2013. Evaluación de stock. En: Segundo Informe Final. Convenio II: Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales 2014. Proyecto 2.9: Investigación del estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables en Merluza común, año 2014. IFOP/Subsecretaría de Economía. 211 p.
- Tuset, V. M., A. Lombarte y C. A. Assis (2008). "Otolith atlas for the western Mediterranean, north and central eastern Atlantic". En: *Scientia Marina* 72.S1, pags. 7-198.
- Vanhala, T., M. Tuiskula-Haavisto, K. Elo, J. Vilkki y A. MakiTanila. 1998. Evaluation of genetic variability and genetic distances between eight chicken lines using microsatellite markers. *Poultry Science*. 77: 783-790.
- Vargas, C. A., Valenzuela, G. S., Núñez, S. P. and Arcos, D. F. 1997. Role of oceanographic and topographic factors in the retention of hake (*Merluccius gayi gayi* Guichenot, 1848) larvae in the upwelling system off central-southern Chile. *Archives of Fishery and Marine Research* 45, 201–222.
- Vidal, R. R., E. W. Carson and J. R. Gold. 2012. Population structure in Chilean hake *Merluccius gayi* as revealed by mitochondrial DNA sequences. *Journal of Fish Biology*. 81, 1763–1772.
- Vignon, M., & Morat, F. (2010). Environmental and genetic determinant of otolith shape revealed by a non-indigenous tropical fish. *Marine Ecology Progress Series*, 411, 231–241. <https://doi.org/10.3354/meps08651>

Volpedo, A. V. y D. D. Echeverría (1997). "Morfología de las sagittae de lenguados del mar argentino (Bothidae, Paralichthyidae y Achiropsettidae)". En: *Thalassas: An international journal of marine sciences* 13.1, pags. 113-126.

Volpedo, A. V. y D. D. Echeverría (2000). *Catálogo y claves de otolitos para la identificación de peces del Mar Argentino*. Vol. 1. Editorial Dunken.

Volpedo, A. V. y D. D. Echeverría (2001). "Morfología y morfometría de las sagittae de sciaenidos marinos del norte de Perú". En: *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 72, pags. 147-154.

Rodrigo Wiff, Andrés Flores, Angel M. Segura, Mauricio A. Barrientos & Vilma Ojeda (2019): Otolith shape as a stock discrimination tool for ling (*Genypterus blacodes*) in the fjords of Chilean Patagonia, *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, DOI: 10.1080/00288330.2019

