UNIVERSIDAD PERUANA
CAYETANO HEREDIA
ESCUELA DE POSGRADO VICTOR ALZAMORA CASTRO

FACTORES DETERMINANTES DE LA VARIABILIDAD ESPACIAL DE ANCHOVETA PERUANA (*Engraulis ringens*) EN EL PACÍFICO SUDORIENTAL

TESIS PARA OPTAR EL GRADO DE MAESTRO EN CIENCIAS DEL MAR

DORIS CRISCELY LUJÁN PAREDES

LIMA - PERÚ

2016

ASESOR DE LA TESIS

Ricardo Oliveros Ramos

Doctor en Ecología y Evolución

Profesor de la Maestría de Ciencias del Mar de la

Universidad Peruana Cayetano Heredia

JURADO EVALUADOR DE LA TESIS

Presidente

Dr. Jorge Tam Málaga

Vocal

Dra. Ivonne Montes Torres

Secretario

Dr. Dimitri Gutiérrez Aguilar

Dedicado a mi familia. Mis padres, Santiago y Doris, quienes me enseñaron que la única manera de triunfar en la vida es mediante el estudio; y a mis hermanos, Marlon y Rodolfo, por ser mis compañeros en este camino llamado vida.

Agradecimientos

Quiero agradecer cordialmente al Consejo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación Tecnológica (CONCYTEC) y al Fondo Nacional de Desarrollo Científico, Tecnológico e Innovación Tecnológica (FONDECYT - CIENCIACTIVA) por la subvención de mis estudios en la maestría de Ciencias del Mar de la Universidad Peruana Cayetano Heredia (UPCH), así como por el financiamiento de la presente tesis.

Un agradecimiento especial a mí asesor, el Dr. Ricardo Oliveros Ramos, por sus valiosos consejos y apoyo constante, por demostrarme que el camino de la Ciencia no es fácil y es esa complejidad la que la hace ser divertida.

Al jurado evaluador de la presente tesis, el Dr. Jorge Tam, la Dra. Ivonne Montes y el Dr. Dimitri Gutiérrez, por sus importantes comentarios, correcciones y sugerencias las cuales contribuyeron sustancialmente en la culminación de esta investigación. También quiero agradecer a todos y cada uno de los profesores de la Maestría de Ciencias del Mar (UPCH), cuyas enseñanzas contribuyeron en mi formación profesional.

A todos los miembros del Área Funcional de Dinámica de Poblaciones y Evaluación de Recursos Pelágicos (AFDPERP) del Instituto del Mar del Perú (IMARPE), en especial a la M.Sc. Marilú Bouchon y al Biólogo Erich Díaz por su apoyo constante y por brindarme toda la información necesaria para realizar la presente tesis. Un agradecimiento especial al Biólogo Miguel Ñiquen por las largas conversaciones sobre la anchoveta, por brindarme desinteresadamente cuan información fuese útil en mi estudio y sobre todo por sus palabras de aliento y motivación.

Al “Programa de Bitácoras de Pesca” y al proyecto de “Estimación de parámetros biológico - pesqueros para el manejo sostenible de los recursos marinos” del IMARPE. Además quiero agradecer a Kevin Ttito y John Medina, quienes colaboraron en la digitalización y procesamiento de la información del presente estudio. ¡Muchas gracias chicos!

A todos mis amigos y compañeros quienes estuvieron junto a mí en este periodo de estudio. En especial a Wencheng Lau por su apoyo incondicional; a la Dra. Rocio Joo por estar siempre predispuesta a ayudarme y aconsejarme; a Claudia Tejada, Carlos Calvo, Analí Jimenez y Bruno Ibañez, por los innumerables momentos reunidos discutiendo y trabajando cada una de nuestras tesis. Y a Maite Arangüena por su generosa ayuda cuando fuese necesario.

Finalmente y no menos importante agradezco a mi familia por ser mi mayor sosten en el transcurso de mi vida, alentándome a ser mejor cada día. A mis padres Santiago y Doris, por inculcarme siempre el estudio y la dedicación. A mis hermanos, Marlon y Rodolfo, por sacarme tantas risas y ser mi mejor remedio contra el estrés. Y aquella persona especial por llenar de melodías mis días.

Resumen

Los modelos de nicho ecológico permiten estudiar el efecto del ambiente sobre la distribución de las especies, relacionando datos de su distribución con información ambiental. El objetivo del presente estudio fue estimar el nicho ecológico y describir la variabilidad en la distribución espacial de la anchoveta (*Engraulis ringens*) mediante el uso de modelos estadísticos de nicho ecológico. Se trabajó con dos enfoques de análisis: por stocks (norte, centro y sur) en el Pacífico Sudoriental (PSO) y por estadios de desarrollo (pre-reclutas, reclutas y adultos) en la costa peruana. El modelo de nicho ecológico utilizó modelos aditivos generalizados, estimaciones georeferenciadas de presencia y ausencia de anchoveta e información de cuatro variables ambientales (temperatura superficial del mar, salinidad superficial del mar, concentración de clorofila-a superficial y la profundidad de la oxiclina) entre los años 1985 y 2008. Se encontró que no existen diferencias en los nichos ecológicos de los tres stocks de anchoveta siendo los modelos que utilizaron la información de la anchoveta en todo el PSO los que lograron modelar el nicho de manera correcta. Respecto al análisis por estadios, se evidenció que cada estadio de desarrollo tiene distintas tolerancias a las variables ambientales consideradas en este trabajo, siendo los nichos de estadios menos desarrollados los que estuvieron incluidos dentro de los estadios más desarrollados. Se recomienda realizar estudios separados para cada estadio de desarrollo, lo cual permita comprender mejor las relaciones ecológicas encontradas en los resultados del nicho ecológico. Además se recomienda realizar simulaciones con modelos de nicho que incluyan más variables ambientales, las cuales puedan mejorar los mapas de distribución espacial de la anchoveta para los dos enfoques de análisis.

Palabras clave: Modelos de distribución de especies, modelos de nicho ecológico, anchoveta.

Abstract

Ecological niche models allow us to study the effect of environment on the distribution of species, relating their distribution data with environmental information. The aim of this study was to estimate the ecological niche and describe the variability in the spatial distribution of anchovy (*Engraulis ringens*) through the use of statistical models of ecological niche. They worked with two analytical approaches: by stocks (north, center and south) in the Southeast Pacific (PSO) and by development stages (pre-recruits, recruits and adults) in the Peruvian coast. The ecological niches model used generalized additive models, georeferenced estimates of presence and absence of anchovy and information from four environmental variables (sea surface temperature, sea surface salinity, concentration of superficial chlorophyll-a and oxycline's depth) in the Southeast Pacific between the years 1985 to 2008. It was found that there are no differences in the ecological niches of the three stocks of anchovy being the models that used anchovy information throughout the PSO those who managed to model the niche correctly. Regarding the analysis stage, it became clear that each stage of development has different tolerances to environmental variables considered in this work, being niche less developed stages which were included in the niches more developed stages. It is recommended to conduct separate studies for each stage of development, which allows to better understand the ecological relationships found in the results of the ecological niche. In addition it is recommended to perform simulations ecological niche models that include more environmental variables, which can improve the spatial distribution maps of anchovy for the two analysis approach.

Keywords: Species distribution modelling, ecological niche models, anchovy.

Índice general

1. Introducción **1**

2. Planteamiento de la investigación **2**

2.1. Planteamiento del problema 2

2.2. Hipótesis 4

2.3. Marco teórico 5

2.3.1. La anchoveta en el Pacífico Sudoriental 5

2.3.2. Modelos de nicho y distribución geográfica 15

2.4. Justificación del estudio 21

2.5. Objetivos 23

2.5.1. Objetivo general 23

2.5.2. Objetivos específicos 23

3. Metodología **24**

3.1. Datos 24

3.1.1. Distribución de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) 24

3.1.2. Variables ambientales 27

3.2. Configuración del Modelo de Distribución de Especies 30

3.2.1. Modelo de Nicho Ecológico 31

3.2.2. Predicción de la distribución espacial 36

4. Resultados **40**

4.1. Nicho ecológico de la anchoveta (*Engraulis ringens*) por stock en el Pacífico Sudoriental 40

4.1.1. Determinación de las variables limitantes en el nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental 48

4.2. Nicho ecológico de la anchoveta (*Engraulis ringens*) por estadios de desarrollo en la costa peruana 55

4.2.1. Determinación de las variables limitantes en el nicho ecológico de la anchoveta por estadio de desarrollo en la costa peruana 62

5. Discusión de resultados **70**

5.1. Nicho ecológico de la anchoveta (*Engraulis ringens*) por stock en el Pacífico Sudoriental 70

5.1.1. De las variables limitantes del nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental 71

5.2. Nicho ecológico de la anchoveta (*Engraulis ringens*) por estadios de desarrollo en la costa peruana 76

5.2.1. De las variables limitantes del nicho ecológico de la anchoveta por estadios de desarrollo en la costa peruana 77

6. Conclusiones **84**

7. Perspectivas **86**

Bibliografía **87**

A. Anexo: Climatologías estacionales para las variables ambientales de TSM, SSM, CL y OXI **98**

B. Anexo: Descripción del nicho ecológico de la anchoveta por stock 103

B.1. Interacción: temperatura superficial del mar (TSM) y salinidad superficial del mar (SSM) 103

B.2. Interacción: temperatura superficial del mar (TSM) y el logaritmo de la concentración de clorofila - a superficial (LCL) 108

B.3. Interacción: salinidad superficial del mar (SSM) y el logaritmo de la concentración de clorofila - a superficial (LCL) 113

B.4. Interacción: temperatura superficial del mar (TSM) y el logaritmo de la de la profundidad de la oxiclina (LOXI) 117

B.5. Interacción: salinidad superficial del mar (SSM) y el logaritmo de la de la profundidad de la oxiclina (LOXI) 121

B.6. Interacción: logaritmo de la concentración de clorofila - a superficial (LCL) y el logaritmo de la de la profundidad de la oxiclina (LOXI) 125

C. Anexo: Descripción del nicho ecológico de la anchoveta por estadios de desarrollo 129

C.1. Interacción: temperatura superficial del mar (TSM) y salinidad superficial del mar (SSM) 129

C.2. Interacción: temperatura superficial del mar (TSM) y el logaritmo de la concentración de clorofila-a superficial (LCL) 134

C.3. Interacción: salinidad superficial del mar (SSM) y el logaritmo de la concentración de clorofila-a superficial (LCL) 138

C.4. Interacción: temperatura superficial del mar (TSM) y el logaritmo de la profundidad de la oxiclina (LOXI) 142

C.5. Interacción: salinidad superficial del mar (SSM) y el logaritmo de la profundidad de la oxiclina (LOXI) 146

C.6. Interacción: logaritmo de la concentración de clorofila-a superficial (LCL) y el logaritmo de la profundidad de la oxiclina (LOXI) 150

D. Anexo: Cuartiles de los porcentajes de cobertura para el nicho ecológico de la anchoveta por stocks 154

E. Anexo: Cuartiles de los porcentajes de cobertura para el nicho ecológico de la anchoveta por estadios de desarrollo 155

Índice de figuras

2-1. Esquema conceptual de la relación especie - ambiente. Ambos paneles (izquierdo y derecho) representan la misma zona de estudio, en el panel izquierdo se muestra un mapa con la distribución de individuos de la misma especie sobre determinados lugares, mientras que en el panel derecho se muestra un mapa con información de la temperatura superficial del mar (TSM en °C). La cuantificación de las relaciones entre ambos paneles conforma el núcleo de los modelos que permiten conocer la influencia del ambiente en la distribución de especies. 4

2-2. Principales zonas de distribución del género *Engraulis* en el mundo [1]. . 8

2-3. Distribución de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) en el Pacífico Sudoriental incluyendo zonas de desove ("Spawning") y distribución de juveniles y adultos ("Juveniles & Adults") [1]. 12

2-4. Marco conceptual de la construcción de un modelo de distribución de especies. En el panel izquierdo de A se muestran un mapa con la ocurrencia de una especie y en la parte derecha mapas con información ambiental de 3 variables (temperatura superficial del mar (TSM) en °C, salinidad superficial del mar (SSM) en ups y concentración de la clorofila-a (CL) en mg/m^3). Estos datos son trabajados en el espacio geográfico y son los insumos para la construcción, inicialmente, del modelo de nicho ecológico el cual pasa a ser trabajado en un espacio ambiental y requiere de un algoritmo de modelado. El producto de este modelo es construir un hipervolúmen en el cual se establece las relaciones de las 3 variables ambientales (TSM, SSM, CL), constituyendo el nicho de la especie (en B). Finalmente, los resultados del modelo de nicho ecológico serán utilizados como insumos para hacer la predicción de la distribución de la especie (en C), mostrado en un mapa acompañado de la probabilidad de ocurrencia de la especie. 16

2-5. Representación de la dimensión del nicho. Suponiendo que tres variables conforman el nicho de una especie: temperatura (temperature), humedad (humedity) y tamaño de alimento (food size). a) Un nicho unidimensional implica solamente una variable, en este caso a la temperatura. b) Una segunda dimensión, la humedad, ha sido añadida. Cerrando ese espacio se obtiene un nicho bidimensional. c) Añadiendo una tercera dimensión, el tamaño del alimento, y encerrando todos esos puntos se obtiene un espacio de nicho tridimensional o volumen. Un cuarto elemento crearía un hipervolumen [2]. 18

3-1. Área de estudio. El área de estudio del presente trabajo estuvo localizado en el Océano Pacífico, abarcando la costa de Perú y Chile. Sin embargo se tuvo dos enfoques de análisis, en el cual sólo el análisis por stocks abarcó la costa peruana y chilena, mientras que el segundo análisis (por estadios de desarrollo) solo abarcó la costa peruana. 25

3-2. Números de observaciones para cada enfoque de análisis. Se presenta la ubicación geográfica de las observaciones de la distribución de la anchoveta acompañado del número de observaciones correspondientes (barra vertical adyacente a cada mapa) para cada enfoque de análisis en una grilla de 1° x 1°. En A, se muestra el mapa de los lugares donde se tomaron las muestras para realizar el primer enfoque de análisis, análisis por stocks en el Pacífico Sudoriental. En B, se muestra el mapa de los lugares donde se tomaron las muestras para realizar el segundo enfoque de análisis, análisis por estadios de desarrollo en la costa peruana 26

3-3. Mapas promedio de las cuatro variables ambientales en el Pacífico Sudoriental para el periodo de tiempo 1985-2008. En "a" se muestra el mapa promedio de la temperatura superficial del mar (TSM), en "b" el mapa promedio de la salinidad superficial del mar (SSM), en "c" el mapa promedio de la concentración de clorofila a superficial (CL) y en "d" el mapa promedio de la profundidad de la oxiclina (OXI). Adicionalmente, cada mapa está acompañado por una escala de colores (barra vertical) que indica el valor de la variable ambiental correspondiente en cada punto en el espacio. 29

3-4. Esquema conceptual de la configuración de un Modelo de Distribución de Especies (MDS) [3]. Este esquema señala que un MDS es trabajado en dos espacios, inicialmente un espacio geográfico en el cual se realiza la toma de información (Datos de entrada del modelo), para luego pasar a trabajar al espacio ecológico o ambiental. En este espacio mediante un algoritmo de modelado se construye un modelo de nicho ecológico, el cual estima el nicho de una especie. Finalmente, se procede a volver a trabajar en el espacio geográfico, en el cual se realiza la predicción de la distribución de la especie. 30

4-1. Densidades de datos de las variables ambientales TSM, SSM, LCL y LOXI para los modelos del análisis por stocks. Se presenta la densidad de datos de los modelos que analizaron el nicho ecológico de la anchoveta (Global) así como de los modelos que analizaron el nicho ecológico para cada uno de los stocks de anchoveta (Norte, Centro y Sur). Las líneas azules representan la densidad total de los datos mientras que las líneas rojas representan la densidad de los datos sobre la cual se encontró anchoveta (densidad positiva). Las líneas punteadas (rojas y azules) hacen referencia a las densidades totales y positivas obtenidas del modelo global para la respectiva variable ambiental. 44

4-2. Nicho ecológico de la anchoveta para el análisis por stocks. Se calculó el nicho ecológico de la anchoveta (Global, línea color negro) en el Pacífico Sudoriental, así como los nichos ecológicos para los stocks norte (línea color rojo), centro (línea color azul) y sur (línea color verde) de anchoveta. 45

4-3. Mapas de predicción de la distribución espacial de la anchoveta para el análisis por stocks sobre el periodo de tiempo 1985 - 2008. Cada mapa presenta una escala de colores (barra vertical de 0 a 1) que indican las probabilidades de la distribución de la anchoveta en cada punto en el espacio geográfico. 46

4-4. Nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental. Se presenta la probabilidad de la existencia del nicho en la interacción de las 4 variables ambientales (TSM, SSM, LCL y LOXI). La escala de colores (barra horizontal) en la parte inferior del gráfico indica las probabilidades de 0 a 1. Adicionalmente se restringió el nicho ecológico en cada uno de los paneles sobre las probabilidades mayores e iguales a 0,5 representado por la línea de color negro. 47

4-5. Limitación promedio del nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental (PSO). Cada mapa muestra la probabilidad promedio (en escala de 0 a 1) de que la anchoveta se distribuya en el PSO dadas las condiciones de la temperatura superficial del mar (TSM), salinidad superficial del mar (SSM), concentración de clorofila a superficial (CL) y profundidad de la oxiclina (OXI). 51

4-6. Series de tiempo del porcentaje de cobertura (%C) para el nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental (PSO). Se presenta las series de tiempo del %C para el nicho ecológico en el PSO así como para cada uno de los stocks (Norte, Centro y Sur). Las variables ambientales sobre las cuales se calculó el %C fueron la temperatura superficial del mar (TSM, línea de color rojo), salinidad superficial del mar (SSM, línea de color azul), concentración de clorofila a superficial (CL, línea de color verde) y profundidad de la oxiclina (OXI, línea de color negra). 52

4-7. Climatologías de las series de tiempo de porcentajes de cobertura (%C) para el nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental (Global) y para cada stock (Norte, Centro y Sur). Las variables ambientales sobre las cuales se calcularon las climatologías fueron la temperatura superficial del mar (TSM, línea de color rojo), salinidad superficial del mar (SSM, línea de color azul), concentración de clorofila a superficial (CL, línea de color verde) y profundidad de la oxiclina (OXI, línea de color negra); y los número inferiores a cada figura indican los meses desde enero (1) a diciembre (12). 53

4-8. Diagramas de cajas de las series de tiempo de porcentaje de cobertura (%C) para cada stock (Norte, Centro y Sur) y para las variables ambientales de temperatura superficial del mar (TSM), salinidad superficial del mar (SSM), concentración de clorofila a superficial (CL) y profundidad de la oxiclina (OXI). 54

4-9. Densidades de datos de las variables ambientales TSM, SSM, LCL y LOXI para los modelos del análisis por estadios de desarrollo. Se presenta la densidad de datos de los modelos que analizaron el nicho ecológico de la anchoveta (Especie) así como de los modelos que analizaron el nicho ecológico para cada uno de los estadios de desarrollo de la anchoveta (pre-reclutas(PR), reclutas (RE) y adultos (AD)). Las líneas azules representan la densidad total de la data mientras que las líneas rojas representan la densidad de la data sobre la cual se encontró anchoveta (densidad positiva). Las líneas punteadas (rojas y azules) hacen referencia a las densidades totales y positivas obtenidas por medio del modelo Especie para la respectiva variable ambiental. 58

4-10. Nicho ecológico de la anchoveta para el análisis por estadios de desarrollo. Se calculó el nicho ecológico de la anchoveta (especie, línea color negro) en el costa peruana, así como para los estadios de pre-reclutas (PR, línea color verde), reclutas (RE, línea color azul) y adultos (AD, línea color rojo). 59

4-11. Mapas de predicción de la distribución espacial de la anchoveta para el análisis por estadios de desarrollo sobre el periodo de tiempo 1985-2008. Cada mapa presenta una escala de colores (barra vertical de 0 a 1) que indican las probabilidades de la distribución de la anchoveta en cada punto en el espacio geográfico. 60

4-12. Nicho ecológico de la anchoveta por estadios de desarrollo en la costa peruana. Se presenta la probabilidad de la existencia del nicho en la interacción de las 4 variables ambientales (TSM, SSM, LCL y LOXI). La escala de colores (barra horizontal) en la parte inferior del gráfico indica las probabilidades de 0 a 1. Adicionalmente se restringió el nicho ecológico en cada uno de los paneles sobre las probabilidades mayores e iguales a 0,5 representado por la línea color negro. 61

4-13. Limitación promedio del nicho ecológico de la anchoveta para los estadios pre-reclutas, reclutas y adultos en la costa peruana. Los mapas correspondientes a cada estadio de desarrollo muestran la probabilidad promedio (en escala de 0 a 1) de que dicho estadio de desarrollo se distribuya en la costa peruana dadas las condiciones de la temperatura superficial del mar (TSM), salinidad superficial del mar (SSM), concentración de clorofila a superficial (CL) y profundidad de la oxiclina (OXI). 66

4-14.Series de tiempo del porcentaje de cobertura (%C) para el nicho ecológico de la anchoveta de cada estadio de desarrollo en la costa peruana. Se presenta las series de tiempo del %C para el nicho ecológico de los estadios pre-reclutas, reclutas y adultos en la costa peruana. Las variables ambientales sobre las cuales se calculó el %C fueron la temperatura superficial del mar (TSM, línea de color rojo), salinidad superficial del mar (SSM, línea de color azul), concentración de clorofila a superficial (CL, línea de color verde) y profundidad de la oxiclina (OXI, línea de color negra). . . 67

4-15.Climatologías de las series de tiempo de porcentajes de cobertura (%C) para el nicho ecológico de la anchoveta de los estadios pre-reclutas, reclutas y adultos en la costa peruana. Las variables ambientales sobre las cuales se calcularon las climatologías fueron la temperatura superficial del mar (TSM, línea de color rojo), salinidad superficial del mar (SSM, línea de color azul), concentración de clorofila a superficial (CL, línea de color verde) y profundidad de la oxiclina (OXI, línea de color negra); y los número inferiores a cada figura indican los meses desde enero (1) a diciembre (12). 68

4-16.Diagramas de cajas de las series de tiempo de porcentaje de cobertura (%C) para los estadios pre-reclutas (PR), reclutas (RE) y adultos (AD), y para las variables ambientales de temperatura superficial del mar (TSM), salinidad superficial del mar (SSM), concentración de clorofila a superficial (CL) y profundidad de la oxiclina (OXI). 69

A-1. Climatologías estacionales sobre el Pacífico Sudoriental (PSO) para la temperatura superficial del mar (TSM) en el periodo de tiempo 1985-2008. 99

A-2. Climatologías estacionales sobre el Pacífico Sudoriental (PSO) para la salinidad superficial del mar (SSM) en el periodo de tiempo 1985-2008. . 100

A-3. Climatologías estacionales sobre el Pacífico Sudoriental (PSO) para la concentración de clorofila a superficial (CL) en el periodo de tiempo 1985-2008. 101

A-4. Climatologías estacionales sobre el Pacífico Sudoriental (PSO) para la profundidad de la oxiclina (OXI) en el periodo de tiempo 1985-2008. . . . 102

B-1. Caracterización del nicho ecológico de la anchoveta obtenido con la interacción de temperatura superficial del mar (TSM) y la salinidad superficial del mar (SSM) para el análisis por stocks. El panel izquierdo muestra los resultados de seis modelos construidos en la interacción TSM - SSM; los tres primeros modelos "Global A", "Global B" y "Global C" calcularon el nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental mientras que los modelos del stock norte (norte_0), centro (centro_0) y sur (sur_0) calcularon el nicho ecológico para su correspondiente stock (Ver configuración de los modelos en la Tabla **3-2**). La parte derecha de la gráfica muestra los límites extraídos del nicho ecológico de cada modelo, correspondientes a probabilidades mayores e iguales a 0,5. 106

B-2. Traslape de nichos ecológicos de anchoveta con la interacción TSM - SSM y con inclusión de densidades de los datos para el análisis por stocks. Se muestran los nichos obtenidos con los modelos "Global A", "Global B" y "Global C" (en líneas), así como los puntos de los datos de los modelos del stock norte, centro y sur sobre los cuales se encontró anchoveta. La densidad de datos total del modelo globalA_0 ("Densidad total") así como la densidad de los datos del mismo modelo sobre el cual se encontró anchoveta ("Densidad positiva") con relación a cada variable ambiental es mostrada con las líneas sobre el eje TSM y SSM. 107

B-3. Caracterización del nicho ecológico de la anchoveta obtenido con la interacción de temperatura superficial del mar (TSM) y el logaritmo de la clorofila superficial del mar (LCL) para el análisis por stocks. El panel izquierdo muestra los resultados de seis modelos construidos en la interacción TSM - LCL; los tres primeros modelos "Global A", "Global B" y "Global C" calcularon el nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental mientras que los modelos del stock norte (norte_1), centro (centro_1) y sur (sur_1) calcularon el nicho ecológico para su correspondiente stock (Ver configuración de los modelos en la Tabla **3-2**). La parte derecha de la gráfica muestra los límites extraídos del nicho ecológico de cada modelo, correspondientes a probabilidades mayores e iguales a 0,5. . 111

B-4. Traslape de nichos ecológicos de anchoveta con la interacción TSM - LCL y con inclusión de densidades de los datos para el análisis por stocks. Se muestran nichos obtenidos con los modelos "Global A", "Global B" y "Global C" (en líneas), así como los puntos de los datos de los modelos del stock norte, centro y sur sobre los cuales se encontró anchoveta. La densidad de datos total del modelo globalA_1 ("Densidad total") así como la densidad de datos del mismo modelo sobre el cual se encontró anchoveta ("Densidad positiva") con relación a cada variable ambiental es mostrada con las líneas sobre el eje TSM y LCL. 112

B-5. Caracterización del nicho ecológico de la anchoveta obtenido con la interacción de salinidad superficial del mar (SSM) y el logaritmo de la clorofila superficial del mar (LCL) para el análisis por stocks. El panel izquierdo muestra los resultados de seis modelos construidos en la interacción SSM - LCL; los tres primeros modelos "Global A", "Global B" y "Global C" calcularon el nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental mientras que los modelos del stock norte (norte_2), centro (centro_2) y sur (sur_2) calcularon el nicho ecológico para su correspondiente stock (Ver configuración de los modelos en la Tabla **3-2**). La parte derecha de la gráfica muestra los límites extraídos del nicho ecológico de cada modelo, correspondientes a probabilidades mayores e iguales a 0,5. 115

B-6. Traslape de nichos ecológicos de anchoveta con la interacción SSM - LCL y con inclusión de densidades de los datos para el análisis por stocks. Se muestran los nichos obtenidos con los modelos "Global A", "Global B" y "Global C" (en líneas), así como los puntos de los datos de los modelos del stock norte, centro y sur sobre los cuales se encontró anchoveta. La densidad de datos total del modelo globalA_2 ("Densidad total") así como la densidad de los datos del mismo modelo sobre el cual se encontró anchoveta ("Densidad positiva") con relación a cada variable ambiental es mostrada con las líneas sobre el eje SSM y LCL. 116

B-7. Caracterización del nicho ecológico de la anchoveta obtenido con la interacción de la temperatura superficial del mar (TSM) y el logaritmo de la profundidad de la oxiclina (LOXI) para el análisis por stocks. El panel izquierdo muestra los resultados de seis modelos construidos en la interacción TSM - LOXI; los tres primeros modelos "Global A", "Global B" y "Global C" calcularon el nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental mientras que los modelos del stock norte (norte_3), centro (centro_3) y sur (sur_3) calcularon el nicho ecológico para su correspondiente stock (Ver configuración de los modelos en la Tabla **3-2**). La parte derecha de la gráfica muestra los límites extraídos del nicho ecológico de cada modelo, correspondientes a probabilidades mayores e iguales a 0,5. . 119

B-8. Traslape de nichos ecológicos de anchoveta con la interacción TSM - LOXI y con inclusión de densidades de los datos para el análisis por stocks. Se muestran los nichos obtenidos con los modelos "Global A", "Global B" y "Global C" (en líneas), así como los puntos de los datos de los modelos del stock norte, centro y sur sobre los cuales se encontró anchoveta. La densidad de datos total del modelo globalA_3 ("Densidad total") así como la densidad de los datos del mismo modelo sobre el cual se encontró anchoveta ("Densidad positiva") con relación a cada variable ambiental es mostrada con las líneas sobre el eje TSM y LOXI. 120

B-9. Caracterización del nicho ecológico de la anchoveta obtenido con la interacción de la salinidad superficial del mar (SSM) y el logaritmo de la profundidad de la oxiclina (LOXI) para el análisis por stocks. El panel izquierdo muestra los resultados de seis modelos construidos en la interacción SSM - LOXI; los tres primeros modelos "Global A", "Global B" y "Global C" calcularon el nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental mientras que los modelos del stock norte (norte_4), centro (centro_4) y sur (sur_4) calcularon el nicho ecológico para su correspondiente stock (Ver configuración de los modelos en la Tabla **3-2**). La parte derecha de la gráfica muestra los límites extraídos del nicho ecológico de cada modelo, correspondientes a probabilidades mayores e iguales a 0,5. . 123

B-10. Traslape de nichos ecológicos de anchoveta con la interacción SSM - LOXI y con inclusión de densidades de los datos para el análisis por stocks. Se muestran los nichos obtenidos con los modelos "Global A", "Global B" y "Global C" (en líneas), así como los puntos de los datos de los modelos del stock norte, centro y sur sobre los cuales se encontró anchoveta. La densidad de datos total del modelo globalA_4 ("Densidad total") así como la densidad de la datos del mismo modelo sobre el cual se encontró anchoveta ("Densidad positiva") con relación a cada variable ambiental es mostrada con las líneas sobre el eje SSM y LOXI. 124

B-11 Caracterización del nicho ecológico de la anchoveta obtenido con la interacción del logaritmo de la concentración de la clorofila - a superficial (LCL) y el logaritmo de la profundidad de la oxiclina (LOXI) para el análisis por stocks. El panel izquierdo muestra los resultados de seis modelos construidos en la interacción LCL - LOXI; los tres primeros modelos "Global A", "Global B" y "Global C" calcularon el nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental mientras que los modelos del stock norte (norte_5), centro (centro_5) y sur (sur_5) calcularon el nicho ecológico para su correspondiente stock (Ver configuración de los modelos en la Tabla **3-2**). La parte derecha de la gráfica muestra los límites extraídos del nicho ecológico de cada modelo, correspondientes a probabilidades mayores e iguales a 0,5. 127

B-12 Traslape de nichos ecológicos de anchoveta con la interacción LCL - LOXI y con inclusión de densidades de los datos para el análisis por stocks. Se muestran los nichos obtenidos con los modelos "Global A", "Global B" y "Global C" (en líneas), así como los puntos de los datos de los modelos del stock norte, centro y sur sobre los cuales se encontró anchoveta. La densidad de datos total del modelo globalA_5 ("Densidad total") así como la densidad de los datos del mismo modelo sobre el cual se encontró anchoveta ("Densidad positiva") con relación a cada variable ambiental es mostrada con las líneas sobre el eje LCL y LOXI. 128

C-1. Caracterización del nicho ecológico de la anchoveta obtenido con la interacción de la temperatura superficial del mar (TSM) y la salinidad superficial del mar (SSM) para el análisis por estadios de desarrollo. Se muestran los resultados de cuatro modelos construidos en la interacción TSM - SSM acompañados por la escala de colores (barra horizontal) que indica las probabilidades del nicho (de 0 a 1) para el modelo especie_0 que calculó el nicho ecológico para la anchoveta en la costa peruana así como los modelos para tres estadios de desarrollo de la anchoveta: preReclutas_0 para el estadio pre-recluta, reclutas_0 para el estadio recluta y adultos_0 para el estadio adulto (Ver configuración de los modelos en la Tabla **3-3**). 132

C-2. Traslape de nichos ecológicos de anchoveta con la interacción TSM - SSM y con inclusión de densidades de los datos para el análisis por estadios de desarrollo. Se extrajeron los límites del nicho ecológico (de la Figura **C-1**) sobre probabilidades mayores e iguales a 0,5 del modelo especie_0 (nicho para la anchoveta) y de los modelos para los estadios pre-recluta (preReclutas_0), recluta (reclutas_0) y adulto (adultos_0). Luego se adicionaron los puntos de los datos de los modelos (preReclutas_0, reclutas_0 y adultos_0) sobre los cuales se encontró anchoveta. Las líneas sobre los ejes de las variables TSM y SSM, indican la densidad de los datos del modelo especie_0 sobre el cual se encontró anchoveta ("Densidad positiva"). . . . 133

C-3. Caracterización del nicho ecológico de la anchoveta obtenido con la interacción de la temperatura superficial del mar (TSM) y el logaritmo de la concentración de clorofila - a superficial (LCL) para el análisis por estadios de desarrollo. Se muestran los resultados de cuatro modelos construidos en la interacción TSM - LCL acompañados por la escala de colores (barra horizontal) que indica las probabilidades del nicho (de 0 a 1) para el modelo especie_1 que calculó el nicho ecológico para la anchoveta en la costa peruana así como los modelos para tres estadios de desarrollo de la anchoveta: preReclutas_1 para el estadio pre-recluta, reclutas_1 para el estadio recluta y adultos_1 para el estadio adulto (Ver configuración de los modelos en la Tabla **3-3**). 136

C-4. Traslape de nichos ecológicos de anchoveta con la interacción TSM - LCL y con inclusión de densidades de los datos para el análisis por estadios de desarrollo. Se extrajeron los límites del nicho ecológico (de la Figura **C-3**) sobre probabilidades mayores e iguales a 0,5 del modelo especie_1 (nicho para la anchoveta) y de los modelos para los estadios pre-recluta (preReclutas_1), recluta (reclutas_1) y adulto (adultos_1). Luego se adicionaron los puntos de los datos de los modelos (preReclutas_1, reclutas_1 y adultos_1) sobre los cuales se encontró anchoveta. Las líneas sobre los ejes de las variables TSM y LCL, indican la densidad de los datos del modelo especie_1 sobre el cual se encontró anchoveta ("Densidad positiva"). . . . 137

C-5. Caracterización del nicho ecológico de la anchoveta obtenido con la interacción de la salinidad superficial del mar (SSM) y el logaritmo de la concentración de clorofila - a superficial (LCL) para el análisis por estadios de desarrollo. Se muestran los resultados de cuatro modelos construidos en la interacción SSM - LCL acompañados por la escala de colores (barra horizontal) que indica las probabilidades del nicho (de 0 a 1) para el modelo especie_2 que calculó el nicho ecológico para la anchoveta en la costa peruana así como los modelos para tres estadios de desarrollo de la anchoveta: preReclutas_2 para el estadio pre-recluta, reclutas_2 para el estadio recluta y adultos_2 para el estadio adulto (Ver configuración de los modelos en la Tabla **3-3**). 140

C-6. Traslape de nichos ecológicos de anchoveta con la interacción SSM - LCL y con inclusión de densidades de los datos para el análisis por estadios de desarrollo. Se extrajeron los límites del nicho ecológico (de la Figura **C-5**) sobre probabilidades mayores e iguales a 0,5 del modelo especie_2 (nicho para la anchoveta) y de los modelos para los estadios pre-recluta (preReclutas_2), recluta (reclutas_2) y adulto (adultos_2). Luego se adicionaron los puntos de los datos de los modelos (preReclutas_2, reclutas_2 y adultos_2) sobre los cuales se encontró anchoveta. Las líneas sobre los ejes de las variables SSM y LCL, indican la densidad de los datos del modelo especie_2 sobre el cual se encontró anchoveta ("Densidad positiva"). . . . 141

C-7. Caracterización del nicho ecológico de la anchoveta obtenido con la interacción de la temperatura superficial del mar (TSM) y el logaritmo de la profundidad de la oxiclina (LOXI) para el análisis por estadios de desarrollo. Se muestran los resultados de cuatro modelos construidos en la interacción TSM - LOXI acompañados por la escala de colores (barra horizontal) que indica las probabilidades del nicho (de 0 a 1) para el modelo especie_3 que calculó el nicho ecológico para la anchoveta en la costa peruana así como los modelos para tres estadios de desarrollo de la anchoveta: preReclutas_3 para el estadio pre-recluta, reclutas_3 para el estadio recluta y adultos_3 para el estadio adulto (Ver configuración de los modelos en la Tabla **3-3**). 144

C-8. Traslape de nichos ecológicos de anchoveta con la interacción TSM - LOXI y con inclusión de densidades de los datos para el análisis por estadios de desarrollo. Se extrajeron los límites del nicho ecológico (de la Figura **C-7**) sobre probabilidades mayores e iguales a 0,5 del modelo especie_3 (nicho para la anchoveta) y de los modelos para los estadios pre-recluta (preReclutas_3), recluta (reclutas_3) y adulto (adultos_3). Luego se adicionaron los puntos de los datos de los modelos (preReclutas_3, reclutas_3 y adultos_3) sobre los cuales se encontró anchoveta. Las líneas sobre los ejes de las variables TSM y LOXI, indican la densidad de los datos del modelo especie_3 sobre el cual se encontró anchoveta ("Positive density"). 145

C-9. Caracterización del nicho ecológico de la anchoveta obtenido con la interacción de la salinidad superficial del mar (SSM) y el logaritmo de la profundidad de la oxiclina (LOXI) para el análisis por estadios de desarrollo. Se muestran los resultados de cuatro modelos construidos en la interacción SSM-LOXI acompañados por la escala de colores (barra horizontal) que indica las probabilidades del nicho (de 0 a 1) para el modelo especie_4 que calculó el nicho ecológico para la anchoveta en la costa peruana así como los modelos para tres estadios de desarrollo de la anchoveta: preReclutas_4 para el estadio pre-recluta, reclutas_4 para el estadio recluta y adultos_4 para el estadio adulto (Ver configuración de los modelos en la Tabla **3-3**). 148

C-10 Traslape de nichos ecológicos de anchoveta con la interacción SSM - LOXI y con inclusión de densidades de los datos para el análisis por estadios de desarrollo. Se extrajeron los límites del nicho ecológico (de la Figura **C-9**) sobre probabilidades mayores e iguales a 0,5 del modelo especie_4 (nicho para la anchoveta) y de los modelos para los estadios pre-recluta (preReclutas_4), recluta (reclutas_4) y adulto (adultos_4). Luego se adicionaron los puntos de los datos de los modelos (preReclutas_4, reclutas_4 y adultos_4) sobre los cuales se encontró anchoveta. Las líneas sobre los ejes de las variables SSM y LOXI, indican la densidad de los datos del modelo especie_4 sobre el cual se encontró anchoveta ("Densidad positiva"). . . . 149

C-11 Caracterización del nicho ecológico de la anchoveta obtenido con la interacción del logaritmo de la concentración de clorofila-a superficial (LCL) y el logaritmo de la profundidad de la oxiclina (LOXI) para el análisis por estadios de desarrollo. Se muestran los resultados de cuatro modelos construidos en la interacción LCL-LOXI acompañados por la escala de colores (barra horizontal) que indica las probabilidades del nicho (de 0 a 1) para el modelo especie_5 que calculó el nicho ecológico para la anchoveta en la costa peruana así como los modelos para tres estadios de desarrollo de la anchoveta: preReclutas_5 para el estadio pre-recluta, reclutas_5 para el estadio recluta y adultos_5 para el estadio adulto (Ver configuración de los modelos en Tabla **3-3**). 152

C-12 Traslape de nichos ecológicos de anchoveta con la interacción LCL - LOXI y con inclusión de densidades de los datos para el análisis por estadios de desarrollo. Se extrajeron los límites del nicho ecológico (de la Figura **C-11**) sobre probabilidades mayores e iguales a 0,5 del modelo especie_5 (nicho para la anchoveta) y de los modelos para los estadios pre-recluta (preReclutas_5), recluta (reclutas_5) y adulto (adultos_5). Luego se adicionaron los puntos de los datos de los modelos (preReclutas_5, reclutas_5 y adultos_5) sobre los cuales se encontró anchoveta. Las líneas sobre los ejes de las variables LCL y LOXI, indican la densidad de los datos del modelo especie_5 sobre el cual se encontró anchoveta ("Densidad positiva"). 153

Índice de cuadros

2-1. Características de las especies del género *Engraulis* en el mundo [4]. . . . 6

2-2. Descripción de las zonas de desove y periodos reproductivos para los stocks norte, centro y sur de anchoveta (*Engraulis ringens*) en el Pacífico Sudoriental. 11

3-1. Variables ambientales. Se muestra la fuente, los datos utilizados y el procesamiento que se llevó a cabo para obtener los datos de cada variable ambiental utilizada en este trabajo. 28

3-4. Modelos *gam* para la predicción de la distribución espacial de anchoveta. Se construyeron 10 modelos en función al grado de suavizado (número correspondiente a cada variable y modelo), los cuales fueron empleados para el análisis por stocks y por estadios de desarrollo con la interacción de 4 variables ambientales: temperatura superficial del mar (TSM), salinidad superficial del mar (SSM), logaritmo de la concentración de la clorofila - a superficial (LCL) y el logaritmo de la profundidad de la oxiclina (LOXI). 37

3-2. Modelos *gam* construidos para el análisis por stocks de la anchoveta (*Engraulis ringens*) en el Pacífico Sudoriental. Los tres primeros modelos en la interacción de las variables ambientales (TSM, SSM, LCL y LOXI), analizaron el nicho ecológico de la anchoveta excluyendo (modelos tipo "A") e incluyendo el efecto del stock (modelos tipo "B" y "C"). El cuarto modelo (tipo "stock") estimó el nicho ecológico para cada uno de los stocks. Dentro de cada fórmula el parámetro k indica el grado de suavizado, mientras que el parámetro s especifica el empleo de splines. 38

3-3. Modelos *gam* construidos para el análisis por estadios de la anchoveta (*Engraulis ringens*) en la costa peruana. El primer modelo (*especie*) en la interacción de las variables ambientales (TSM, SSM, LCL y LOXI) analizó el nicho ecológico de la anchoveta en la costa peruana, mientras que el segundo modelo (*estadio*) analizó el nicho ecológico para cada estadio de desarrollo. 39

4-1. Resultados de la sensibilidad (Sn) de los modelos que calcularon el nicho ecológico de la anchoveta, excluyendo (modelos tipo "A") e incluyendo el efecto del stock (modelos tipo "B" y "C"). 41

4-2. Límites de tolerancia del nicho ecológico de la anchoveta en el PSO sobre cada variables ambiental. Las variables ambientales fueron la temperatura superficial del mar (TSM), la salinidad superficial del mar (SSM), la concentración de clorofila a superficial (CL) y la profundidad de la oxiclina (OXI). 48

4-3. Porcentaje de cobertura promedio (%C) para el nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental. 55

4-4. Límites de tolerancia del nicho ecológico de la anchoveta por estadios de desarrollo en la costa peruana sobre cada variables ambiental. Las variables ambientales fueron la temperatura superficial del mar (TSM), la salinidad superficial del mar (SSM), la concentración de clorofila a superficial (CL) y la profundidad de la oxiclina (OXI). 62

4-5. Porcentaje de cobertura (%C) promedio para el nicho ecológico de la anchoveta de los estadios pre-reclutas, reclutas y adultos en la costa peruana. 65

B-1. Límites de tolerancia de los nichos ecológicos por stocks obtenidos con los modelos en interacción TSM - SSM. 105

B-2. Límites de tolerancia de los nichos ecológicos por stocks obtenidos con los modelos en interacción TSM - LCL. 109

B-3. Límites de tolerancia de los nichos ecológicos por stocks obtenidos con los modelos en interacción SSM - LCL. 114

B-4. Límites de tolerancia de los nichos ecológicos por stocks obtenidos con los modelos en interacción TSM - LOXI. 118

B-5. Límites de tolerancia de los nichos ecológicos por stocks obtenidos con los modelos en interacción SSM - LOXI. 122

B-6. Límites de tolerancia de los nichos ecológicos por stocks obtenidos con los modelos en interacción LCL - LOXI. 126

C-1. Límites de tolerancia de los nichos ecológicos por estadios obtenidos con los modelos en interacción TSM - SSM. 130

C-2. Límites de tolerancia de los nichos ecológicos por estadios obtenidos con los modelos en interacción TSM - LCL. 134

C-3. Límites de tolerancia de los nichos ecológicos por estadios obtenidos con los modelos en interacción SSM - LCL. 138

C-4. Límites de tolerancia de los nichos ecológicos por estadios obtenidos con los modelos en interacción TSM - LOXI. 142

C-5. Límites de tolerancia de los nichos ecológicos por estadios obtenidos con los modelos en interacción SSM - LOXI. 146

C-6. Límites de tolerancia de los nichos ecológicos por estadios obtenidos con los modelos en interacción LCL - LOXI. 150

D-1. Cuartiles de los porcentajes de cobertura para el nicho ecológico de la anchoveta por stocks. 154

E-1. Cuartiles de los porcentajes de cobertura para el nicho ecológico de la anchoveta por estadios de desarrollo. 155

1 Introducción

El Pacífico Sudoriental es una de las áreas más productivas del planeta debido a su intensa dinámica de circulación oceánica cuya manifestación más importante, desde el punto de vista oceánico y biológico, son los afloramientos costeros los cuales generan una elevada producción primaria y secundaria sustentando importantes poblaciones de peces como la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*). La anchoveta peruana representa la principal pesquería en el ecosistema de la Corriente de Humboldt [5] y mediante avances científicos se ha desarrollado importantes conocimientos en relación a esta especie, permaneciendo aún la necesidad de ahondar en investigaciones que permitan comprender aspectos relacionados a su ecología, como el conocimiento de su nicho ecológico así como el efecto de las variables ambientales en su distribución espacial. El presente trabajo buscó describir la variabilidad en la distribución espacial de la anchoveta (*Engraulis ringens*) mediante el uso de modelos de distribución de especies. Estos modelos (Species Distribution Modeling, con sus siglas en inglés) permiten relacionar los datos de distribución espacial de especies con información sobre las características ambientales y/o espaciales, proporcionando un mejor entendimiento de la distribución de especies a través del espacio. Así mismo, son consideradas poderosas herramientas para analizar el conjunto de variables ambientales que afectan la sobrevivencia y reproducción de la especie. Finalmente, la presente investigación constituyó una herramienta que permitió comprender las características del hábitat de la anchoveta y sobre todo las relaciones que existen entre su distribución espacial con las variables ambientales.

2 Planteamiento de la investigación

2.1 Planteamiento del problema

El análisis de la relación especie - ambiente se ha convertido en un problema de atención especial, donde la importancia del clima para explicar la distribución de plantas y animales ha sido discutido y estudiado tempranamente en numerosas publicaciones [6].

El uso del hábitat y la distribución espacial de especies se convierten en características dinámicas que pueden cambiar anualmente o estacionalmente dependiendo de factores, entre ellos climáticos, hidrológicos y respuestas denso-dependientes [1]; así mismo, las especies también pueden presentar patrones de migración los cuales por lo general varían en el tiempo reflejando las diferentes preferencias ambientales entre las etapas de vida [1]. Por tanto, es la cuantificación de las relaciones especie - ambiente lo que conforma el núcleo de modelos que permiten conocer la influencia del ambiente en la distribución de especies.

El nicho ecológico de un organismo depende básicamente de la suma total de sus necesidades ambientales. Según Odum (1986) [7] es muy útil estudiarlo entre la misma especie que habita dos lugares diferentes, permitiendo dar a conocer los requerimientos ambientales de una especie que habita lugares con condiciones ambientales distintas;

corroborando esta idea, Smith & Smith (2012) [2] manifiestó que puede existir el caso de diferenciación de nicho entre individuos de una misma especie. Por otro lado, Smith & Smith (2012) [2] también expresó que el nicho de un organismo puede cambiar con los diferentes estadios de desarrollo, lo cual permitiría estudiar como son los requerimientos ambientales de una especie bajo diferentes etapas en su proceso desarrollo.

En cuanto a la especie en estudio, la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*), ésta se caracteriza por habitar el Sistema de la Corriente de Humboldt (HCS) donde se señala la existencia de tres unidades de stock. Esta especie, con importancia económica y biológica, posee desembarques pesqueros que han representado variabilidad a través del tiempo y si bien los avances científicos han sido significativos en el estudio de la especie, es necesario investigar el efecto del ambiente en su distribución espacial y en el uso de su hábitat. Así mismo, el estudio del nicho ecológico permitiría dar a conocer como son los requerimientos ambientales de la anchoveta en toda su distribución y con esto explorar si existirían diferencias en el nicho entre sus stocks así como entre sus diferentes estadios de desarrollo.

Debido a lo anterior, el uso de los modelos de distribución de especies (Figura **2-1**) conformarán una herramienta que permitirá estudiar como diferentes factores ambientales en el hábitat de la anchoveta interactúan con la especie. Por tanto, la presente investigación busca responder dos preguntas: i) ¿Cómo es el nicho ecológico de la anchoveta peruana? y ii) ¿Cuáles son los factores que determinan la variabilidad en la distribución espacial de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental?.

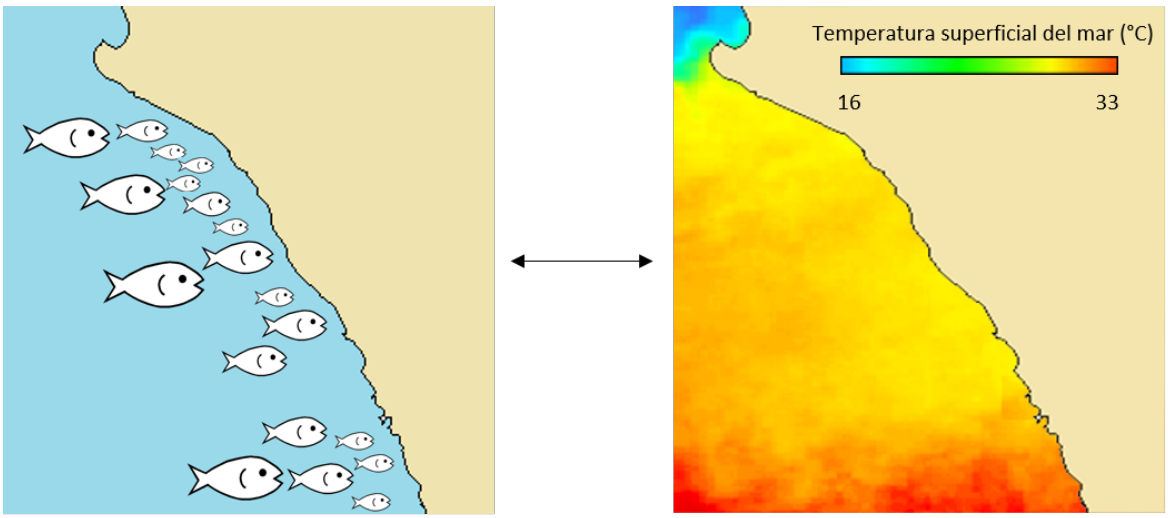


Figura **2-1**.: Esquema conceptual de la relación especie - ambiente. Ambos paneles (izquierdo y derecho) representan la misma zona de estudio, en el panel izquierdo se muestra un mapa con la distribución de individuos de la misma especie sobre determinados lugares, mientras que en el panel derecho se muestra un mapa con información de la temperatura superficial del mar (TSM en °C). La cuantificación de las relaciones entre ambos paneles conforma el núcleo de los modelos que permiten conocer la influencia del ambiente en la distribución de especies.

2.2 Hipótesis

La presente tesis plantea las siguientes hipótesis:

- Los nichos ecológicos de los tres diferentes stock de anchoveta (*Engraulis ringens*) en el Pacífico Sudoriental son iguales.
- El nicho ecológico de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) cambia conforme a sus estadios de desarrollo.
- Los nichos ecológicos de estadios menos desarrollados están contenidos en los nichos ecológicos de estadios con mayor desarrollo.

2.3 Marco teórico

2.3.1 La anchoveta en el Pacífico Sudoriental

2.3.1.1 Características generales de la familia Engraulidae

Biología y ecología de los Engraulidos

Los peces de la familia Engraulidae se caracterizan por poseer un cuerpo alargado y lateralmente comprimido; son de talla pequeña, sin embargo presentan diferentes longitudes entre cada una de las especies. Poseen una única aleta dorsal implantada en la parte central del cuerpo con aletas ventrales en posición abdominal; así mismo, no poseen línea lateral y las escamas cicloideas son muy fácilmente desprendibles [8]. En cuanto a su distribución, los peces de esta familia son típicamente peces costeros marinos que forman cardúmenes, distribuyéndose en todos los mares entre los 60°N y los 50°S. La mayoría de estos peces se alimentan de pequeños animales planctónicos ya sea por localización de presas individuales o por la filtración; y en cuanto al desove, por lo general, dispersan un gran número de huevos a partir de las cuales eclosionan larvas [9].

Dentro de esta importante familia se encuentra el género *Engraulis*, este género se caracteriza por poseer especies de anchoveta de distintas longitudes (ver Tabla **2-1**). Estas especies poseen un hocico puntiagudo y prominente, con maxilar corto y apenas alcanzando el margen frontal del pre-opérculo, poseen dientes finos en la mandíbula inferior así como branquispinas delgadas y numerosas. En cuanto a su biología, hábitat

y distribución, estas especies son de hábitat marino, pero en algunos casos entran a estuarios y toleran salinidades muy bajas; se distribuyen prácticamente en todo el mundo, en zonas tropicales y aguas templadas. Principalmente son filtradores pero también muerden organismos planctónicos pequeños. Forman grandes y en algunos casos enormes cardúmenes los cuales sostienen importantes pesquerías [9].

Cuadro **2-1**.: Características de las especies del género *Engraulis* en el mundo [4].

Especie	**Longitud estándar**	**Distribución**
Engraulis encrasicolus	Aguas del norte: 20 cm y aguas tropicales: 12 - 15 cm	Atlántico noreste y central. Costas sur de Europa, mar Mediterráneo, Negro y de Azov, hacia el sur en costas de África occidental hasta Angola.
Engraulis capensis	13 cm	Atlántico sudeste y en el Océano Índico Occidental.
Engraulis japonicus	16 cm, pero usualmente entre 12 - 14 cm	Pacífico noroccidental y central.
Engraulis mordax	20,5 cm	Océano Pacífico nororiental. Al norte de la Isla de Vancouver hasta el sur de Cabo San Lucas, Baja California.
Engraulis anchoita	17 cm	Atlántico Sudoeste. Desde el norte de Rio de Janeiro hasta el Golfo San Jorge en Argentina.
Engraulis ringens	20 cm	Pacífico sudoriental. Desde Punta Aguja en Perú (6°S) hasta Chiloe en Chile (42°S).
Engraulis australis	12 cm	Sudeste de Australia y alrededor de Nueva Zelanda.

Distribución de las anchovetas en el mundo

La anchoveta (género *Engraulis*) está distribuida a través de todo el mundo en zonas templadas (Figura **2-2**). Sus áreas de distribución incluyen ecosistemas diferenciados en términos de características oceanográficas y de productividad, como por ejemplo áreas de alta productividad como la Corriente de California desde Baja California hasta Columbia Británica en el Pacífico noreste (*Engraulis mordax*); la Corriente de Humboldt desde el norte de Perú hasta el sur de Chile en el Pacífico sudeste (*Engraulis ringens*); aguas de Sudáfrica (*Engraulis capensis*); el Océano Pacífico oeste en Japón, Taiwán y el este de China (*Engraulis japonicus*); las aguas australianas (*Engraulis australis*) y el Atlántico nordeste, así mismo en las cuencas cerradas como el Mar Negro y el altamente oligotrófico Mar Mediterráneo (*Engraulis encrasicolus*) [1]. También se distribuye sobre el Atlántico Sudoeste, desde Brasil hasta Argentina (*Engraulis anchoita*) [10].

2.3.1.2 La anchoveta peruana

Biología

La anchoveta peruana (*Engraulis ringens*, Jenyns 1842) es una especie pelágica de talla pequeña con cuerpo alargado poco comprimido, con cabeza larga, labio superior prolongado en un hocico y con ojos muy grandes; su color varía de azul oscuro a verdoso en la parte dorsal y plateado en el vientre [11]. En cuanto a su crecimiento, esta especie es de crecimiento rápido y vida corta (3,5 años), su talla máxima se encuentra en 20 cm de longitud total y su crecimiento mensual promedio es de 1,1 cm durante los primeros seis meses de edad, variando de acuerdo a las condiciones ambientales de cada año. Su

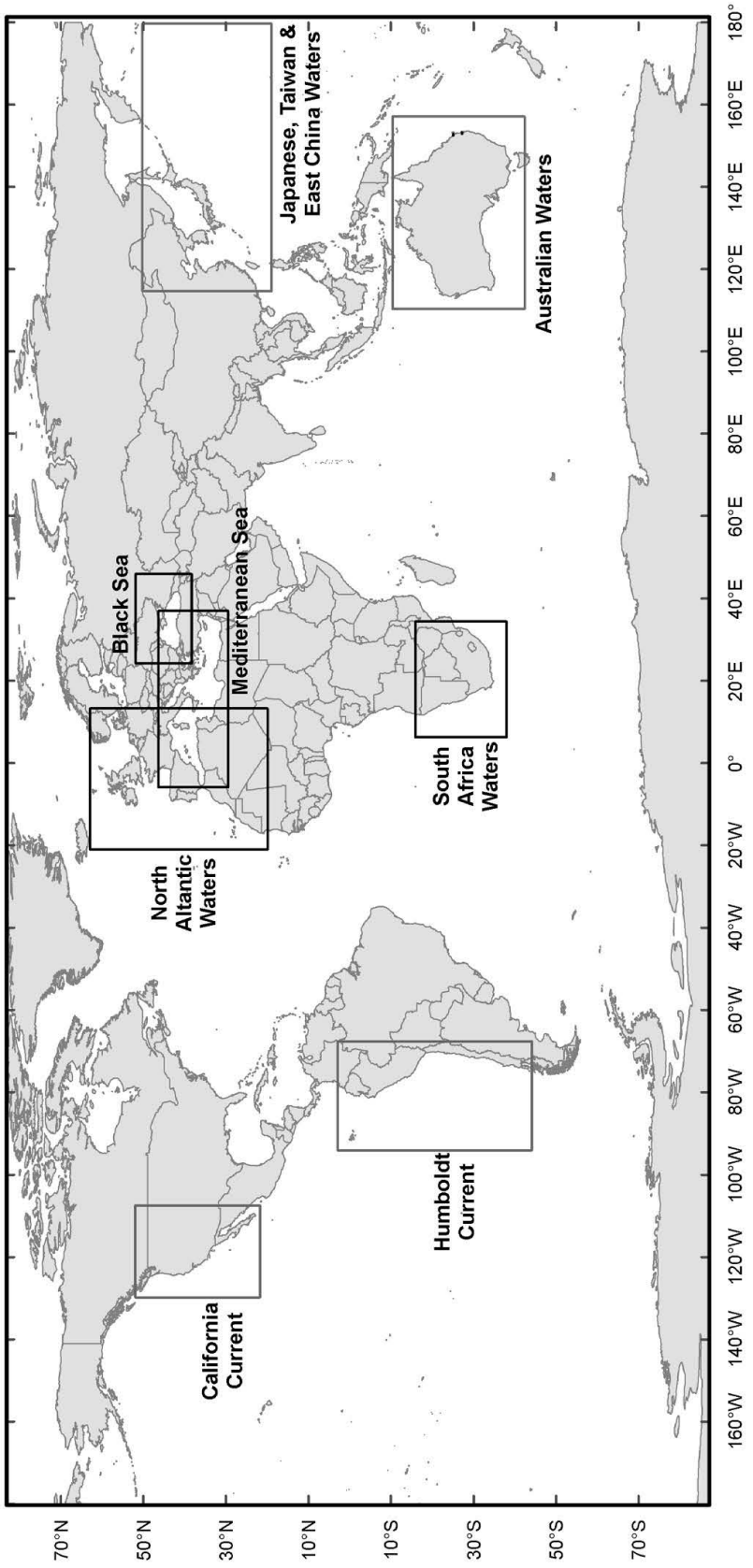


Figura **2-2**.: Principales zonas de distribución del género *Engraulis* en el mundo [1].

ingreso a la pesquería se produce entre los 7 a 8,5 cm de longitud total (pre-reclutas de 6 meses de edad) principalmente entre diciembre y abril, y son los grupos de 1 año (12 - 13 cm) y 2 de años (15 - 16 cm) los que sustentan su pesquería [11]. En cuanto a su reproducción, la anchoveta tiene sexos separados, alcanza su madurez sexual a los 12 cm y se reproduce mediante la producción de huevos por parte de las hembras, los cuales son fertilizados en el agua por el macho, desarrollando un embrión también en el agua [11]. Esta especie se reproduce durante todo el año con dos periodos importantes de desove: uno en el invierno austral (agosto - octubre) y otro en verano austral (enero - marzo), cuya duración e intensidad están reguladas por las características bióticas y abióticas del ambiente marino ([12] y [1]). En cuanto a su alimentación, la anchoveta se alimenta de fitoplancton [9], dominado por fitoplancton en términos de abundancia (más del 99 % en términos de presas ingeridas) sin embargo en términos de contenido de carbono de las presas, es el zooplancton el componente más importante de la dieta siendo los eufausidos los que contribuyen en 67,5 % de carbono seguidamente de los copépodos con una contribución del 26,3 % [13].

Ecología

La anchoveta es un pez considerado como estenotermo y estenohalino, es decir susceptible a abruptos y prolongados cambios de temperatura y salinidad [8]. Se caracteriza por vivir en aguas moderadamente frías, con rangos de temperatura que oscilan entre los 16°C y 23°C en verano y de 14°C a 18°C en invierno, y en cuanto a la salinidad esta puede variar entre 34,5 y 35,5 UPS [14]. Otra variable que caracteriza el hábitat de la anchoveta es el oxígeno disuelto, siendo la anchoveta una especie que podría llegar a penetrar zonas con escasez de oxígeno con valores menores a 0,50 ml de oxígeno por litro [8]. En cuanto a su nivel trófico la anchoveta ocupa la posición de 2,9 $\pm$ 0,38 [15], ya que

como se mencionó anteriormente esta especie depende especialmente de la comunidad planctónica y, según Jordán & Chirinos de Vildoso (1965) [8], esto explicaría en parte su gran abundancia en el mar peruano. La anchoveta también se caracteriza por poseer hábitos altamente gregarios, formando enormes y extensos cardúmenes que, en periodos de alta disponibilidad, facilitan capturas de gran magnitud [14].

Distribución

La anchoveta habita a lo largo de la costa oriental de América del Sur y dentro de los límites geográficos de su distribución abarca el litoral peruano y chileno entre los 3°30′S y 42°30′S ([16] y [17]) (Figura **2-3**). Dentro de esta amplia distribución se señala la existencia de tres unidades de stocks ([11] y [17]) que según Cahuin *et al.* (2015) [18] el stock más importante ("Stock Norte") está distribuido entre la zona norte y centro de Perú (4°S - 15°S), el segundo stock más grande ("Stock Centro") distribuido entre el sur peruano y norte chileno y finalmente el tercer stock ("Stock Sur") distribuido entre la zona centro y sur de Chile (33°S - 42°S). Es así que la distribución de la anchoveta se limita a las masas de agua costeras frías que se caracterizan por poseer alta productividad y grandes volúmenes de plancton [1].

Dentro de las características distintivas entre los tres stocks de anchoveta se encuentran las zonas de desove y los periodos de reproducción, los cuales son detallados en la Tabla **2-2**.

Cuadro **2-2**.: Descripción de las zonas de desove y periodos reproductivos para los stocks norte, centro y sur de anchoveta (*Engraulis ringens*) en el Pacífico Sudoriental.

Característica	**Stock norte**	**Stock centro**	**Stock sur**
Zona de desove	Grandes centros de desove localizados entre los paralelos 6°S y 14°S frente a las zonas norte y centro de la costa peruana, dentro de las 80 millas con focos de concentración mayores a los 4000 huevos/m^2 ([19] y [20]).	Zona de desove extendido desde el extremo sur del Perú hasta Mejillones (23°S) [21].	Desove al sur de Talcahuano entre Puerto Saavedra y Corral [21].
Característica del lugar de desove	Desove sobre la plataforma continental (hasta los 100 m de la isóbata) en un amplio rango de temperatura (14°C - 21°C) sobre aguas caracterizadas por una intensa surgencia y alta producción primaria [1].		Zona de desove con afloramiento estacional y aguas frías (11°C - 12°C). Sin embargo, la supervivencia de crías en esta región se ve favorecida por la ausencia de depredadores y la suficiente disponibilidad de alimento para las larvas [1]. Las anchovetas en latitudes bajas (42°S - 47°S) desovan en los fiordos del sur de Chile, zonas caracterizadas por aguas muy estratificadas y estables que favorecen el crecimiento y la supervivencia de las larvas [1].
Periodo de desove	Dos periodos de desove, uno principal en invierno austral (agosto - octubre) y otro secundario en verano austral (enero - marzo) [1].	Su mayor actividad reproductiva ocurre entre en los meses de julio a diciembre, presentando una menor actividad en el verano, en los meses de febrero y marzo [21].	

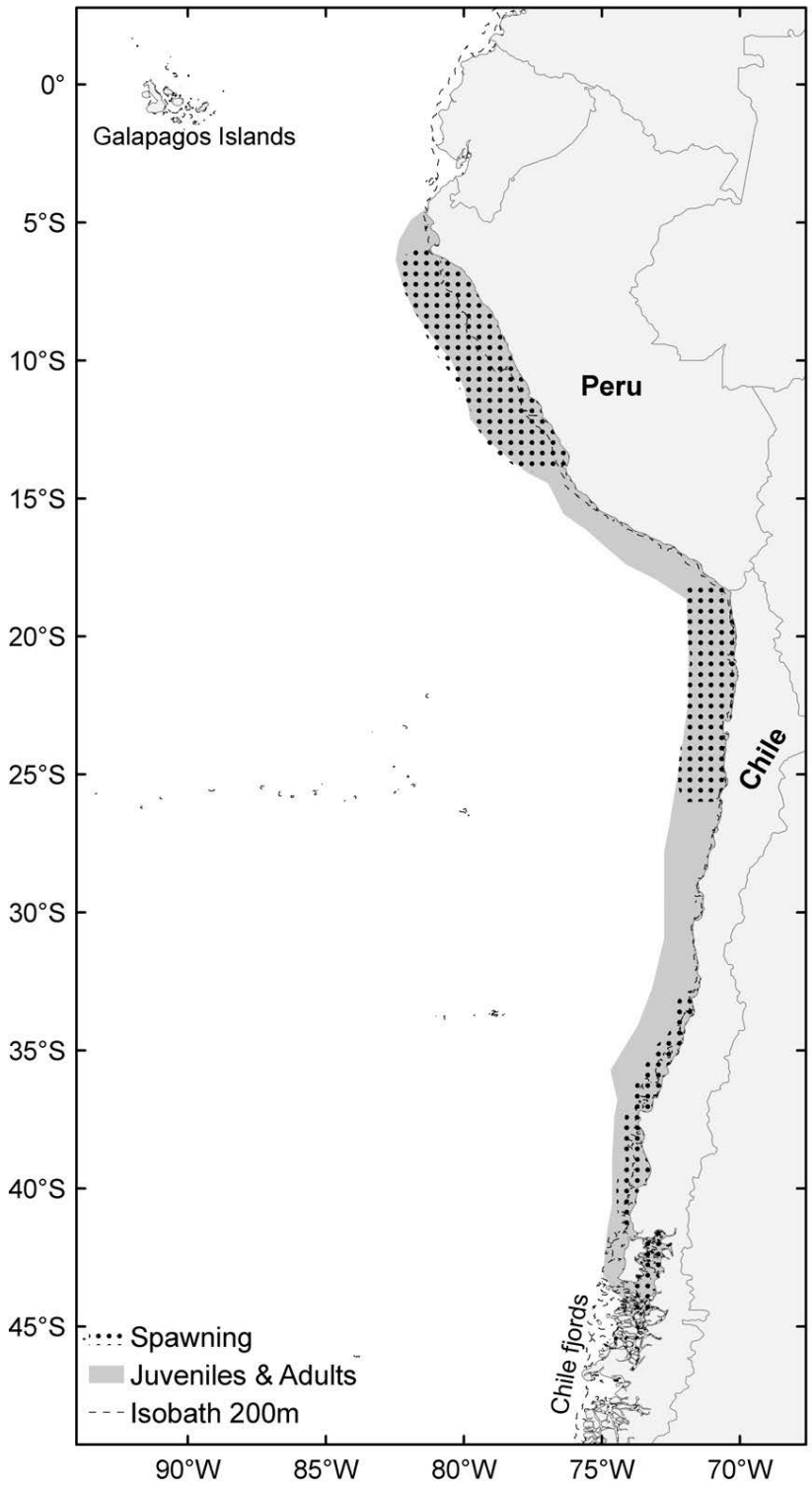


Figura **2-3**.: Distribución de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) en el Pacífico Sudoriental incluyendo zonas de desove ("Spawning") y distribución de juveniles y adultos ("Juveniles & Adults") [1].

Un factor importante que regula las variaciones interanuales de las características biológicas y abundancia de la anchoveta está dado por la incidencia de dos eventos: El Niño y La Niña [17]. Estudios relacionados evidencian que la acción de El Niño genera cambios en la distribución y concentración de la anchoveta, mostrando un desplazamiento de su distribución hacia el sur. Según GEF *et al.* (2002) [11], éste desplazamiento sería en tres dimensiones: i) la anchoveta se acerca a la costa, ii) simultáneamente se va profundizando y, iii) finalmente inicia su migración hacia el sur de los 10°S.

Pesquería

La pesca de anchoveta constituye la principal pesquería del ecosistema de la Corriente de Humboldt, la cual es altamente variable a diversas escalas temporales y sus fluctuaciones tienen grandes impactos sociales y económicos [5]. La pesquería pelágica en la década de los 60 tuvo como principal componente al recurso anchoveta, especie sobre la cual se desarrolló la pesquería mono-específica más importante del mundo [17]. Según la Food and Agriculture Organization of the United Nations (2016) [22], la anchoveta constituye el pez con la más fuerte explotación en la historia del mundo, produciendo 13 059 900 t en 1971, pero con grandes fluctuaciones y descensos desde ese año. En 1973 los desembarques de anchoveta se redujeron a 1,5 millones de toneladas, situación que persistió hasta 1981, y tuvo un mayor efecto negativo con el impacto del evento El Niño 1982 - 1983, situación que motivó la aplicación de una veda total en toda la región norte-centro durante 36 meses, hasta diciembre de 1985 [23]. A partir de 1986 se presentaron indicios de recuperación, que alcanzó un máximo nivel en 1994 cuando se registró un desembarque de 9 millones de toneladas, situación que se ha mantenido durante el periodo 1995 - 2009, donde a excepción del año 1998 (con presencia del evento El Niño) el desembarque anual promedio fue de 6 millones de toneladas [23].

Según Oliveros-Ramos & Peña (2011) [5], el clima y la pesca afectan al ecosistema en diferentes formas y es la anchoveta una especie especialmente sensible a estos cambios, esto podría explicar las fluctuaciones en los desembarques pesqueros a lo largo de su historia.

2.3.1.3 Sistema de la corriente de Humboldt

El sistema de la corriente de Humboldt es uno de los sistemas más grandes y productivos del mundo extendiéndose a lo largo de la costa oeste de Perú y Chile [24], así mismo es considerado como una de las cuatro principales Sistemas de Corriente de Borde Oriental (Eastern Boundary Currents) caracterizado por un dominante estrés de viento costero de rumbo ecuatorial, un transporte de Ekman costa afuera, la presencia de surgencia costera de agua subsuperficial fría y rica en nutrientes, y alta producción pesquera [25]. Este sistema también se caracteriza por presentar una corriente que fluye hacia el norte (La Corriente Costera Peruana), llevando agua de origen subantártico; y la corriente subsuperficial Perú - Chile (de origen ecuatorial) que fluye hacia el sur [1]. Debido a los vientos que soplan a lo largo de la costa con dirección hacia el Ecuador, se impulsa una fuerte surgencia costera extendiéndose desde el sur (40°S) hasta la zona ecuatorial, considerado como el más impresionante sistema de afloramiento costero del mundo; trasladando agua fría y rica en nutrientes hacia la superficie y caracterizándose por ser estacional en la zona centro - sur de Chile (desde primavera hasta finales de verano) a diferencia de la zona norte del sistema donde la surgencia es continua ([26] y [1]). En cuanto a la plataforma continental, en el Perú ésta logra alcanzar hasta 100 km de ancho; mientras a lo largo de la costa chilena se pueden identificar cuatro zonas de acuerdo al ancho de la plataforma, una al norte de los 32°S con una plataforma muy estrecha (menos de 10 km), seguida de una zona entre los 32°S y 36°S con una ligera

amplificación de la plataforma con respecto a la zona anterior, luego una zona entre los 36°S hasta 42°S la cual se caracteriza por poseer la mayor amplificación de la plataforma (aproximadadmente de 70 km), y finalmente la región de alta latitud (mayor a los 42°S) con un amplio complejo topográfico, presencia de fiordos y sobre todo con una fuerte influencia de agua dulce [25]. En general, este ecosistema se caracteriza por poseer masas de agua frías, afloradas y altamente productivas encontradas cerca a la costa; mientras que las aguas oceánicas más salinas (subtropicales) y cálidas son encontradas lejos de la costa [1].

2.3.2 Modelos de nicho y distribución geográfica

Los modelos de distribución de especies son herramientas numéricas que relacionan los datos de distribución geográfica de especies (ocurrencia o abundancia en lugares conocidos) con información de las características ambientales y/o espaciales para dichos lugares [27]. De esta manera, estos modelos proporcionan predicciones detalladas de distribución geográfica de especies, relacionando su presencia o abundancia a predictores ambientales [28]. Su uso ha permitido abordar cuestiones teóricas y prácticas incluyendo la predicción de respuestas de especies al cambio climático, la identificación y gestión de áreas de conservación, búsqueda de especies estrechamente relacionadas [29]; constituyendo una herramienta innovadora para explorar diversas preguntas en ecología, evolución y conservación [28]. El desarrollo de los modelos de distribución de especies puede ser concebido como la primera construcción de un modelo de nicho ecológico y, consecutivamente la proyección en el espacio geográfico para inferir la distribución potencial de especies [30]. De esta manera el nicho ecológico se convierte en un tema central en el desarrollo de modelos de distribución de especies (Figura **2-4**).

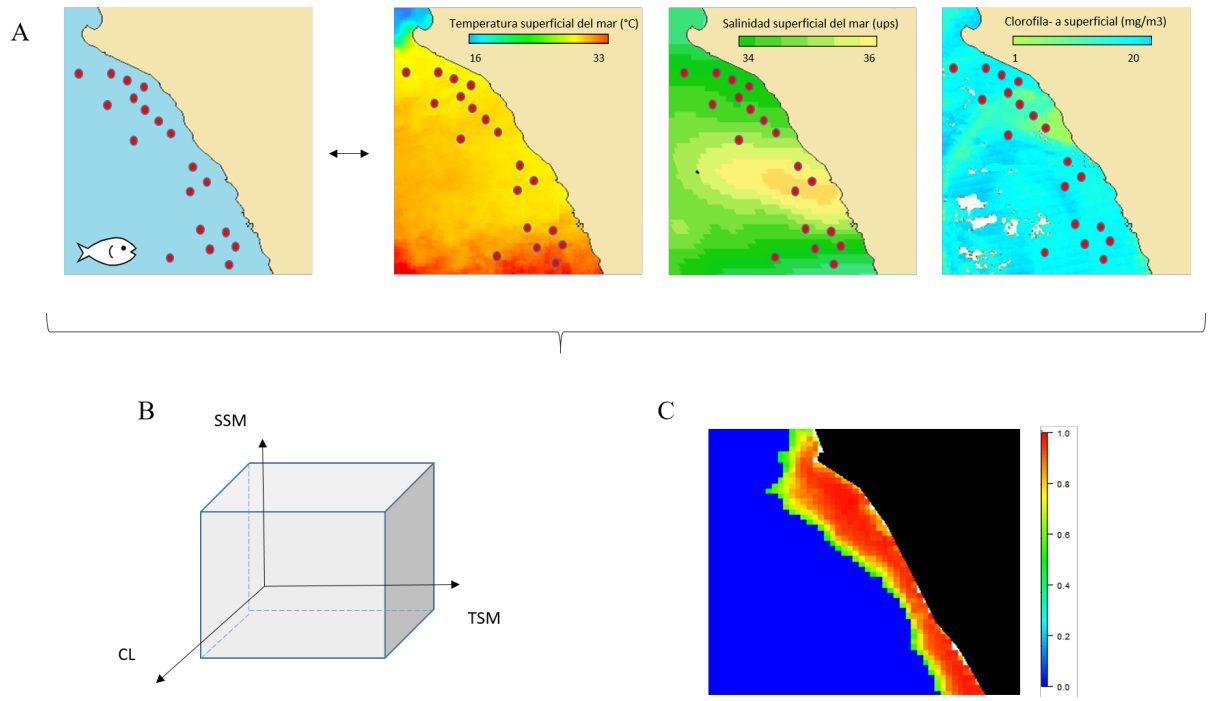


Figura **2-4**.: Marco conceptual de la construcción de un modelo de distribución de especies. En el panel izquierdo de A se muestran un mapa con la ocurrencia de una especie y en la parte derecha mapas con información ambiental de 3 variables (temperatura superficial del mar (TSM) en °C, salinidad superficial del mar (SSM) en ups y concentración de la clorofila-a (CL) en mg/m^3). Estos datos son trabajados en el espacio geográfico y son los insumos para la construcción, inicialmente, del modelo de nicho ecológico el cual pasa a ser trabajado en un espacio ambiental y requiere de un algoritmo de modelado. El producto de este modelo es construir un hipervolúmen en el cual se establece las relaciones de las 3 variables ambientales (TSM, SSM, CL), constituyendo el nicho de la especie (en B). Finalmente, los resultados del modelo de nicho ecológico serán utilizados como insumos para hacer la predicción de la distribución de la especie (en C), mostrado en un mapa acompañado de la probabilidad de ocurrencia de la especie.

2.3.2.1 La distribución de especies y el nicho ecológico

La pregunta de cómo las plantas y animales están distribuidos en la Tierra en espacio y tiempo tiene una larga historia que ha inspirado a muchos biogeógrafos y

ecólogos para que vayan en busca de explicaciones. La mayoría de métodos de modelado desarrollados para la predicción de distribuciones de plantas y animales tienen sus raíces en la cuantificación de las relaciones especies-ambiente [31] y uno de los conceptos clave en el desarrollo de estos modelos es el de "nicho ecológico".

Hutchinson (1957) [32] definió al nicho ecológico como un "hipervolúmen n-dimensional en el cual cada punto dentro del hipervolúmen corresponde al estado del ambiente el cual permite a una especie existir indefinidamente". Así mismo, según Kearney (2006) [33] la conceptualización más moderna del nicho representa una versión de la idea de Hutchinson como un espacio multidimensional cuyos ejes comprenden las condiciones y recursos que limitan la sobrevivencia y reproducción de un organismo (ver Figura **2-5**). Esta conceptualización incluye todos los factores ambientales (abióticos y bióticos) que afectan el buen funcionamiento de un organismo [2], siendo muy útil en el contexto de la comprensión de la distribución y abundancia de especies [33]. Por otro lado, los términos usados con mayor frecuencia en el estudio del nicho ecológico son: i) "amplitud de nicho", definido como la variedad de recursos utilizados por un organismo, también llamado "anchura de nicho" [2]; y ii) "superposición de nichos", cuando dos o más organismos utilizan una porción del mismo recurso, también es llamado "solapamiento de nicho" [2]. Así mismo, los grupos con funciones y dimensiones del nicho comparables dentro de la comunidad se denominan "gremios", mientras que las especies que ocupan el mismo nicho en regiones geográficas distintas se denominan "equivalentes ecológicos" [7].

Finalmente, la comprensión de la interacción entre las condiciones ambientales y las condiciones bióticas, que inciden en un organismo y en su fitness, es necesaria para determinar qué condiciones comprenden las dimensiones del nicho ecológico y para conocer si un entorno se encuentra dentro del nicho de un organismo. Estas consideraciones son la base de la construcción de los modelos de nicho ecológico.

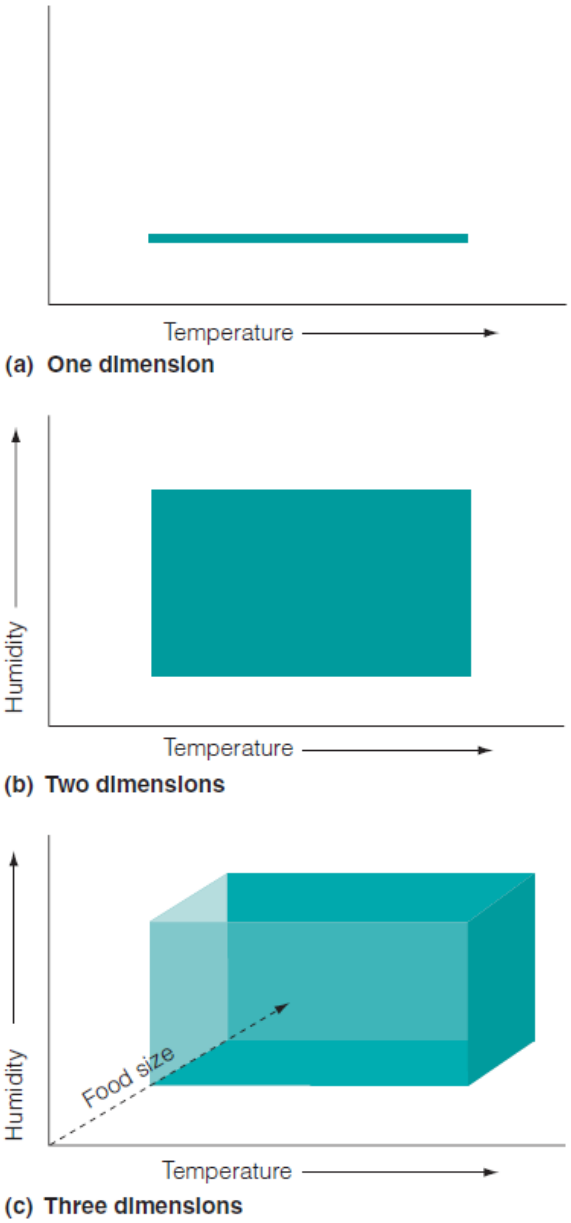


Figura **2-5**.: Representación de la dimensión del nicho. Suponiendo que tres variables conforman el nicho de una especie: temperatura (temperature), humedad (humedity) y tamaño de alimento (food size). a) Un nicho unidimensional implica solamente una variable, en este caso a la temperatura. b) Una segunda dimensión, la humedad, ha sido añadida. Cerrando ese espacio se obtiene un nicho bidimensional. c) Añadiendo una tercera dimensión, el tamaño del alimento, y encerrando todos esos puntos se obtiene un espacio de nicho tridimensional o volumen. Un cuarto elemento crearía un hipervolumen [2].

2.3.2.2 Modelos de distribución geográfica de especies

Una segunda aproximación en la construcción de un modelo de distribución de especies se centra en la construcción de modelos estadísticos para la predicción de la distribución de especies. El modelado estadístico permite la predicción de la distribución de especies, la detección de las relaciones funcionales entre especies y ambiente así como poner a prueba teorías ecológicas [34]. Varias formas de análisis de regresión predominan en la literatura, sin embargo los modelos lineales generalizados (GLM) y los modelos aditivos generalizados (GAM) parecen ser cada vez más populares [34], estando sujetos a un uso intenso para la predicción de la distribución de especies [35].

Modelos de Regresión

Las regresiones relacionan una variable respuesta a un único (regresión simple) o a una combinación (regresión múltiple) de predictores ambientales (variables explicativas). Los predictores pueden ser las propias variables ambientales o, a fin de evitar la multicolinealidad en los datos, componentes derivados ortogonalizados de las variables ambientales a través de análisis multivariados [6].

El enfoque de regresión clásica es teóricamente válida solamente cuando la variable respuesta tiene una distribución normal y la varianza no cambia como función de la media (homocedasticidad), mientras que los modelos lineales generalizados (GLM) permiten otras distribuciones para la variable respuesta así como funciones de varianza no constantes [6]. Estos modelos incluyen una función de enlace, la cual permite relacionar la media de la variable respuesta al predictor lineal [36]. El uso de las funciones de enlace permiten: (i) la transformación a la linealidad y, que (ii) las predicciones se man-

tengan dentro del rango de valores coherentes para la variable respuesta. Al hacerlo, los GLM pueden manejar distribuciones como la de Gauss, Poisson, Binomial o Gamma con sus respectivas funciones de enlace como por ejemplo la identidad (identity), logaritmo (logarithm), logística (logit) e inversa (inverse) [6].

Existen otras técnicas de regresión alternativas, como los modelos aditivos generalizados (GAM), que también permiten relacionar la distribución de entidades biológicas a gradientes ambientales sin embargo estas técnicas se basan en funciones de suavizado no paramétricas. Los modelos aditivos generalizados (GAM) son una extensión no paramétrica de los GLM que permiten la introducción de respuestas no lineales a predictores [35]. Esta técnica aplica suavizadores independientes a cada predictor y aditivamente calcula el componente respuesta.

Debido a la sólida base que poseen así como a la capacidad de modelar de forma realista las relaciones ecológicas - estadísticas, los modelos lineales generalizados (GLM) y los modelos aditivos generalizados (GAM) se utilizan ampliamente en el modelado de la distribución de especies [28]. Sin embargo, según Yee & Mitchell (1991) [37] entre ambos modelos serían los GAM aquellos que de acuerdo a sus características brinden una mayor flexibilidad así como un mejor poder de modelar formas de respuestas ecológicas más complejas.

Modelos Aditivos Generalizados

Según Yee & Mitchell (1991) [37], para la construcción de un modelo aditivo generalizado (GAM) se tendrá una data muestreada $(Y_i, X_i)(i = 1, 2, ..., n)$ donde Y_i es la variable respuesta, n es el tamaño de la muestra y, $X_i = (x_{i1}, x_{i2}, ..., x_{ip})^T$ es un vector de p variables explicativas o covariables. Cuando $p = 1$, X_i puede ser escrito como x_i.

Los Y_i son independientes y siguen una distribución determinada; por otro lado, la media de las variables respuesta $u_i = u_i(x) = E(Y_i) = E(Y_i|X)$, relacionan la información de las covariables por:

$$g(u) = \alpha + \sum_{j=1}^{p} f_j(x_j)) \tag{2-1}$$

donde g es una función pre-especificada llamada "función de enlace", α es el intercepto o término constante y los f_j son funciones de suavizado no especificadas. En la práctica los f_j son estimados de la data por el uso de técnicas desarrolladas para suavizadores de gráficos de dispersión como por ejemplo splines cúbicos, B-splines, entre otros. De esta manera, los GAM permiten a la data determinar la forma de la curva respuesta en lugar de estar limitado por las formas disponibles en una clase paramétrica. Como resultado, características como la bimodalidad y la pronunciada asimetría en la data pueden ser fácilmente detectadas [37].

2.4 Justificación del estudio

El crecimiento exponencial del poder de la computación, el desarrollo de sistemas de información geográfica, los continuos avances en la estadística y el desarrollo de bases de datos para el estudio de especies, ha cambiado la manera en que los ecólogos piensen acerca de la distribución de especies [35]. En este sentido, se están redefiniendo preguntas en ecología las cuales hagan uso de nuevas herramientas analíticas y estén dirigidas a dar respuestas a los problemas de conservación y la sostenibilidad de los ecosistemas.

Es así que durante las últimas décadas han habido grandes avances en el desarrollo de modelos de distribución de especies ([6], [31], [28], [27]) llevándose a cabo numerosos estudios en ecosistemas marinos y dulceacuícolas. En relación a los peces de la familia *Engraulidae*, monitoreos usando información acústica, huevos e información oceanográfica han proporcionado datos valiosos para mapear la distribución de anchovetas y sardinas a gran escala del ecosistema en aguas europeas [1]; ya que bajo la presión del cambio climático, el cual tiene efectos en la dinámica y la distribución de algunas especies, hay aumento de interés en desarrollar investigación en relación a estudios de hábitat, nicho y distribución de especies.

Las herramientas de modelado estadístico como los modelos de hábitat, modelos de distribución de especies o modelos de nicho ecológico, han sido desarrollados y son ampliamente utilizados para describir y comprender las características del hábitat y las relaciones entre la distribución de las especies con las variables ambientales [27]. Pese a ello, existe una carencia de investigaciones orientadas a estudiar la distribución de especies marinas en el mar peruano. En el caso de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) se cuenta con el estudio realizado por Gutiérrez *et al.* (2008) [38] así como el de Oliveros - Ramos (2014) [39]. Ambas investigaciones se centraron en estudiar el nicho ecológico de la anchoveta en el mar peruano sin evaluar las diferencias entre el nicho por stocks y estadios de desarrollo; por lo que el presente tema de investigación constituye una muy reciente línea de investigación a desarrollar en este país, aportando nuevos conocimientos en la biología y ecología de la especie en estudio.

2.5 Objetivos

2.5.1 Objetivo general

- Estimar el nicho ecológico y describir la variabilidad en la distribución espacial de la anchoveta (*Engraulis ringens*) por stocks y estadios de desarrollo mediante el uso de modelos estadísticos de nicho ecológico.

2.5.2 Objetivos específicos

- Analizar el nicho ecológico de anchoveta (*Engraulis ringens*) para cada uno de los stocks en el Pacífico Sudoriental así como por estadios de desarrollo dentro de la costa peruana.
- Determinar las variables limitantes en el nicho ecológico de anchoveta (*Engraulis ringens*) para cada uno de los stocks en el Pacífico Sudoriental así como por estadios de desarrollo dentro de la costa peruana.
- Predecir la distribución espacial de la anchoveta (*Engraulis ringens*) utilizando modelos estadísticos de nicho ecológico.

3 Metodología

3.1 Datos

Los datos utilizados para la construcción del modelo de distribución de especies consistieron en observaciones de la presencia y ausencia de anchoveta así como de las características del medio ambiente. El trabajo contó con dos enfoques de análisis. El primer enfoque estaba centrado en describir la variabilidad en la distribución espacial de la anchoveta para cada uno de los stocks en el Pacífico Sudoriental abarcando la costa de Perú y Chile; mientras que el segundo enfoque estaba centrado en describir la variabilidad en la distribución espacial de la anchoveta por estadios de desarrollo, restringiendo el análisis hacia la costa peruana (ver Figura **3-1**).

3.1.1 Distribución de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*)

Se emplearon un total de 154422 estimaciones georeferenciadas de presencia y ausencia de anchoveta peruana para el primer enfoque de análisis, abarcando la costa

Figura **3-1**.: Área de estudio. El área de estudio del presente trabajo estuvo localizado en el Océano Pacífico, abarcando la costa de Perú y Chile. Sin embargo se tuvo dos enfoques de análisis, en el cual sólo el análisis por stocks abarcó la costa peruana y chilena, mientras que el segundo análisis (por estadios de desarrollo) solo abarcó la costa peruana.

de Perú y Chile (entre los 3°30′S y 40°S y, 85°O y 69°90′O) para el periodo de tiempo 1985 - 2008; mientras que para el segundo enfoque de análisis se emplearon un total de 58095 estimaciones georeferenciadas también para el mismo periodo de análisis (1985 - 2008), sin embargo abarcaron sólo la costa de Perú. Estas estimaciones fueron obtenidas de cuatro fuentes de información:

- Programa de Bitácoras de Pesca del IMARPE [40].
- Viajes hidroacústicos realizados por el IMARPE.
- Proyecto Clipesca [41].

- Literatura publicada ([42], [43], [44], [45], [46], [47], [48], [49], [50], [51], [52], [53], [54]).

Adicionalmente se añadieron datos de ausencia de anchoveta para las zonas donde se conoce que la especie en estudio no se distribuye. La simulación de estos datos cubrieron las zonas de: i) Giro del Pacífico Sur, ii) Dominio Oceánico del Pacífico Sur, y iii) Costa sur de Ecuador. Finalmente, con la información de la distribución de la anchoveta y los datos de ausencias simulados se construyeron bases de datos para cada enfoque de análisis (Figura **3-2**).

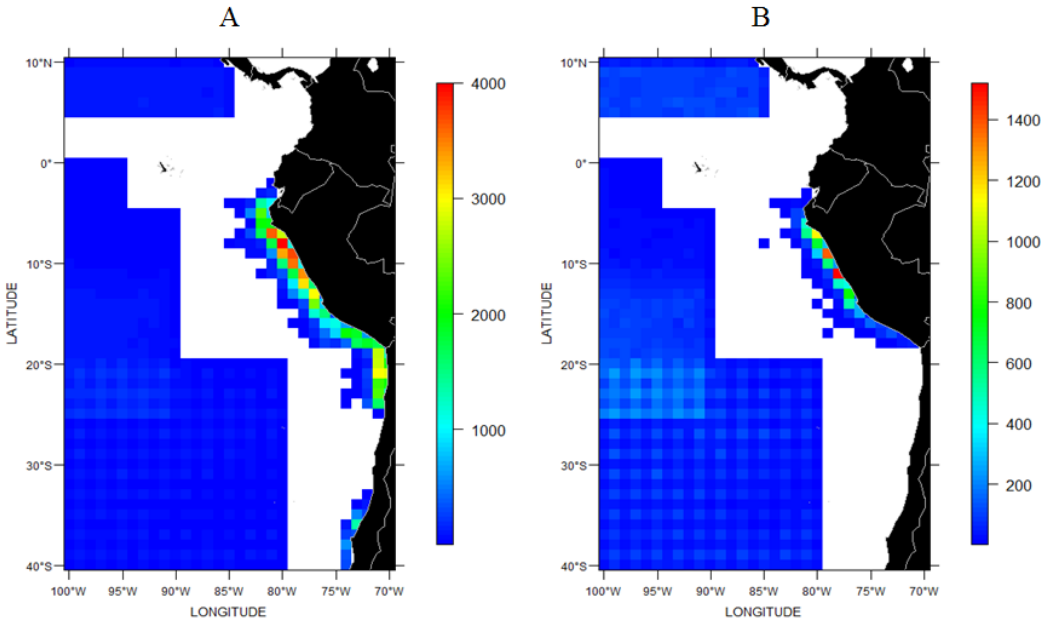


Figura **3-2**.: Números de observaciones para cada enfoque de análisis. Se presenta la ubicación geográfica de las observaciones de la distribución de la anchoveta acompañado del número de observaciones correspondientes (barra vertical adyacente a cada mapa) para cada enfoque de análisis en una grilla de 1° x 1°. En A, se muestra el mapa de los lugares donde se tomaron las muestras para realizar el primer enfoque de análisis, análisis por stocks en el Pacífico Sudoriental. En B, se muestra el mapa de los lugares donde se tomaron las muestras para realizar el segundo enfoque de análisis, análisis por estadios de desarrollo en la costa peruana

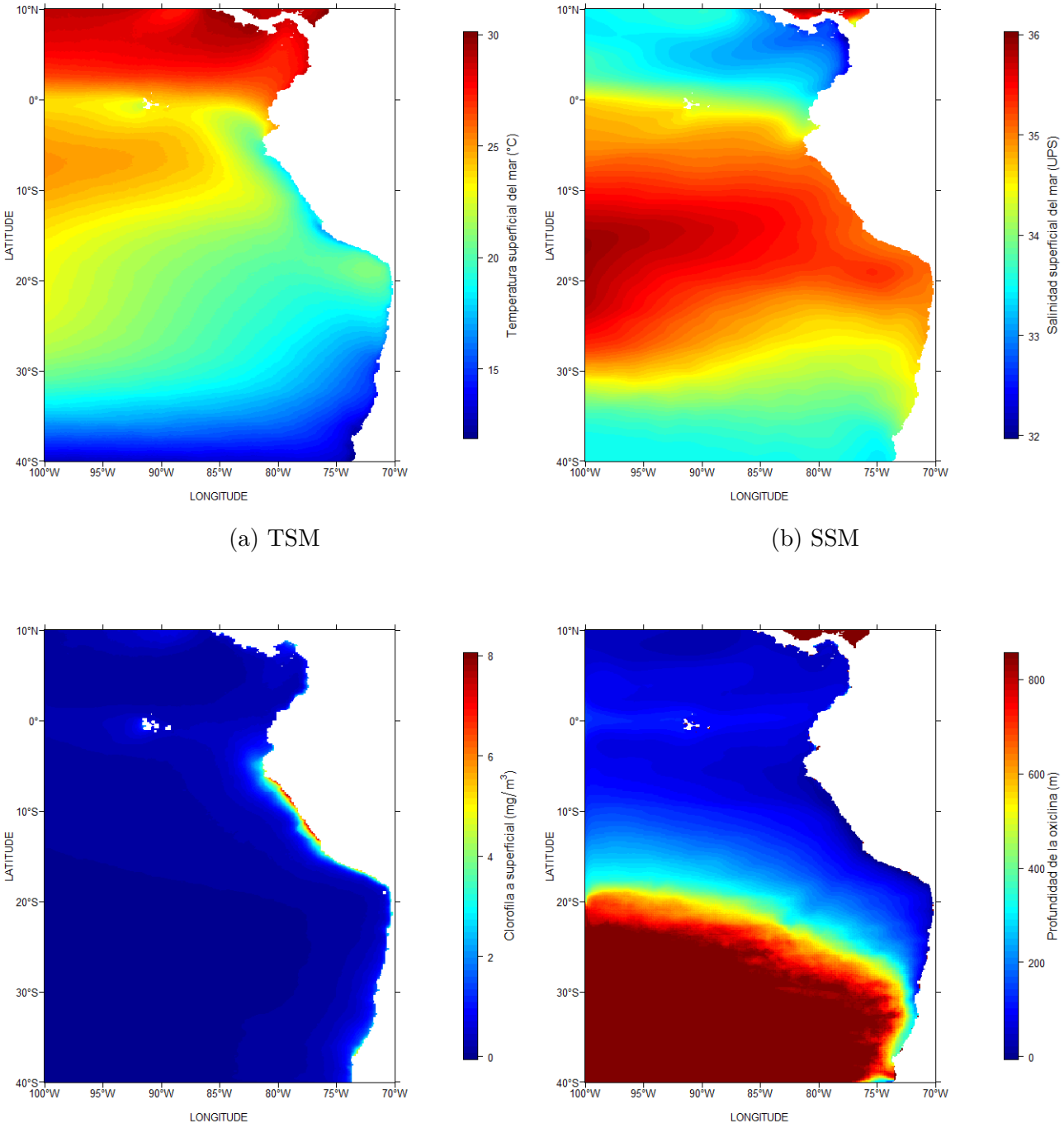
3.1.2 Variables ambientales

Las variables ambientales utilizadas fueron: la temperatura superficial del mar (TSM) en °C, salinidad superficial del mar (SSM) en ups, concentración de la clorofila-a en la superficie (CL) en mg/m^3, y profundidad de la oxiclina de 1 mlL^{-1} (OXI) en metros. Estas variables se obtuvieron a partir de bases de datos de teledetección, datos *in situ* y salidas de modelos para el periodo 1985 - 2008. Para más detalles respecto a la fuente de los datos, escala y procesamiento de la información revisar la Tabla **3-1**.

Adicionalmente se presenta mapas promediados sobre el periodo de estudio (1985 - 2008) de las cuatro variables ambientales (TSM, SSM, CL y OXI) sobre todo el Pacífico Sudoriental (Ver Figura **3-3**), así como las climatologias por estaciones (verano, otoño, invierno y primavera) para cada variable ambiental (Ver Anexo A).

Cuadro **3-1**.: Variables ambientales. Se muestra la fuente, los datos utilizados y el procesamiento que se llevó a cabo para obtener los datos de cada variable ambiental utilizada en este trabajo.

Variables ambientales			
Fuente	Variable	Datos	Procesamiento
Teledetección	TSM	Datos de los satélites Pathfinder y Modis con resolución de 4km. Periodo de 1985 al 2005 en escala mensual.	Datos validados para el Perú por Demarcq & Duforêt-Gaurier (2011) [55]. Adicionalmente, se llevó a cabo la interpolación de Laplace para resolver problemas de cobertura de nubosidad.
	CL	Datos del SeaWIFS [56] con resolución de 9 km. Periodo de 1997 al 2008.	Información corregida aplicando una relación empírica validada para Perú por Quispe *et al.* (2010) [57].
In situ	OXI	Datos de viajes hidroacústicos (IMARPE), prospecciones mensuales (IMARPE) y de la base de datos internacional WOD09 [58]	Datos transformados a una cuadrícula de 2°x2° entre las latitudes de 0°S-20°S y entre las longitudes de 90°W-70°W. Se interpoló cada cuadrado de la cuadrícula en el tiempo, haciendo uso de Singular Spectrum Anaylisis (SSA) [59]. Finalmente se realizó la interpolación en el espacio usando la interpolación de Laplace en Ferret [60].
	CL	Base de datos del IMARPE.	Los datos no fueron interpolados debido a la dinámica biológica compleja del plancton y al inclumplimiento de los supuestos para la interpolación espacial.
Modelos	CL y OXI	Modelo ROMS-PISCES [61]: Resultados de este modelo a una resolución de 1/9°.	La validación de los resultados del modelo son presentados por Romero *et al.* (en preparación) [62] y Espinoza-Morriberon *et al.* (en preparación) [63].
	SSM	Modelo SODA: Se validó este modelo para el área peruana [64]. Periodo de 1985 al 2008 en escala mensual.	Para las zonas costeras se interpoló splines cubicos tal como se aplican en ROMStools [65] para una resolución regular final de 9 km.



(a) TSM

(b) SSM

(c) CL

(d) OXI

Figura **3-3**.: Mapas promedio de las cuatro variables ambientales en el Pacífico Sudoriental para el periodo de tiempo 1985-2008. En "a" se muestra el mapa promedio de la temperatura superficial del mar (TSM), en "b" el mapa promedio de la salinidad superficial del mar (SSM), en "c" el mapa promedio de la concentración de clorofila a superficial (CL) y en "d" el mapa promedio de la profundidad de la oxiclina (OXI). Adicionalmente, cada mapa está acompañado por una escala de colores (barra vertical) que indica el valor de la variable ambiental correspondiente en cada punto en el espacio.

3.2 Configuración del Modelo de Distribución de Especies

La configuración del modelo de distribución de especies fue realizado en dos etapas: la primera etapa se centró en construir un modelo de nicho ecológico y la segunda etapa en realizar la predicción de la distribución de especies, tal como lo muestra la Figura **3-4**.

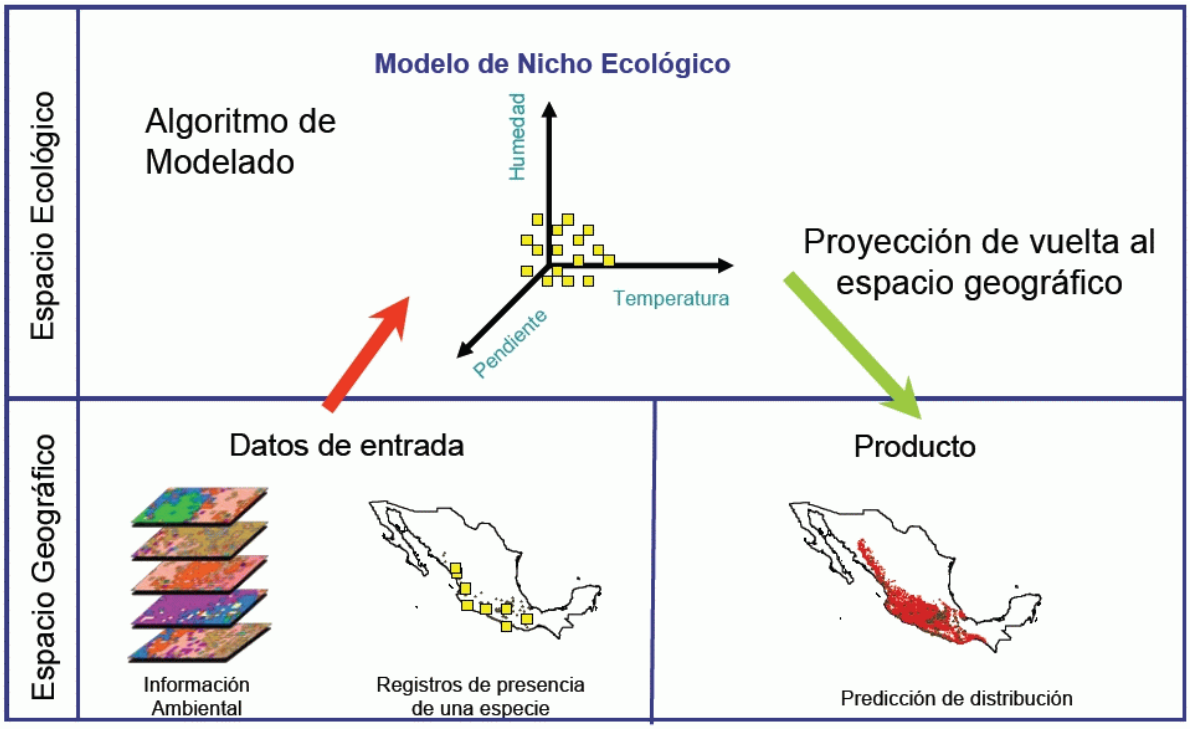


Figura **3-4**.: Esquema conceptual de la configuración de un Modelo de Distribución de Especies (MDS) [3]. Este esquema señala que un MDS es trabajado en dos espacios, inicialmente un espacio geográfico en el cual se realiza la toma de información (Datos de entrada del modelo), para luego pasar a trabajar al espacio ecológico o ambiental. En este espacio mediante un algoritmo de modelado se construye un modelo de nicho ecológico, el cual estima el nicho de una especie. Finalmente, se procede a volver a trabajar en el espacio geográfico, en el cual se realiza la predicción de la distribución de la especie.

Es importante señalar, que debido a limitaciones computacionales en los paquetes de R empleados en el estudio, se trabajó con configuraciones de modelos distintos entre la etapa del modelo de nicho ecológico y la etapa de la predicción de la distribución de especies, los cuales son explicados a continuación.

3.2.1 Modelo de Nicho Ecológico

El modelo de nicho ecológico utilizó de modelos aditivos generalizados (*gam*), lo cual permitió relacionar los datos de presencia y ausencia de la anchoveta a las variables explicativas del medio ambiente.

Frente al desajuste entre los datos de presencia y ausencia de la especie en estudio, que hacen referencia a puntos georreferenciados, y los datos ambientales, que hacen referencia a un conjunto de grillas, se tuvo que trabajar con ambas fuentes de información para la construcción de una base unificada para cada enfoque de análisis. Se optó por trabajar en función a los sitios de muestreo de la especie en estudio, asignando a cada sitio de muestreo los valores de las variables ambientales de la grilla en la cual caía el sitio, realizando esto para la base de stocks y estadios. Posteriormente, para la base de datos de cada enfoque de análisis se construyó una variable categórica donde:

- Para el enfoque de análisis por stocks: la variable denominada "stock" clasificó la base de datos correspondiente en 3 categorías de acuerdo a la información de la latitud: "norte", "centro" y "sur". Los datos correspondientes al stock "norte" fueron aquellos donde la latitud abarcó entre los 3°30′S hasta los 15°59′S, al stock "centro" desde 16°S hasta los 23°59′S y al stock "sur" desde 24°S hasta los 42°30′S.

- Para el enfoque de análisis por estadios de desarrollo: la variable denominada

"estadios" clasificó la base de datos correspondiente en 3 categorías de acuerdo a la información de los tamaños de los individuos: "pre-reclutas", "reclutas" y "adultos". Los datos correspondientes al estadio "pre-reclutas" contenían longitudes entre los 0 cm y 8 cm, al estadio "reclutas" entre 8,1 cm y 11,5 cm y al estadio "adultos" entre 11,6 cm y 20 cm.

Con las bases unificadas de la información especie - ambiente para cada enfoque de análisis se utilizó la función *gam* del paquete mgcv [66] implementado en *R*. Esta función ajustó modelos aditivos generalizados a cada una de las bases de datos teniendo a Y como la variable respuesta en el modelado de la distribución de la especie. Esta variable fue de tipo cualitativa (nominal y categórica) con las categorías de presencia (equivalente a 1) y ausencia (equivalente a 0). Donde Y_i representó la presencia o ausencia de la especie para el lugar i muestreado, presentando una distribución binomial:

$$Y_i \sim Binomial(n_i, p_i) \tag{3-1}$$

Siendo n_i el número de ensayos independientes entre sí para cada lugar i, asumiendo que la probabilidad de la ocurrencia de especies en el lugar i, p_i, está relacionado a la funcionalidad de las variables ambientales. Así mismo, se empleó la función logística (logit) como función de enlace relacionando p_i a las variables predictoras ambientales. Y en relación a las funciones de suavizado utilizadas para estas variables, se emplearon splines especificados con el parámetro s dentro de la función *gam*.

Trabajando con las variables ambientales: temperatura superficial del mar (TSM), salinidad superficial del mar (SSM), logaritmo de la concentración de la clorofila - a superficial (LCL) y logaritmo de la pronfundidad de la oxiclina (LOXI); se construyeron seis conjugaciones de variables ambientales: TSM - SSM, TSM - LCL, SSM - LCL, TSM

- LOXI, SSM - LOXI y LCL - LOXI.

3.2.1.1 Modelos de nicho para el análisis por stock

Para el análisis por stocks se construyeron cuatro configuraciones de modelos. Las tres primeras configuraciones analizaron el nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental excluyendo e incluyendo de distintas maneras el efecto del stock. La primera configuración (modelos tipo "A") no incluyó el efecto del stock, mientras que la segunda (modelos tipo "B") incluyó a la variable *stock* como una variable explicativa adicional, y la tercera configuración (modelos tipo "C") incluyó el efecto del stock como una variable categórica sobre la cual se realizaron suavizamientos tipo spline para cada nivel de dicha variable. La cuarta configuración trabajó con los datos correspondientes a cada stock (norte, centro y sur) luego de haber separando la base de datos original mediante las categorías de la variable *stock*. Estas cuatro configuraciones de modelos hicieron uso de las seis conjugaciones de variables ambientales mencionadas en el párrafo anterior, trabajando con un total de 24 modelos en el análsis por stocks. Estos modelos son mostrados en la Tabla **3-2**.

Los modelos que analizaron el nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental (modelos global de tipo "A", "B" y "C") fueron evaluados en función a su capacidad de clasificación mediante la sensibilidad (Sn) de cada modelo. La sensibilidad es definida como la probabilidad de que un modelo clasifique correctamente una presencia, calculándose como la proporción de presencias predichas correctamente [67]. El cálculo de esta medida fue realizada empleando el paquete PresenceAbsence implementado en *R* [68].

Luego de haber seleccionado la mejor configuración del modelo global, la cual

permitió estimar de mejor manera el nicho ecológico de la anchoveta en el PSO, se procedió a estimar las densidades de datos para cada variable ambiental (TSM, SSM, LCL y LOXI). Estas fueron estimadas sobre la base de datos del modelo global, así como para las bases de datos correspondientes a cada stock (norte, centro y sur).

3.2.1.2 Modelos de nicho para el análisis por estadios de desarrollo

Para el análisis por estadios de desarrollo se construyeron dos configuraciones de modelos. La primera configuración (especie) analizó el nicho ecológico de la anchoveta en la costa peruana; mientras que la segunda configuración (estadio) trabajó con los datos correspondientes a cada estadio de desarrollo (pre-recluta, recluta y adultos) luego de haber separado la base de datos en relación a las categorías de la variable *estadios*. Estas dos configuraciones de modelos trabajaron con las mismas conjugaciones de variables ambientales trabajadas por el enfoque de stocks (TSM - SSM, TSM - LCL, SSM - LCL, TSM - LOXI, SSM - LOXI y LCL - LOXI). Es así que en total se trabajaron con un total de 12 modelos, los cuales se especifican en la Tabla **3-3**.

Las densidades de datos para cada variable ambiental (TSM, SSM, LCL y LOXI) también fueron estimadas para el análisis por estadios de desarrollo, trabajando con la base de datos de la anchoveta dentro de la costa peruana (especie) así como con las bases de datos correspondientes a cada estadio de desarrollo (pre-recluta, recluta y adulto).

3.2.1.3 Determinación de las variables limitantes en el nicho ecológico

Luego de haber estimado el nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental (Global) así como para cada uno de los estadios de desarrollo en la costa peruana (pre reclutas, reclutas y adultos), se procedió a calcular los límites de tolerancia del nicho sobre las seis conjugaciones de variables ambientales (TSM - SSM, TSM - LCL, SSM - LCL, TSM - LOXI, SSM - LOXI y LCL - LOXI), los cuales fueron intersectados con el fin de poseer un único rango para cada variable ambiental (TSM, SSM, LCL y LOXI). Para las variables LCL y LOXI se dejó de trabajar con la transformación logarítmica.

Usando la información original de las cuatro variables ambientales (datos con variación en tiempo y espacio) se procedió a clasificar cada dato correspondiente a cada variable en dos categorías: fuera del rango del nicho de la variable ambiental ("0") y dentro del rango del nicho de la variable ambiental ("1"). Es así, que el promedio de la información en el tiempo generó un conjunto de puntos en el espacio con probabilidades entre 0 y 1, representando la probabilidad promedio de que dicho valor de la variable ambiental conforme un valor que esté dentro del nicho ecológico de la especie. De esta manera se construyeron cuatro mapas (uno por variable ambiental) con las estimaciones de probabilidades para la anchoveta en el PSO (Global) así como para cada estadio de desarrollo en la costa peruana.

Con la información ambiental real (en espacio y tiempo) ya clasificada de acuerdo a los rangos del nicho obtenidos para cada variable ambiental se estimó el porcentaje de cobertura $\%C_i$, el cual fue calculado como:

$$\%C_i = \frac{D_{1ixy}}{D_{0ixy} + D_{1ixy}} 100 \tag{3-2}$$

Donde i fue el paso del tiempo y xy la ubicación geográfica con información de latitud (x) y longitud (y). D_{1ixy} represento la cantidad de datos dentro del rango del nicho de la variable ambiental para el tiempo i y ubicación geográfica xy, mientras que D_{0ixy} representó la cantidad de datos fuera del rango del nicho de la variable ambiental. De esta manera, el porcentaje de cobertura ($\%C$) fue calculado para cada paso de tiempo como la cantidad de celdas positivas entre la cantidad de celdas totales en el espacio, generando así una serie de tiempo la cual fue calculada para ambos enfoques de análisis (stocks y estadios de desarrollo), sin embargo, las series de cada stock presentaron una restricción en la latitud correspondiente a la distribución geográfica de cada stock, mientras que las series para los estadios de desarrollo presentaron una restricción hacia la costa peruana.

Posteriormente, las series de tiempo de los porcentajes de cobertura ($\%C$) fueron utilizadas para calcular climatologías, mostrando la variación del $\%C$ a través de los meses para cada variable ambiental. Adicionalmente se calcularon diagramas de cajas utilizando también las series de tiempo del $\%C$, tanto para las obtenidas por el Global como para las correspondientes a cada estadio de desarrollo.

3.2.2 Predicción de la distribución espacial

La predicción de la distribución espacial de la anchoveta fue realizada mediante la construcción de mapas de distribución de especies. Esto se realizó para ambos enfoques de análisis sobre el periodo de tiempo 1985 - 2008, y de manera similar al modelo de nicho ecológico se emplearon modelos aditivos generalizados (*gam*) relacionando los datos de presencia y ausencia de anchoveta a las variables explicativas del medio am-

biente. Sin embargo, en la configuración de estos modelos se incluyó la interacción de las cuatro variables ambientales utilizadas en el modelo de nicho ecológico (TSM, SSM, LCL y LOXI), y en relación al grado de suavizado de los modelos se probaron distintas configuraciones, las cuales fueron empleadas para el análisis por stocks y por estadios de desarrollo. Véase la Tabla **3-4**.

Model	TSM	SSM	LCL	LOXI
smooth0	2	2	2	2
smooth1	2	3	3	3
smooth2	2	2	3	3
smooth3	2	2	2	3
smooth4	2	3	2	3
smooth5	3	2	3	2
smooth6	3	3	2	2
smooth7	3	3	3	2
smooth8	3	3	3	3
smooth9	3	2	2	2

Cuadro **3-4**.: Modelos *gam* para la predicción de la distribución espacial de anchoveta. Se construyeron 10 modelos en función al grado de suavizado (número correspondiente a cada variable y modelo), los cuales fueron empleados para el análisis por stocks y por estadios de desarrollo con la interacción de 4 variables ambientales: temperatura superficial del mar (TSM), salinidad superficial del mar (SSM), logaritmo de la concentración de la clorofila - a superficial (LCL) y el logaritmo de la profundidad de la oxiclina (LOXI).

Posteriormente, se seleccionaron los mejores modelos en función al grado de suavizado para cada enfoque de análisis. Esta selección fue realizada empleando el área bajo la curva (AUC) de cada modelo. El AUC es una de las medidas de precisión más utilizadas en ecología, y en el contexto de los modelos de distribución de especies el AUC de un modelo es equivalente a la probabilidad de que el modelo clasificara un sitio (elegido al azar) de presencia de especies mayor que un sitio de ausencia de especie [69].

Cuadro **3-2**.: Modelos *gam* construidos para el análisis por stocks de la anchoveta (*Engraulis ringens*) en el Pacífico Sudoriental. Los tres primeros modelos en la interacción de las variables ambientales (TSM, SSM, LCL y LOXI), analizaron el nicho ecológico de la anchoveta excluyendo (modelos tipo "A") e incluyendo el efecto del stock (modelos tipo "B" y "C"). El cuarto modelo (tipo "stock") estimó el nicho ecológico para cada uno de los stocks. Dentro de cada fórmula el parámetro k indica el grado de suavizado, mientras que el parámetro s especifica el empleo de splines.

Modelo	**Interacción**	**Fórmula**
globalA_0	TSM - SSM	$anchovy \sim s(tsm, k = 3) + s(ssm, k = 3)$
globalB_0	TSM - SSM	$anchovy \sim s(tsm, k = 3) + s(ssm, k = 3) + stock$
globalC_0	TSM - SSM	$anchovy \sim s(tsm, k = 3, by = stock) + s(ssm, k = 3, by = stock)$
stock_0	TSM - SSM	$anchovy \sim s(tsm, k = 3) + s(ssm, k = 3)$
globalA_1	TSM - LCL	$anchovy \sim s(tsm, k = 3) + s(lcl, k = 3)$
globalB_1	TSM - LCL	$anchovy \sim s(tsm, k = 3) + s(lcl, k = 3) + stock$
globalC_1	TSM - LCL	$anchovy \sim s(tsm, k = 3, by = stock) + s(lcl, k = 3, by = stock)$
stock_1	TSM - LCL	$anchovy \sim s(tsm, k = 3) + s(lcl, k = 3)$
globalA_2	SSM - LCL	$anchovy \sim s(ssm, k = 3) + s(lcl, k = 3)$
globalB_2	SSM - LCL	$anchovy \sim s(ssm, k = 3) + s(lcl, k = 3) + stock$
globalC_2	SSM - LCL	$anchovy \sim s(ssm, k = 3, by = stock) + s(lcl, k = 3, by = stock)$
stock_2	SSM - LCL	$anchovy \sim s(ssm, k = 3) + s(lcl, k = 3)$
globalA_3	TSM - LOXI	$anchovy \sim s(tsm, k = 3) + s(loxi, k = 3)$
globalB_3	TSM - LOXI	$anchovy \sim s(tsm, k = 3) + s(loxi, k = 3) + stock$
globalC_3	TSM - LOXI	$anchovy \sim s(tsm, k = 3, by = stock) + s(loxi, k = 3, by = stock)$
stock_3	TSM - LOXI	$anchovy \sim s(tsm, k = 3) + s(loxi, k = 3)$
globalA_4	SSM - LOXI	$anchovy \sim s(ssm, k = 3) + s(loxi, k = 3)$
globalB_4	SSM - LOXI	$anchovy \sim s(ssm, k = 3) + s(loxi, k = 3) + stock$
globalC_4	SSM - LOXI	$anchovy \sim s(ssm, k = 3, by = stock) + s(loxi, k = 3, by = stock)$
stock_4	SSM - LOXI	$anchovy \sim s(ssm, k = 3) + s(loxi, k = 3)$
globalA_5	LCL - LOXI	$anchovy \sim s(lcl, k = 3) + s(loxi, k = 3)$
globalB_5	LCL - LOXI	$anchovy \sim s(lcl, k = 3) + s(loxi, k = 3) + stock$
globalC_5	LCL - LOXI	$anchovy \sim s(lcl, k = 3, by = stock) + s(loxi, k = 3, by = stock)$
stock_5	LCL - LOXI	$anchovy \sim s(lcl, k = 3) + s(loxi, k = 3)$

Cuadro **3-3**.: Modelos *gam* construidos para el análisis por estadios de la anchoveta (*Engraulis ringens*) en la costa peruana. El primer modelo (*especie*) en la interacción de las variables ambientales (TSM, SSM, LCL y LOXI) analizó el nicho ecológico de la anchoveta en la costa peruana, mientras que el segundo modelo (*estadio*) analizó el nicho ecológico para cada estadio de desarrollo.

Modelo	**Interacción**	**Fórmula**
especie_0	TSM - SSM	$anchovy \sim s(tsm, k = 5) + s(ssm, k = 5)$
estadio_0	TSM - SSM	$anchovy \sim s(tsm, k = 5) + s(ssm, k = 5)$
especie_1	TSM - LCL	$anchovy \sim s(tsm, k = 5) + s(lcl, k = 5)$
estadio_1	TSM - LCL	$anchovy \sim s(tsm, k = 5) + s(lcl, k = 5)$
especie_2	SSM - LCL	$anchovy \sim s(ssm, k = 5) + s(lcl, k = 5)$
estadio_2	SSM - LCL	$anchovy \sim s(ssm, k = 5) + s(lcl, k = 5)$
especie_3	TSM - LOXI	$anchovy \sim s(tsm, k = 5) + s(loxi, k = 3)$
estadio_3	TSM - LOXI	$anchovy \sim s(tsm, k = 5) + s(loxi, k = 3)$
especie_4	SSM - LOXI	$anchovy \sim s(ssm, k = 5) + s(loxi, k = 3)$
estadio_4	SSM - LOXI	$anchovy \sim s(ssm, k = 5) + s(loxi, k = 3)$
especie_5	LCL - LOXI	$anchovy \sim s(lcl, k = 5) + s(loxi, k = 3)$
estadio_5	LCL - LOXI	$anchovy \sim s(lcl, k = 5) + s(loxi, k = 3)$

4 Resultados

4.1 Nicho ecológico de la anchoveta (*Engraulis ringens*) por stock en el Pacífico Sudoriental

Los resultados detallados de los modelos que analizaron el nicho ecológico por stocks son presentados en el Anexo B.

La Tabla **4-1** muestra los resultados de sensibilidad para los modelos que analizaron el nicho ecológico de la anchoveta (modelos tipo A, B y C). De acuerdo a la sensibilidad, se encontró que los mejores modelos fueron los de tipo A y B, y en especial se observó que fueron los modelos de tipo A (sin la inclusión del efecto del stock) aquellos que estimaron un nicho ecológico que cubría más puntos de los datos correspondientes a presencias de anchoveta. Por tanto, la estimación del nicho ecológico de la anchoveta para los siguientes análisis fue realizada usando los modelos sin inclusión del efecto del stock (modelo global de tipo A).

La densidad de los datos utilizados para los modelos por stocks se presentan en

Cuadro **4-1**.: Resultados de la sensibilidad (Sn) de los modelos que calcularon el nicho ecológico de la anchoveta, excluyendo (modelos tipo "A") e incluyendo el efecto del stock (modelos tipo "B" y "C").

Modelo	**Variables**	**Sn**
globalA_0	TSM - SSM	0,88
globalB_0	TSM - SSM	0,88
globalC_0	TSM - SSM	0,90
globalA_1	TSM - LCL	0,92
globalB_1	TSM - LCL	0,92
globalC_1	TSM - LCL	0,94
globalA_2	SSM - LCL	0,95
globalB_2	SSM - LCL	0,93
globalC_2	SSM - LCL	0,94
globalA_3	TSM - LOXI	0,93
globalB_3	TSM - LOXI	0,90
globalC_3	TSM - LOXI	0,94
globalA_4	SSM - LOXI	0,92
globalB_4	SSM - LOXI	0,89
globalC_4	SSM - LOXI	0,91
globalA_5	LCL - LOXI	0,96
globalB_5	LCL - LOXI	0,94
globalC_5	LCL - LOXI	0,94

la Figura **4-1**. Estos resultados muestran que las densidades de los datos globales (incluyendo los datos de todos los stocks) tienen un mayor dominio para todas las variables ambientales, lo que indica que cada stock por separado no habita todo el espectro posible de variables ambientales. Los datos de los stocks norte y centro cubrieron rangos más restrigidos sobre cada variable ambiental en comparación a lo obtenido por el global, no obstante, la mayor proporción de estas densidades (norte y centro) presentaron traslapes sobre las densidades del global (tanto para las densidades totales y positivas). En el caso de la densidad de los datos del stock sur, se obtuvieron rangos aún más restringidos en comparación a lo obtenido por los stocks norte y centro, además presentaron menores proporciones de traslapes con las densidades del global.

El nicho ecológico estimado para la anchoveta en el Pacífico Sudoriental (mo-

delo global) así como para cada uno de los stocks (norte, centro y sur) son presentados en la Figura **4-2**. Se observa que para la interacción de las variables ambientales (TSM, SSM, LCL y LOXI), el modelo del stock norte cubrió gran proporción del nicho estimado para el stock centro y en menor proporción el nicho estimado del stock sur; mientras que el nicho del stock centro cubrió parcialmente los nichos de los stocks norte y sur; siendo el nicho del stock sur el cual cubrió en menor proporción los nichos de los stocks norte y centro. Respecto al nicho calculado por el modelo global, este fue el que cubrió la mayor parte de los nichos de los stocks norte, centro y sur, cubriendo la mayor cantidad puntos de las presencias observadas para anchoveta.

De acuerdo a los valores calculados del AUC para los modelos *gam* en la predicción de la distribución espacial de anchoveta, se encontró que los mejores modelos fueron el $smooth7$ para el modelo global ($AUC = 0{,}97$), $smooth8$ para los modelos de los stocks norte ($AUC = 0{,}96$) y centro ($AUC = 0{,}98$), y $smooth4$ para el modelo del stock sur ($AUC = 0,99$). Usando estos modelos se presentan los mapas de predicción de la distribución espacial promedio de la anchoveta para el periodo 1985-2008 (Ver Figura **4-3**). Los resultados de la predicción espacial usando el modelo del stock sur mostraron la probabilidad más alta (1) de distribuirse desde el extremo norte hasta el extremo sur del Pacífico Sudoriental (PSO) (**4-3**d). Usando el mejor modelo del stock centro (**4-3**c), se observó una alta probabilidad de distribuirse desde el norte del PSO hasta los 30°S. Y aunque los resultados del stock norte (**4-3**b) indicaron una distribución similar a la obtenida por el stock centro, la mayor probabilidad tuvo una restricción hacia las zonas más próximas a la costa. Finalmente, los resultados obtenidos por el modelo global (**4-3**a), indicaron probabilidades altas en las zonas próximas a la costa del PSO desde el extremo norte hasta las latitudes próximas a los 37°S.

La Figura **4-4** presenta el nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental. Los resultados de esta figura muestra la probabilidad del nicho ecológico de

la anchoveta (en escala del 0 al 1) frente a las seis interacciones de variables ambientales. Adicionalmente, la línea negra en cada panel restringe el nicho ecológico hacia las probabilidades mayores e iguales a 0,5.

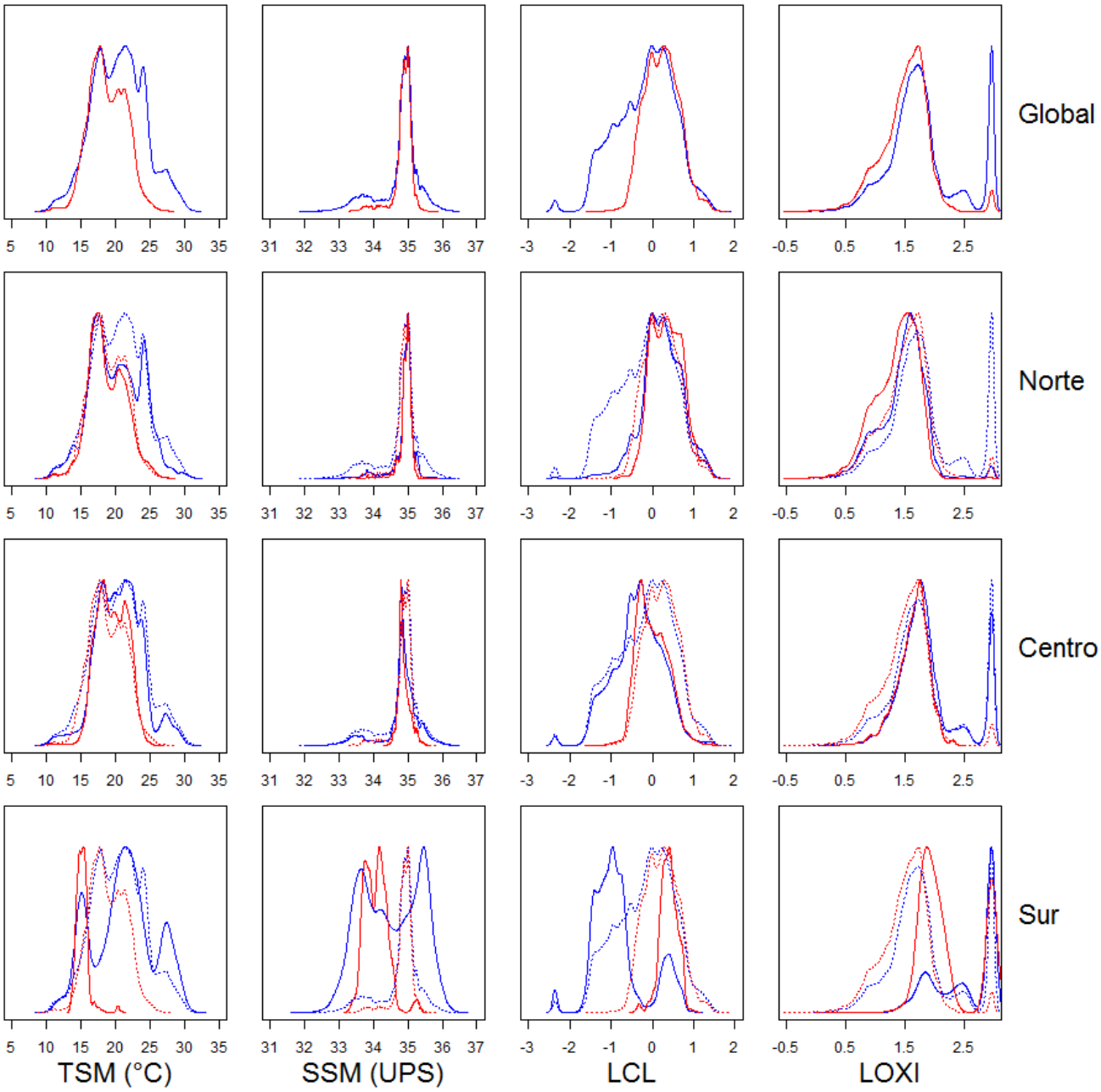


Figura **4-1**.: Densidades de datos de las variables ambientales TSM, SSM, LCL y LOXI para los modelos del análisis por stocks. Se presenta la densidad de datos de los modelos que analizaron el nicho ecológico de la anchoveta (Global) así como de los modelos que analizaron el nicho ecológico para cada uno de los stocks de anchoveta (Norte, Centro y Sur). Las líneas azules representan la densidad total de los datos mientras que las líneas rojas representan la densidad de los datos sobre la cual se encontró anchoveta (densidad positiva). Las líneas punteadas (rojas y azules) hacen referencia a las densidades totales y positivas obtenidas del modelo global para la respectiva variable ambiental.

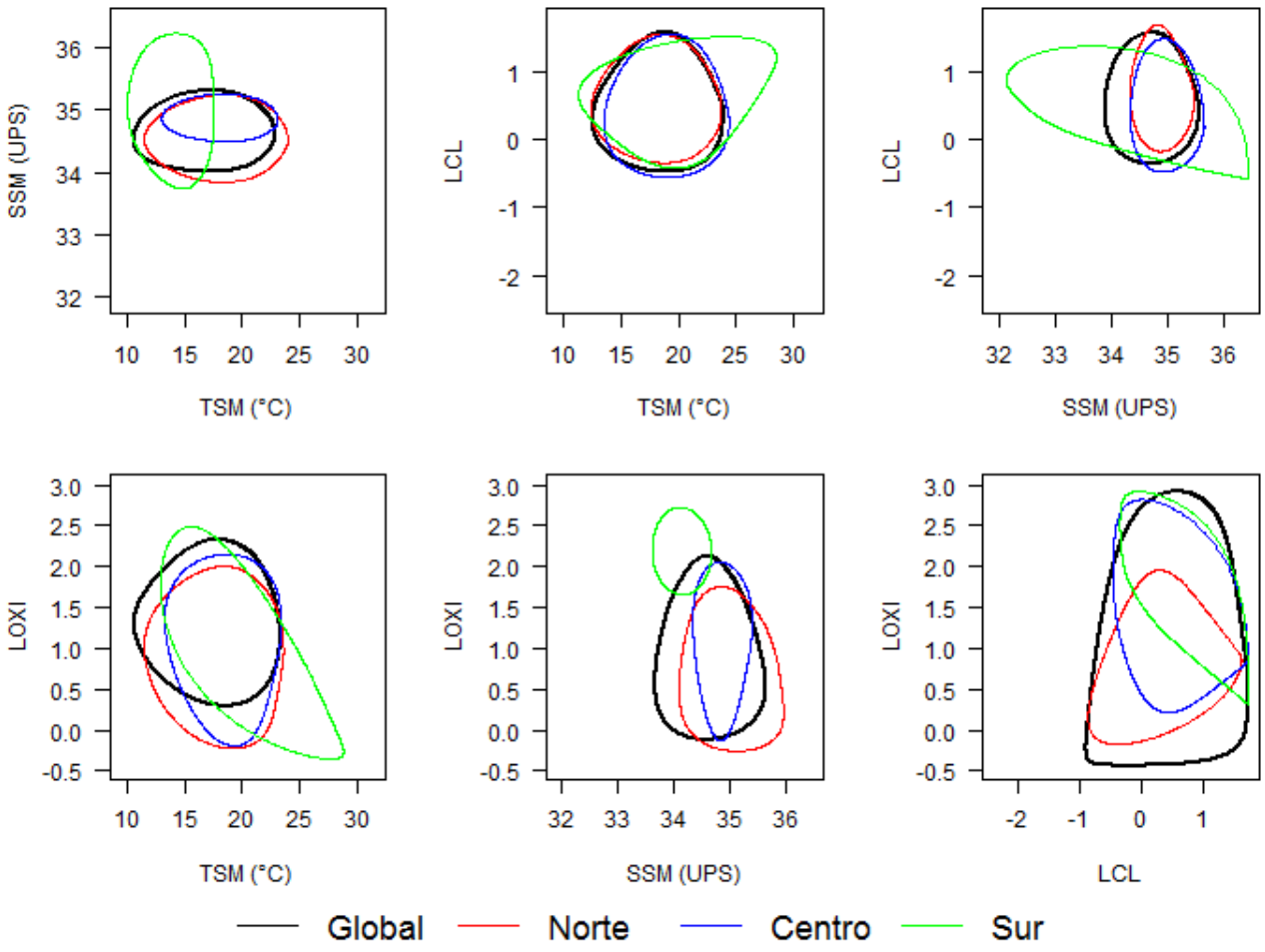
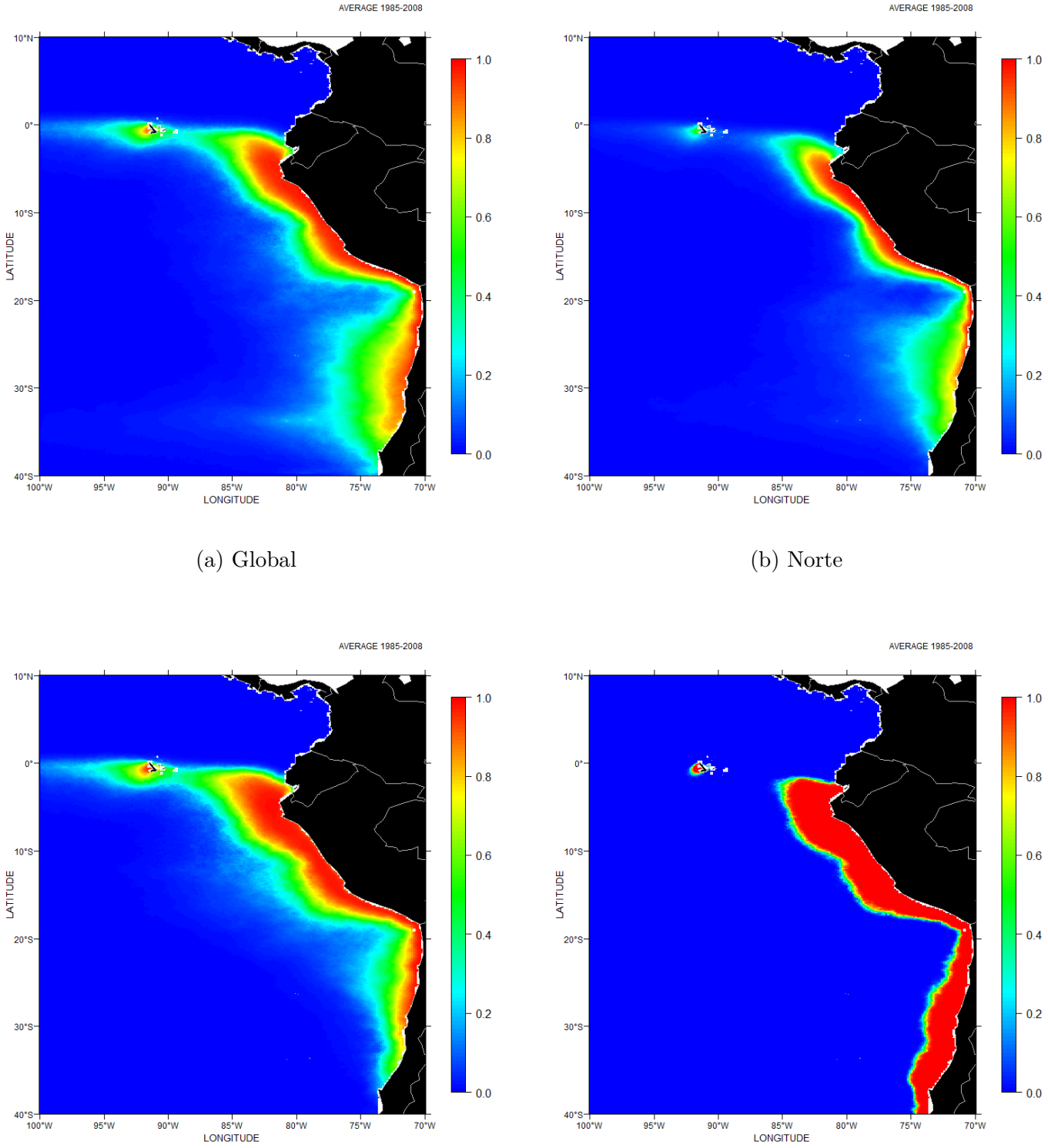


Figura **4-2**.: Nicho ecológico de la anchoveta para el análisis por stocks. Se calculó el nicho ecológico de la anchoveta (Global, línea color negro) en el Pacífico Sudoriental, así como los nichos ecológicos para los stocks norte (línea color rojo), centro (línea color azul) y sur (línea color verde) de anchoveta.



(a) Global

(b) Norte

(c) Centro

(d) Sur

Figura **4-3**.: Mapas de predicción de la distribución espacial de la anchoveta para el análisis por stocks sobre el periodo de tiempo 1985 - 2008. Cada mapa presenta una escala de colores (barra vertical de 0 a 1) que indican las probabilidades de la distribución de la anchoveta en cada punto en el espacio geográfico.

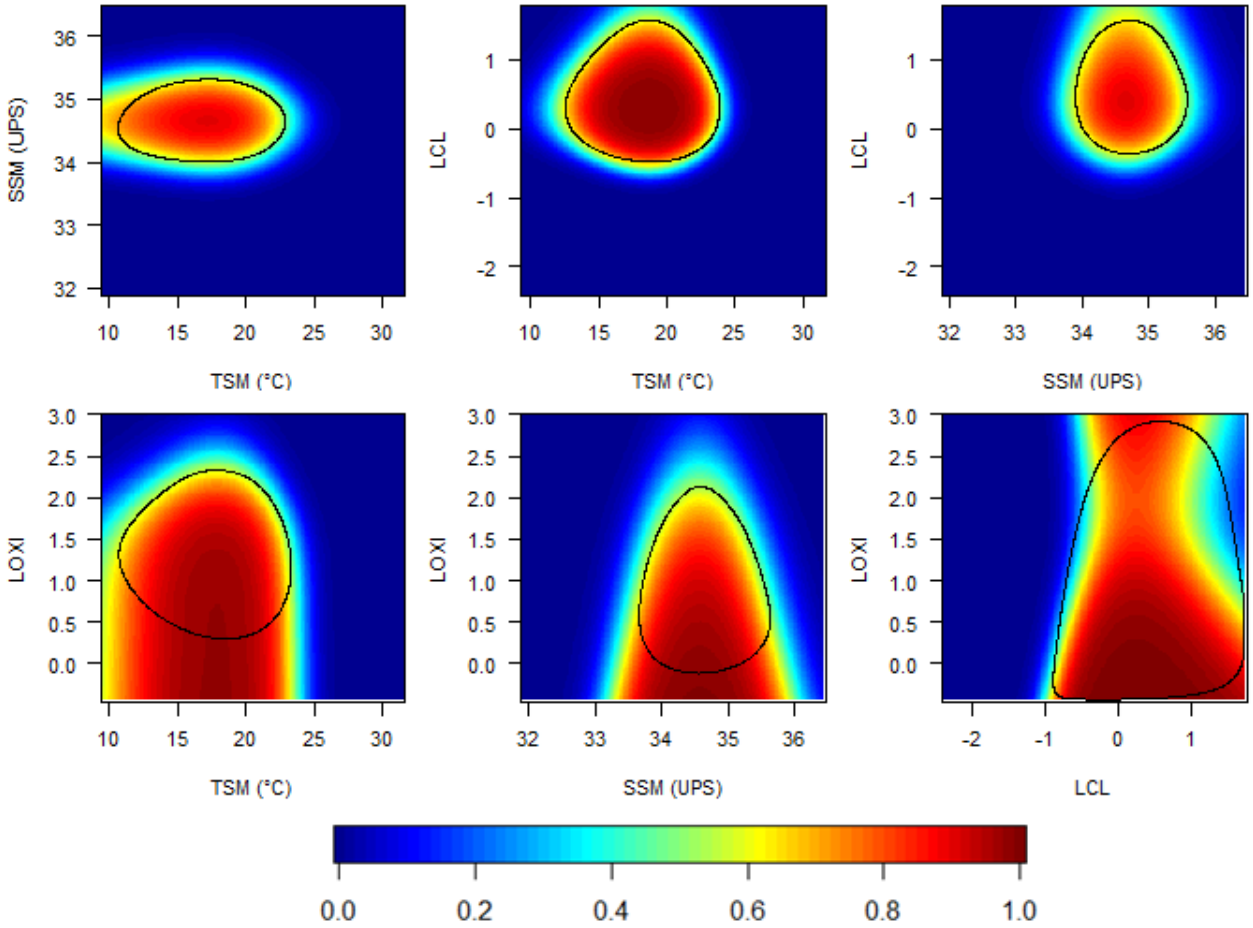


Figura **4-4**.: Nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental. Se presenta la probabilidad de la existencia del nicho en la interacción de las 4 variables ambientales (TSM, SSM, LCL y LOXI). La escala de colores (barra horizontal) en la parte inferior del gráfico indica las probabilidades de 0 a 1. Adicionalmente se restringió el nicho ecológico en cada uno de los paneles sobre las probabilidades mayores e iguales a 0,5 representado por la línea de color negro.

4.1.1 Determinación de las variables limitantes en el nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental

Los límites de tolerancia para el nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental (PSO) sobre cada variable ambiental son mostrados en la Tabla **4-2**.

Cuadro **4-2**.: Límites de tolerancia del nicho ecológico de la anchoveta en el PSO sobre cada variables ambiental. Las variables ambientales fueron la temperatura superficial del mar (TSM), la salinidad superficial del mar (SSM), la concentración de clorofila a superficial (CL) y la profundidad de la oxiclina (OXI).

Variable	**Rango**
TSM	12,57 - 22,9 °C
SSM	34,01 - 35,31 UPS
CL	0,44 - 37,15 mg/m^3
OXI	1,99 - 134,90 m

Usando los rangos anteriores para cada variable se obtuvo la probabilidad promedio de que la anchoveta se distribuya en el espacio en función a las condiciones ambientales de temperatura superficial del mar (TSM), salinidad superficial del mar (SSM), concentración de clorofila a superficial (CL) y profundidad de la oxiclina (OXI). Por tanto, se obtuvieron cuatro mapas mostrados en la Figura **4-5**.

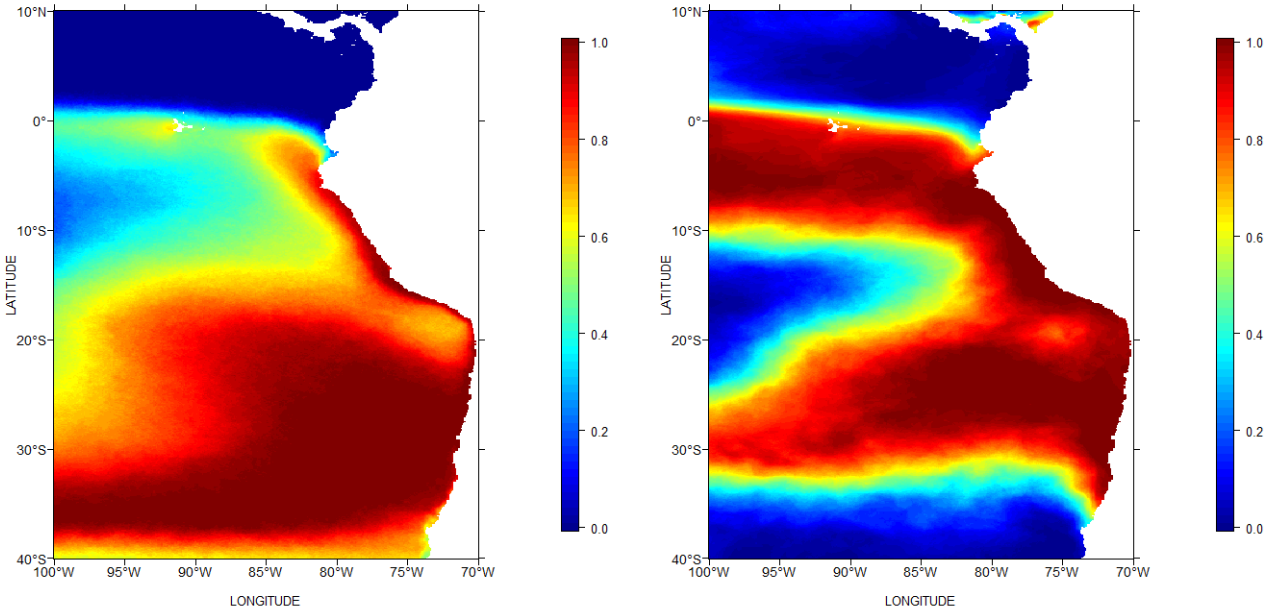
Los resultados de los mapas (Figura **4-5**) indicaron que en promedio la temperatura superficial del mar (TSM) limitó el nicho ecológico en la región norte del PSO hacia zonas alejadas de la costa así como en la región centro (entre las latitudes de 18°S y 22°S), esta limitación desapareció hacia la región sur del PSO. Respecto a la salinidad superficial del mar (SSM), esta variable en promedio presentó una limitación del nicho ecológico para el dominio oceánico de la región centro del PSO mientras que en todo el

dominio costero no existió ninguna limitación; adicionalmente se evidenció una fuerte limitación al sur de los 33°S zona correspondiente a la región sur del PSO. La concentración de clorofila a superficial (CL) en la región norte del PSO no limitó el nicho ecológico de la anchoveta en el dominio costero y pequeña parte del dominio oceánico; sin embargo, en la región centro la restricción se marcó notoriamente hacia zonas muy próximas a la costa, mientras que en la región sur del PSO dicha variable presentó probabilidades también restringidas a la costa. En relación a la profundidad de la oxiclina (OXI) esta variable en promedio no limitó el nicho ecológico de la anchoveta en el dominio costero y oceánico de la región norte del PSO, mientras que en la región centro la limitación se restringió al dominio oceánico y para la región sur la limitación del nicho por parte de la OXI se presentó para casi toda la totalidad de la región.

Los resultados de los %C (Figura **4-6**) mostraron el grado de limitación de una variable ambiental en el nicho ecológico a través del tiempo. Respecto a la información de la anchoveta en el PSO, la concentración de clorofila superficial (CL) presentó la cobertura más baja en toda la serie de tiempo (1985 - 2008) con un porcentaje de cobertura promedio de 10,78 % (Ver Tabla **4-3**), seguida por la profundidad de la oxiclina (OXI) con 38,39 %. La salinidad superficial del mar (SSM) presentó la cobertura de 55,48 % y finalmente la temperatura superficial del mar (TSM) con 62,83 %. Los porcentajes de cobertura obtenidos para el stock norte y centro indicaron a la CL como la variable con el %C menor (norte 15,02 % y centro 5,34 %) mientras que para el stock sur fue la OXI (2,13 %). El stock norte presentó a la TSM como la segunda variable con el %C menor (51,08 %) seguido por la OXI (62,25 %) y finalmente por la SSM (70,64 %). Respecto a los otros dos stock, fue la OXI la segunda variable con el menor %C para el stock centro (14,36 %) y para el stock sur fue la CL (7,32 %), ambos stocks presentaron a la SSM (centro 68,98 % y sur 56,20 %) y finalmente a la TSM (centro 81,65 % y sur 90,78 %) como las variables con el mayor %C.

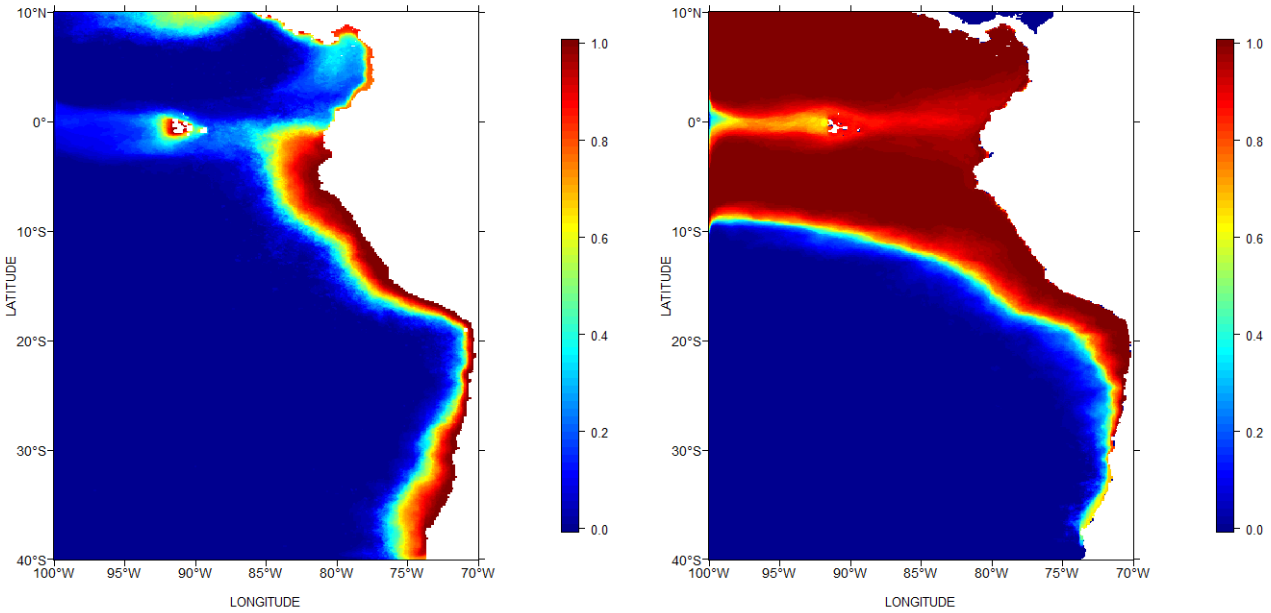
La Figura **4-7** muestra las climatologías de las series de tiempo de los %C para cada mes. Estos resultados mostraron que para los datos sobre el PSO (Global), no hay en efecto estacional para la CL, SSM y OXI; mientras que para la TSM sí, siendo los primeros meses del año los cuales presentan el %C menor incrementándose a partir del mes 4 (abril) y posteriormente empezando a disminuir cerca al mes 11 (noviembre). Los stocks norte y centro también presentaron una estacionalidad marcada con relación a la TSM, sin embargo, el stock norte presentó los %C más bajos sobre los primeros seis meses del año, y el stock centro sólo en los tres primeros meses del año. Respecto a la misma variable, el stock sur presentó dos periodos con el mayor %C (meses del 2 al 4 y del 7 al 10) y otros dos con el menor %C (meses del 4 al 7 y del 10 al 11). Y respecto a las demás variables (SSM, OXI y CL) para las series correspondientes a los stocks (Norte, Centro y Sur) no se evidenció estacionalidad.

Los resultados de los diagramas de cajas de las series de tiempo del %C para cada stock son mostrados en la Figura **4-8**, adicionalmente se calcularon los cuartiles para dichas series los cuales son adjuntados en el Anexo D. Con relación a la TSM, el stock norte tuvo la menor mediana (48,06 %) en comparación a los otros dos stocks (centro y sur) con 98,74 % y 92,32 % respectivamente; además de presentar la mayor dispersión de datos con amplitud intercuartil (IQR) de 81,57 %. Con relación a la SSM, los tres diagramas de cajas presentaron una distribución relativamente simétrica con medianas de 71,91 %, 79,93 % y 94,95 % para los stocks norte, centro y sur respectivamente. Respecto a la CL el stock centro presentó la menor mediana (4,80 %) seguido por el stock sur (7,25 %) y finalmente el stock norte (15,30 %). Los diagramas de cajas para la OXI mostraron que fue el stock norte (62,52 %) el cual presentó una mediana mayor en comparación a las obtenidas por los stock centro (13,70 %) y sur (2,13 %); adicionalmente, la amplitud de intercuartil (IQR) fue muy pequeña para los tres stocks (norte de 4,12 %, centro de 1,89 % y sur de 1,95 %).



(a) TSM

(b) SSM



(c) CL

(d) OXI

Figura **4-5**.: Limitación promedio del nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental (PSO). Cada mapa muestra la probabilidad promedio (en escala de 0 a 1) de que la anchoveta se distribuya en el PSO dadas las condiciones de la temperatura superficial del mar (TSM), salinidad superficial del mar (SSM), concentración de clorofila a superficial (CL) y profundidad de la oxiclina (OXI).

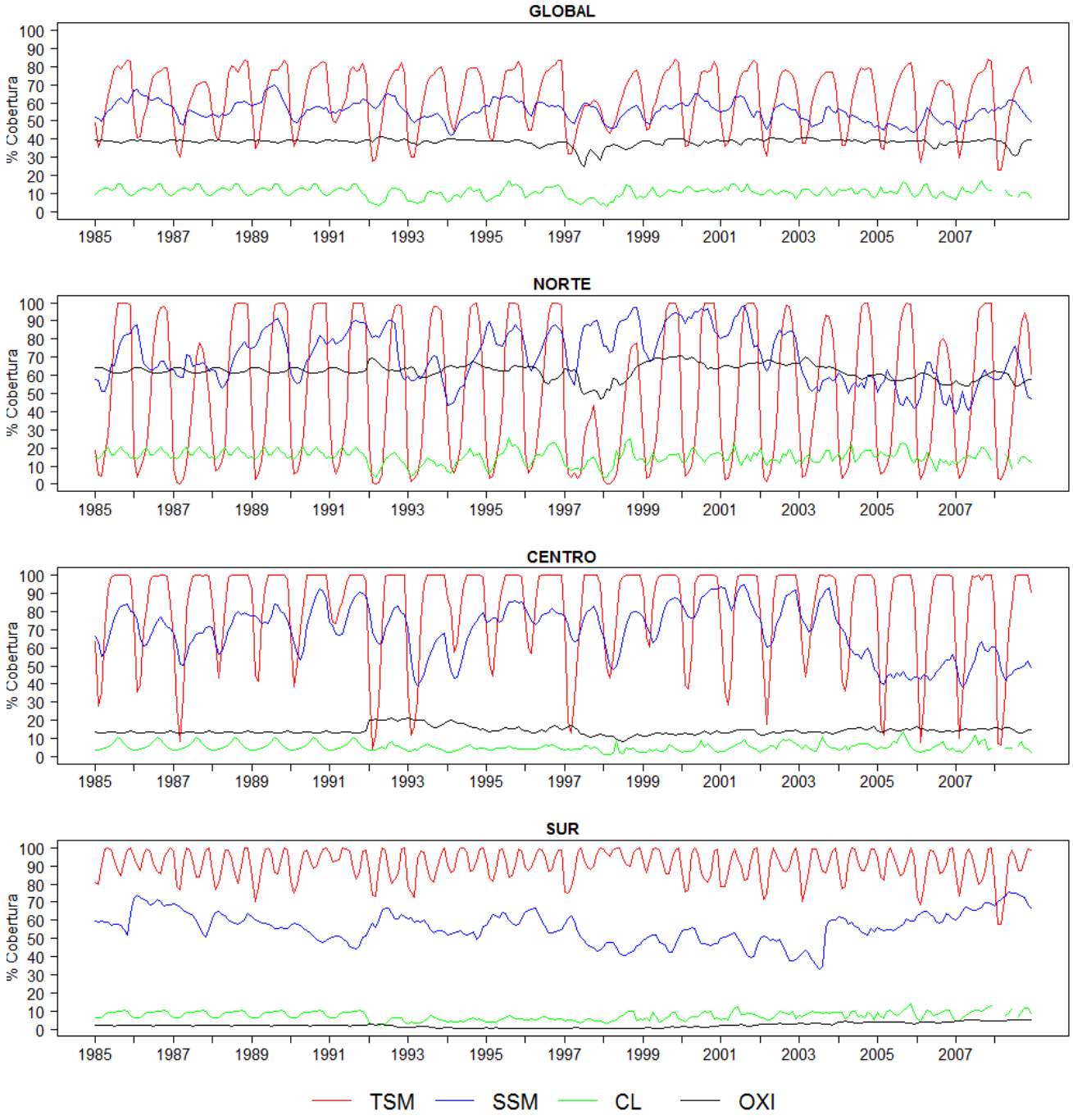


Figura **4-6**.: Series de tiempo del porcentaje de cobertura (%C) para el nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental (PSO). Se presenta las series de tiempo del %C para el nicho ecológico en el PSO así como para cada uno de los stocks (Norte, Centro y Sur). Las variables ambientales sobre las cuales se calculó el %C fueron la temperatura superficial del mar (TSM, línea de color rojo), salinidad superficial del mar (SSM, línea de color azul), concentración de clorofila a superficial (CL, línea de color verde) y profundidad de la oxiclina (OXI, línea de color negra).

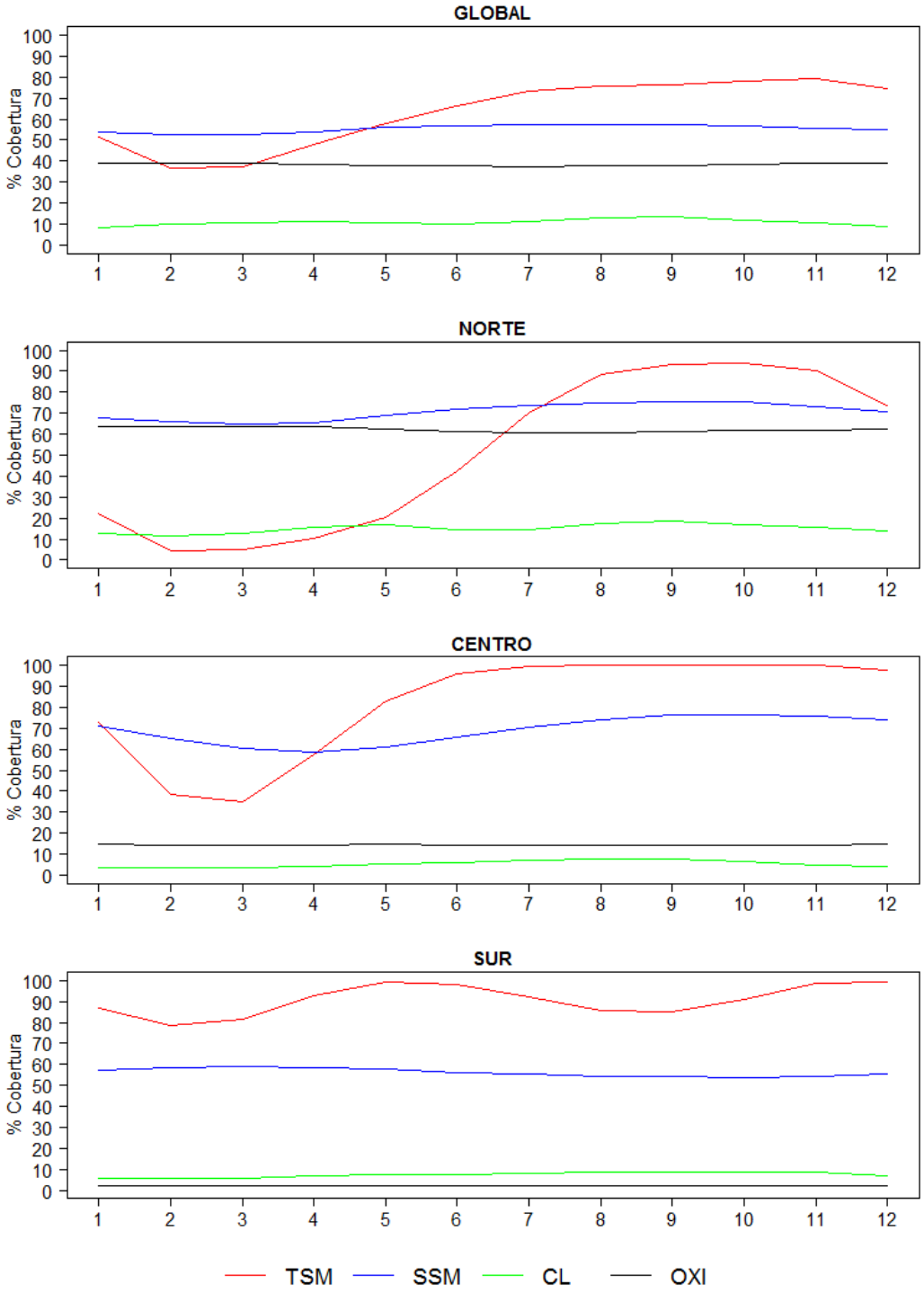


Figura **4-7**.: Climatologías de las series de tiempo de porcentajes de cobertura (%C) para el nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental (Global) y para cada stock (Norte, Centro y Sur). Las variables ambientales sobre las cuales se calcularon las climatologías fueron la temperatura superficial del mar (TSM, línea de color rojo), salinidad superficial del mar (SSM, línea de color azul), concentración de clorofila a superficial (CL, línea de color verde) y profundidad de la oxiclina (OXI, línea de color negra); y los número inferiores a cada figura indican los meses desde enero (1) a diciembre (12).

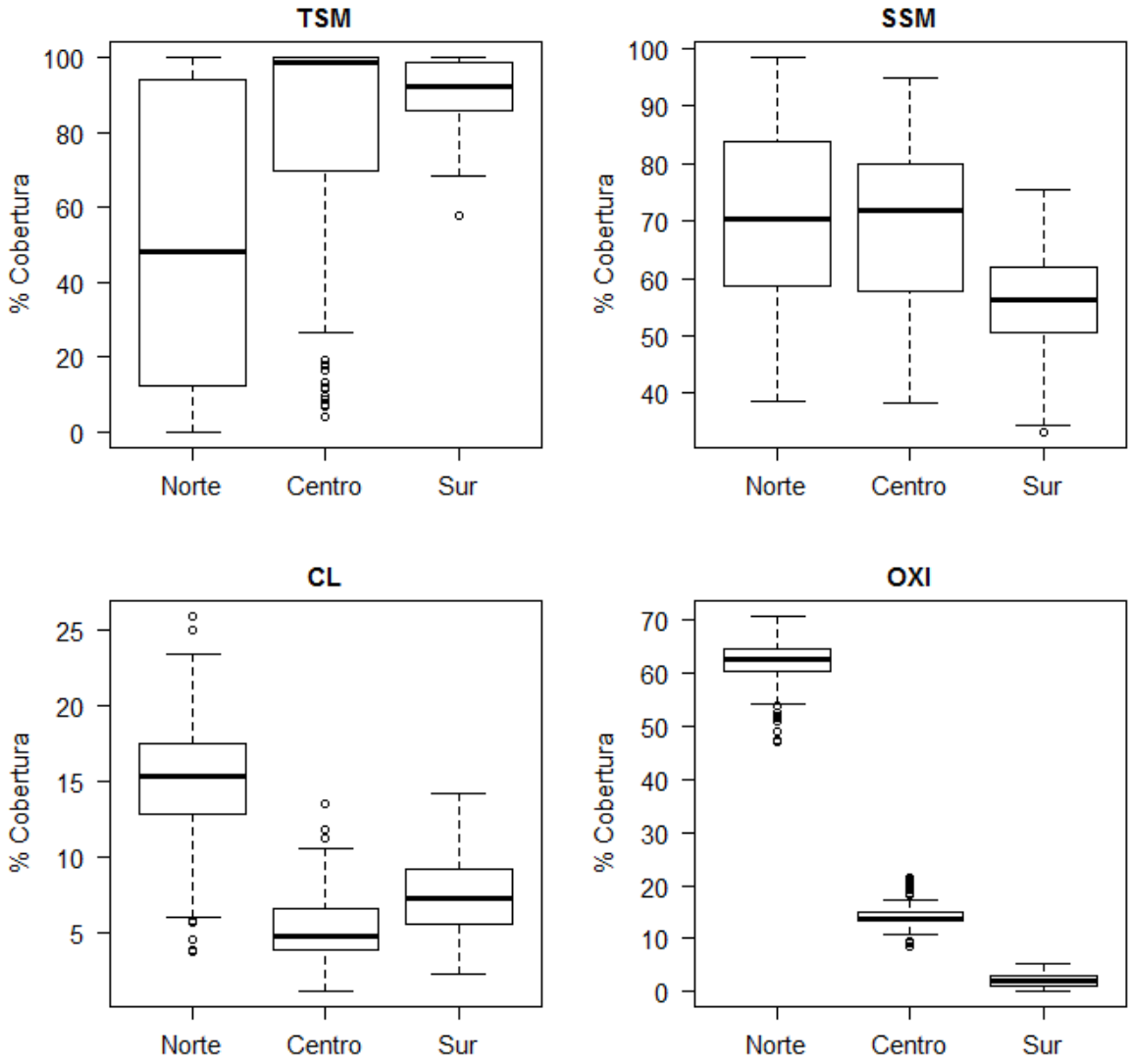


Figura **4-8**.: Diagramas de cajas de las series de tiempo de porcentaje de cobertura (%C) para cada stock (Norte, Centro y Sur) y para las variables ambientales de temperatura superficial del mar (TSM), salinidad superficial del mar (SSM), concentración de clorofila a superficial (CL) y profundidad de la oxiclina (OXI).

Cuadro **4-3**.: Porcentaje de cobertura promedio (%C) para el nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental.

Variable	Global	Norte	Centro	Sur
TSM	62,83	51,08	81,65	90,78
SSM	55,48	70,64	68,98	56,20
CL	10,78	15,02	5,34	7,32
OXI	38,39	62,25	14,36	2,13

4.2 Nicho ecológico de la anchoveta (*Engraulis ringens*) por estadios de desarrollo en la costa peruana

Los resultados detallados de los modelos que analizaron el nicho ecológico por estadios son presentados en el Anexo C.

La densidad de datos correspondientes al análisis por estadios se presentan en la Figura **4-9**. Estos resultados indicaron que las densidades obtenidas por el modelo de especie presentaron en términos generales mayores amplitudes para cada una de las variables ambientales, tanto para las densidades totales como para las densidades positivas. Se obtuvieron distintas densidades con los datos para cada estadio respecto a la TSM; sin embargo, en relación a la SSM, fueron las densidades del modelo de adultos aquellos que presentaron densidades (totales y positivas) muy semejantes a las obtenidas por el modelo especie, mientras que las densidades de los modelos pre-reclutas y reclutas presentaron elevada densidad total sobre los rangos en los que la densidad del modelo especie era baja. En el caso de la LCL y LOXI, también se evidenció diferentes densidades para los modelos de los tres estadios de desarrollo, siendo las densidades del modelo de

adultos la que presentó mayor proporción de traslape con las densidades obtenidas por el modelo especie, seguido por los reclutas y posteriormente los pre-reclutas.

La estimación nicho ecológico para cada estadio de desarrollo así como para el modelo especie es mostrado en la Figura **4-10**. Estos resultados mostraron que el efecto en las distintas distribuciones de datos sobre cada variable ambiental tuvo repercusión sobre en el respectivo nicho calculado, siendo los adultos aquellos que presentaron mayores amplitudes del nicho en los seis paneles con interacción de las variables ambientales. Los reclutas presentaron amplitudes de nicho más restringidas y, finalmente, los pre-reclutas fueron quienes presentaron las amplitudes de nicho menores en comparación a los dos estadios antes mencionados. Respecto al nicho estimado por el modelo especie, este cubrió gran proporción de los nichos estimados para cada estadio, y respecto a los puntos de los datos de los modelos sobre los cuales se encontró anchoveta, este también cubrió la mayor proporción de puntos correspondientes a cada estadio.

De acuerdo a los valores calculados del AUC para los modelos *gam* en la predicción de la distribución espacial de anchoveta por estadios de desarrollo, se encontró que los mejores modelos fueron el *smooth*7 para el modelo de especie ($AUC = 0,97$), *smooth*8 para los modelos de los adultos ($AUC = 0,99$) y reclutas ($AUC = 0,99$), y *smooth*6 para el modelo de pre-reclutas ($AUC = 0,99$). Utilizando las configuraciones de los mejores modelos para cada estadio y para el modelo de especie, se construyeron los mapas de predicción de la distribución espacial promedio de la anchoveta para el periodo de tiempo 1985 - 2008 (Figura **4-11**). Los resultados de la predicción espacial del estadio pre-recluta (**4-11**b) indicaron que este estadio presentó alta probabilidad de distribución sobre toda la costa peruana, con menores probabilidades hacia el dominio oceánico sobre todo entre las latitudes 0-5°S. Con relación al estadio recluta (**4-11**c), los resultados indicaron que este estadio se distribuyó con alta probabilidad (1) en el dominio costero peruano así como en parte del dominio oceánico entre las latitudes de

3-8°S. Resultados similares fueron los encontrados para el estadio adulto (**4-11**d), sin embargo este estadio alcanzó altas probabilidades de distribución hacia regiones mucho más alejadas a la costa en comparación a lo obtenido en los mapas de los reclutas y pre-reclutas. Los resultados referidos al modelo especie (**4-11**a), indicaron altas probabilidades de distribución sobre toda la extensión del mar peruano con una marcada restricción hacia zonas próximas a la costa.

La estimación del nicho ecológico para cada estadio de desarrollo es mostrado en la Figura **4-12**. Estos resultados muestran la probabilidad del nicho ecológico de cada estadio de desarrollo de la anchoveta (en escala del 0 a 1) frente a las seis interacciones de variables ambientales. La línea negra en cada panel restringe el nicho ecológico hacia las probabilidades mayores e iguales a 0,5.

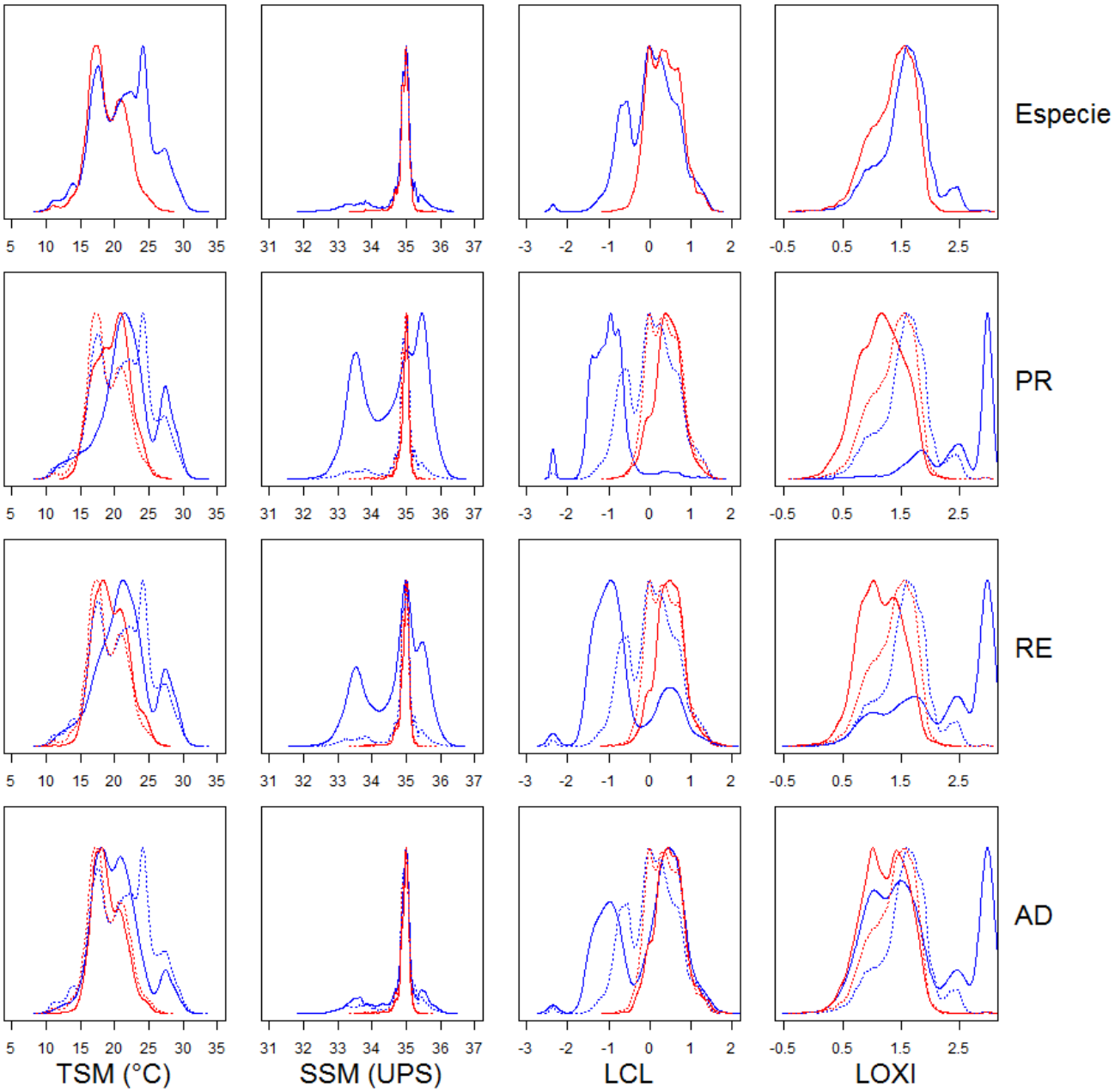


Figura **4-9**.: Densidades de datos de las variables ambientales TSM, SSM, LCL y LOXI para los modelos del análisis por estadios de desarrollo. Se presenta la densidad de datos de los modelos que analizaron el nicho ecológico de la anchoveta (Especie) así como de los modelos que analizaron el nicho ecológico para cada uno de los estadios de desarrollo de la anchoveta (prereclutas(PR), reclutas (RE) y adultos (AD)). Las líneas azules representan la densidad total de la data mientras que las líneas rojas representan la densidad de la data sobre la cual se encontró anchoveta (densidad positiva). Las líneas punteadas (rojas y azules) hacen referencia a las densidades totales y positivas obtenidas por medio del modelo Especie para la respectiva variable ambiental.

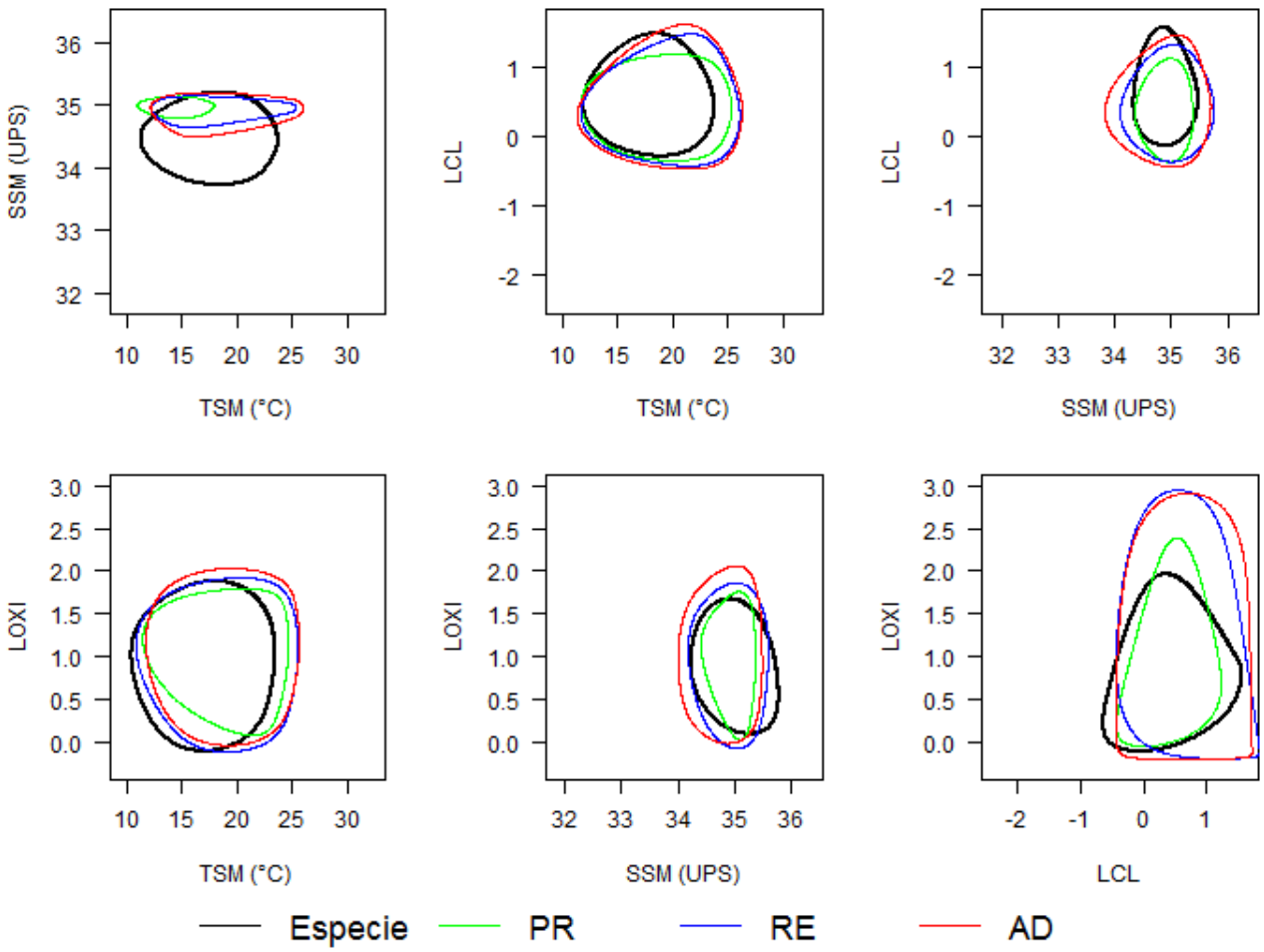
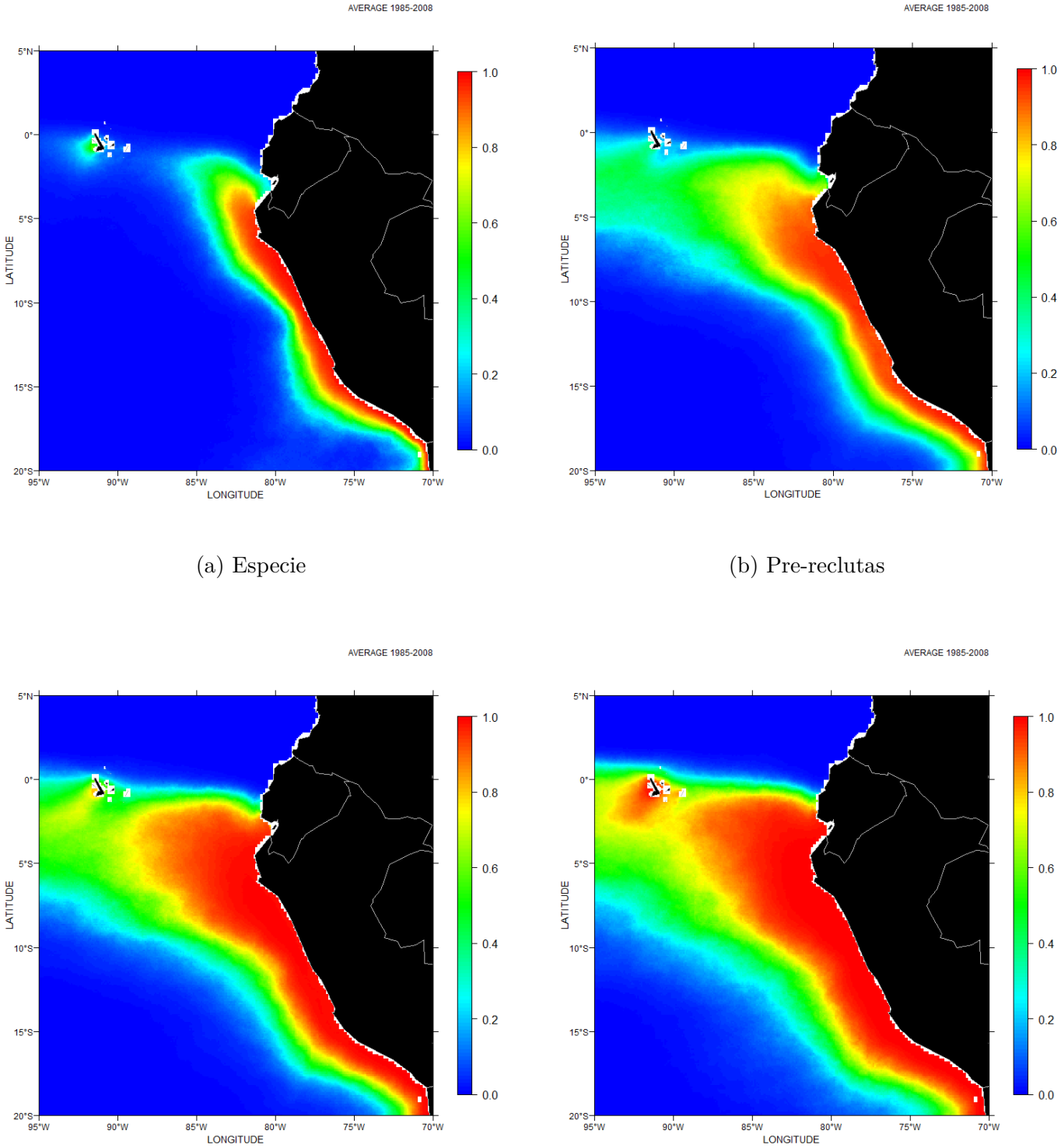


Figura **4-10**.: Nicho ecológico de la anchoveta para el análisis por estadios de desarrollo. Se calculó el nicho ecológico de la anchoveta (especie, línea color negro) en el costa peruana, así como para los estadios de pre-reclutas (PR, línea color verde), reclutas (RE, línea color azul) y adultos (AD, línea color rojo).



(a) Especie

(b) Pre-reclutas

(c) Reclutas

(d) Adultos

Figura **4-11**.: Mapas de predicción de la distribución espacial de la anchoveta para el análisis por estadios de desarrollo sobre el periodo de tiempo 1985-2008. Cada mapa presenta una escala de colores (barra vertical de 0 a 1) que indican las probabilidades de la distribución de la anchoveta en cada punto en el espacio geográfico. 60

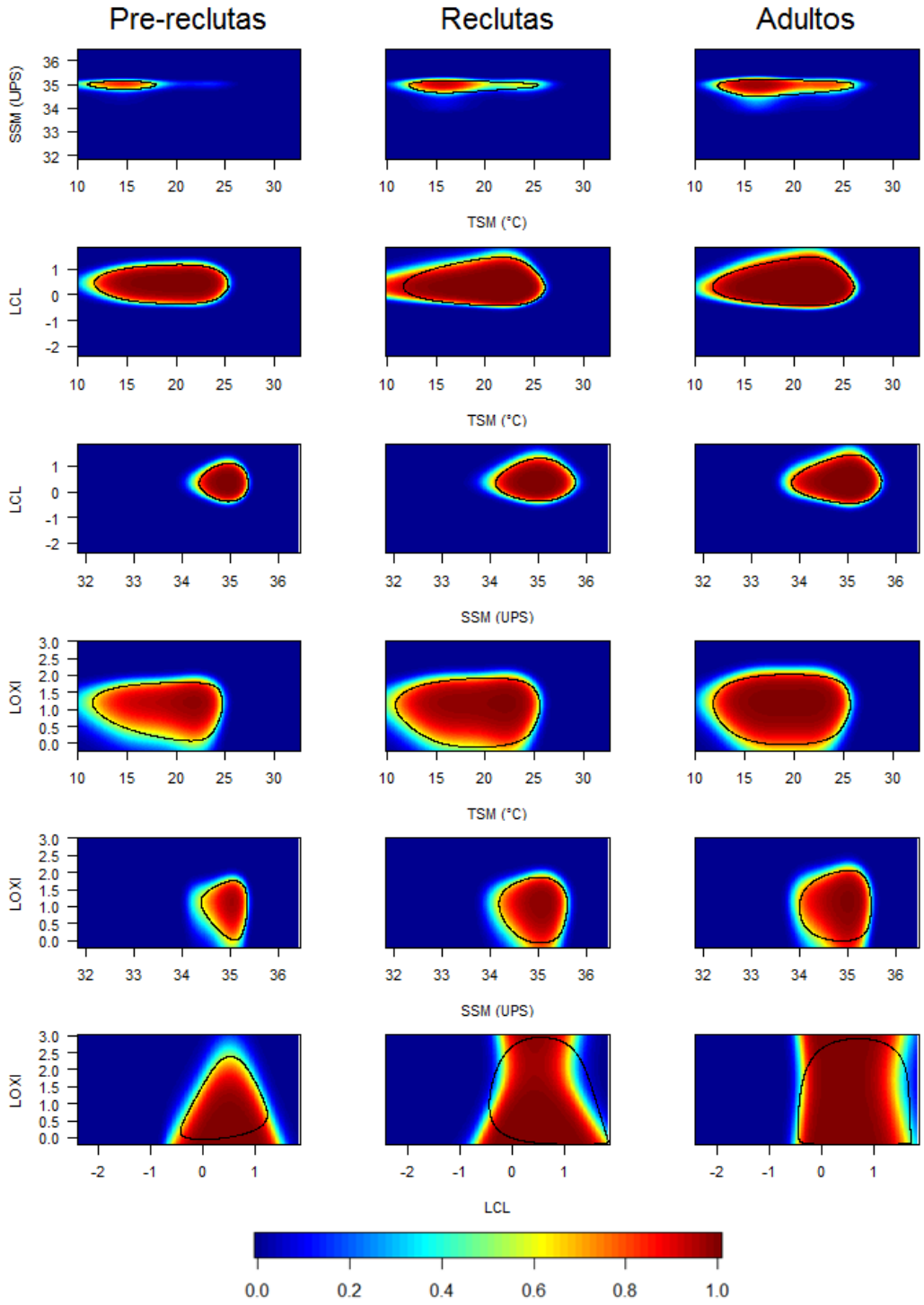


Figura **4-12**.: Nicho ecológico de la anchoveta por estadios de desarrollo en la costa peruana. Se presenta la probabilidad de la existencia del nicho en la interacción de las 4 variables ambientales (TSM, SSM, LCL y LOXI). La escala de colores (barra horizontal) en la parte inferior del gráfico indica las probabilidades de 0 a 1. Adicionalmente se restringió el nicho ecológico en cada uno de los paneles sobre las probabilidades mayores e iguales a 0,5 representado por la línea color negro.

4.2.1 Determinación de las variables limitantes en el nicho ecológico de la anchoveta por estadio de desarrollo en la costa peruana

Los límites de tolerancia para el nicho ecológico de la anchoveta por estadio de desarrollo en la costa peruana sobre cada variable ambiental son mostrados en la Tabla **4-4**.

Cuadro **4-4**.: Límites de tolerancia del nicho ecológico de la anchoveta por estadios de desarrollo en la costa peruana sobre cada variables ambiental. Las variables ambientales fueron la temperatura superficial del mar (TSM), la salinidad superficial del mar (SSM), la concentración de clorofila a superficial (CL) y la profundidad de la oxiclina (OXI).

Estadio	**Variable**	**Rango**
Pre-reclutas	TSM	11,69 - 18 °C
	SSM	34,80 - 35,15 UPS
	CL	0,45 - 12,88 mg/m^3
	OXI	1,20 - 57,54 m
Reclutas	TSM	12,24 - 25,34 °C
	SSM	34,65 - 35,15 UPS
	CL	0,43 - 20,42 mg/m^3
	OXI	0,85 - 72,44 m
Adultos	TSM	12,19 - 25,70 °C
	SSM	34,50 - 35,20 UPS
	CL	0,35 - 28,18 mg/m^3
	OXI	0,98 - 107,15 m

Usando los rangos anteriores para cada variable se obtuvo la probabilidad promedio de que la anchoveta de cada estadio se distribuya en el espacio en función a las condiciones ambientales de temperatura superficial del mar (TSM), salinidad superficial del mar (SSM), concentración de clorofila a superficial (CL) y profundidad de la oxiclina (OXI). Por tanto, se obtuvieron cuatro mapas para cada estadio de desarrollo, los cuales

son mostrados en la Figura **4-13**.

Los resultados de los mapas (Figura **4-13**) indicaron que la TSM limitó el nicho ecológico de los pre-reclutas hacia el dominio costero muy próximo a la costa, mientras que los reclutas y posteriormente los adultos presentaron limitación en sus respectivos nichos en el dominio oceánico de la región norte del Perú. Con relación a la SSM, la limitación del nicho fue incrementándose desde los pre-reclutas hacia los adultos en el dominio oceánico de la región centro sur peruana; siendo los reclutas y los adultos los cuales presentaron un incremento de las probabilidades sobre el dominio oceánico de la región norte. Respecto a la CL se evidenció altas probabilidad de que las condiciones de clorofila a superficial en el dominio costero constituyan parte del nicho de los tres estadios de desarrollo de la anchoveta, con un incremento paulatino de las elevadas probabilidades hacia el dominio oceánico desde los pre-reclutas hacia los adultos. Finalmente, respecto a la OXI se mostraron altas probabilidades de que las condiciones de esta variable constituya el nicho de los tres estadios de desarrollo en el dominio costero; en adición a lo anterior, los pre-reclutas presentaron elevadas probabilidades hacia zonas muy próximas a la costa así como en una pequeña porción del dominio oceánico de la región norte; estas elevadas probabilidades en el norte también se evidenció para los reclutas y adultos, pero en zonas mucho más oceánicas para los reclutas y sobre todo el dominio oceánico norte para los adultos, quienes además presentaron elevadas probabilidad sobre zonas un poco más alejadas a la costa en la región centro y sur peruana.

Los resultados de los %C (Figura **4-14**) por estadios de desarrollo indicaron que para los pre-reclutas la TSM presentó la %C más baja con 6 % aproximadamente (ver Tabla **4-5**), seguido por la OXI (10,59 %) y finalmente por la CL (13,40 %) y la SSM (36,49 %). Con relación a los reclutas y adultos, ambos estadios presentaron a la CL como la variable con el %C menor (reclutas con 14,32 % y adultos con 18,82 %), seguidos

por la OXI como su segunda variable ambiental con el %C menor (reclutas con 18,45 % y adultos con 40,87 %), finalmente ambos estadios tuvieron a la SSM (reclutas con 41,45 % y adultos con 50,79 %) y a la TSM (reclutas con 84,04 % y adultos con 86,82 %) como las variable con el %C más elevado.

Los resultados de la Figura **4-15** mostraron que de manera general la SSM y la TSM tienen un efecto estacional. Con relación a los pre-reclutas, la TSM presentó los cinco primeros meses valores más bajos de %C y luego del mes seis (junio) empezó a incrementarse hasta alcanzar su máximo valor en el mes nueve (setiembre) a partir del cual empezó a disminuir; sin embargo respecto a la SSM, los cinco primeros meses fueron los que presentaron el %C menor y a partir de este mes (junio) se evidenció un notable incremento en el %C. Los resultados de las climatologías para los reclutas y adultos fueron similares, donde la SSM presentó los %C más bajos hasta el mes seis (junio), luego del cual empezó un progresivo incremento; mientras que respecto a la TSM ambos estadios presentaron los seis primeros meses con los %C menores y los restantes seis meses se mantuvieron con los %C próximos al 100 % de cobertura.

Los resultados de los diagramas de cajas de las series de tiempo del %C para cada estadio de desarrollo son mostrados en la Figura **4-16**, mientras que los cuartiles calculados para dichas series son adjuntados en el Anexo E. Con relación a la TSM, los pre-reclutas fueron los que presentaron la mediana más baja (1,25 %) mientras que las medianas para los reclutas y adultos fueron de 99,78 % y 99,98 %. Con relación a las otras tres variables ambientales (SSM, CL y OXI) los diagramas de cajas de los tres estadios presentaron una distribución relativamente simétrica con un incremento paulatino en las medianas desde los pre-reclutas, pasando por los reclutas y finalmente los adultos. Respecto a la SSM, las medianas fueron de 46,30 % para los pre-reclutas, 51,05 % para los reclutas y 62,58 % para los adultos. Para la CL, las medianas fueron de 13,63 % para los pre-reclutas, 14,45 % para los reclutas y 19,05 % para los adultos.

Finalmente, para la OXI los pre-reclutas y reclutas alcanzaron la mediana de 10,05 % y 18,52 % respectivamente, mientras que los adultos la mediana de 41,92 %.

Cuadro **4-5**.: Porcentaje de cobertura (%C) promedio para el nicho ecológico de la anchoveta de los estadios pre-reclutas, reclutas y adultos en la costa peruana.

Variable	Pre-reclutas	Reclutas	Adultos
TSM	6,00	84,04	86,82
SSM	36,49	41,45	50,79
CL	13,40	14,32	18,82
OXI	10,59	18,45	40,87

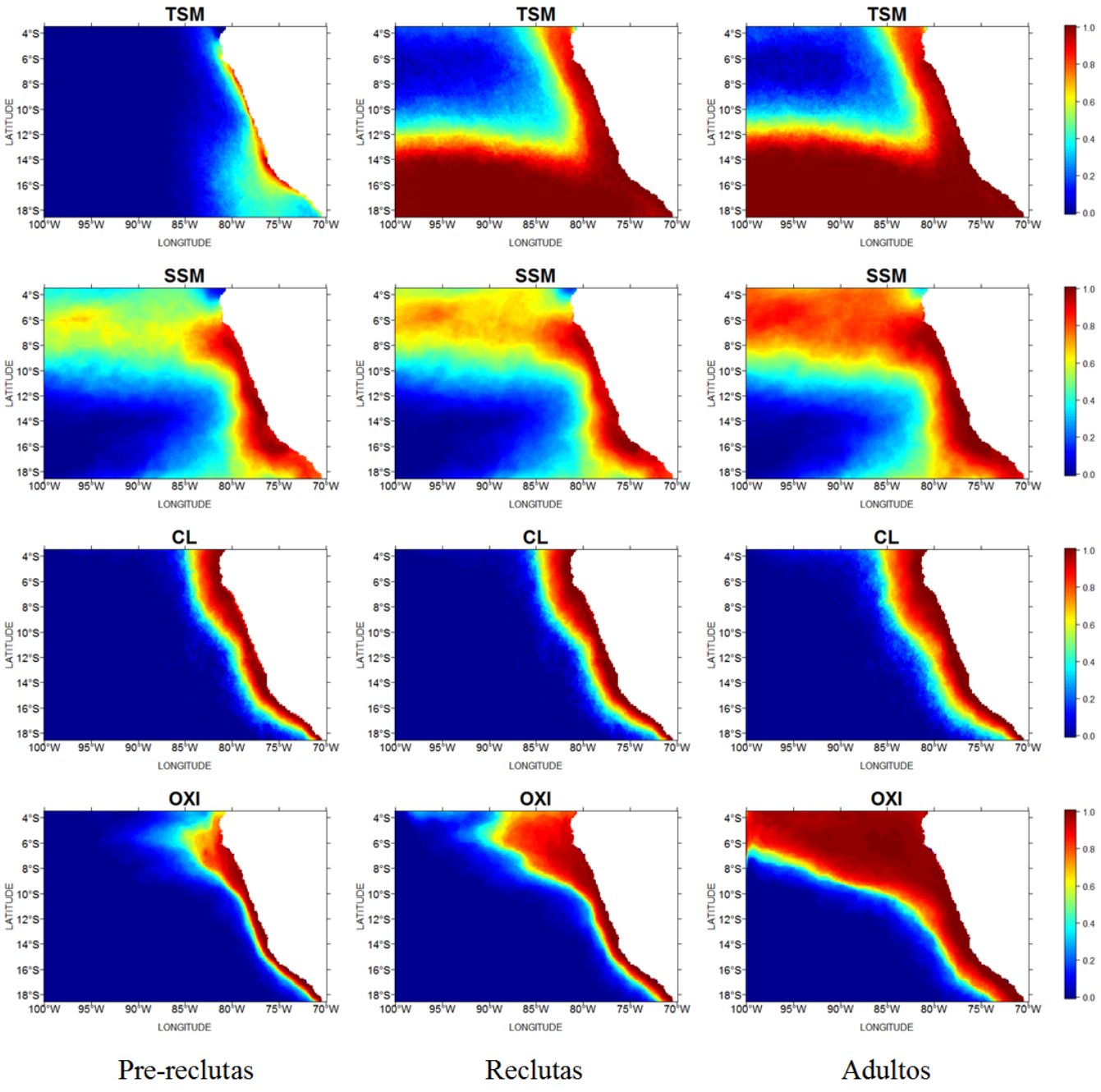


Figura **4-13**.: Limitación promedio del nicho ecológico de la anchoveta para los estadios pre-reclutas, reclutas y adultos en la costa peruana. Los mapas correspondientes a cada estadio de desarrollo muestran la probabilidad promedio (en escala de 0 a 1) de que dicho estadio de desarrollo se distribuya en la costa peruana dadas las condiciones de la temperatura superficial del mar (TSM), salinidad superficial del mar (SSM), concentración de clorofila a superficial (CL) y profundidad de la oxiclina (OXI).

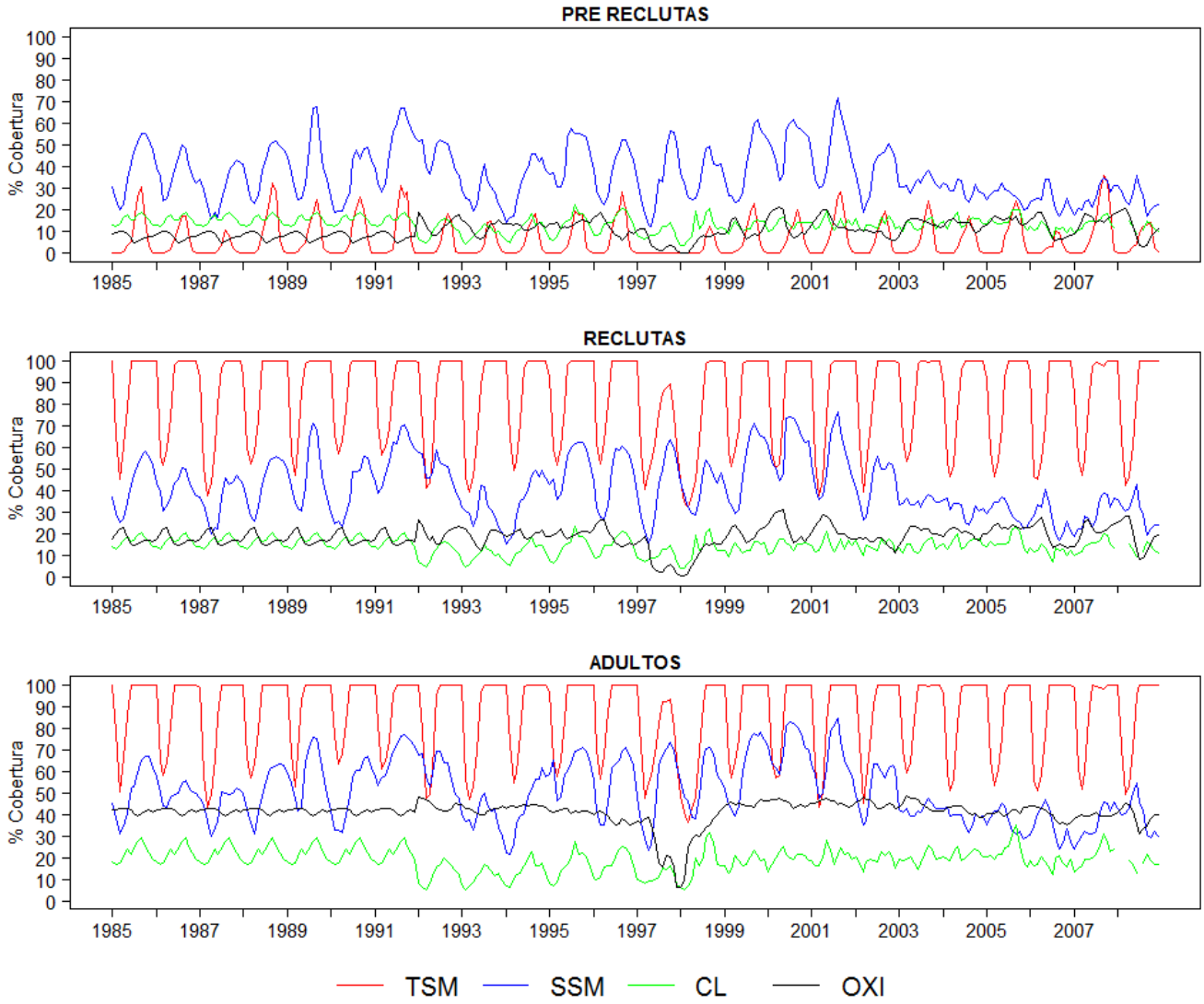


Figura **4-14**.: Series de tiempo del porcentaje de cobertura (%C) para el nicho ecológico de la anchoveta de cada estadio de desarrollo en la costa peruana. Se presenta las series de tiempo del %C para el nicho ecológico de los estadios pre-reclutas, reclutas y adultos en la costa peruana. Las variables ambientales sobre las cuales se calculó el %C fueron la temperatura superficial del mar (TSM, línea de color rojo), salinidad superficial del mar (SSM, línea de color azul), concentración de clorofila a superficial (CL, línea de color verde) y profundidad de la oxiclina (OXI, línea de color negra).

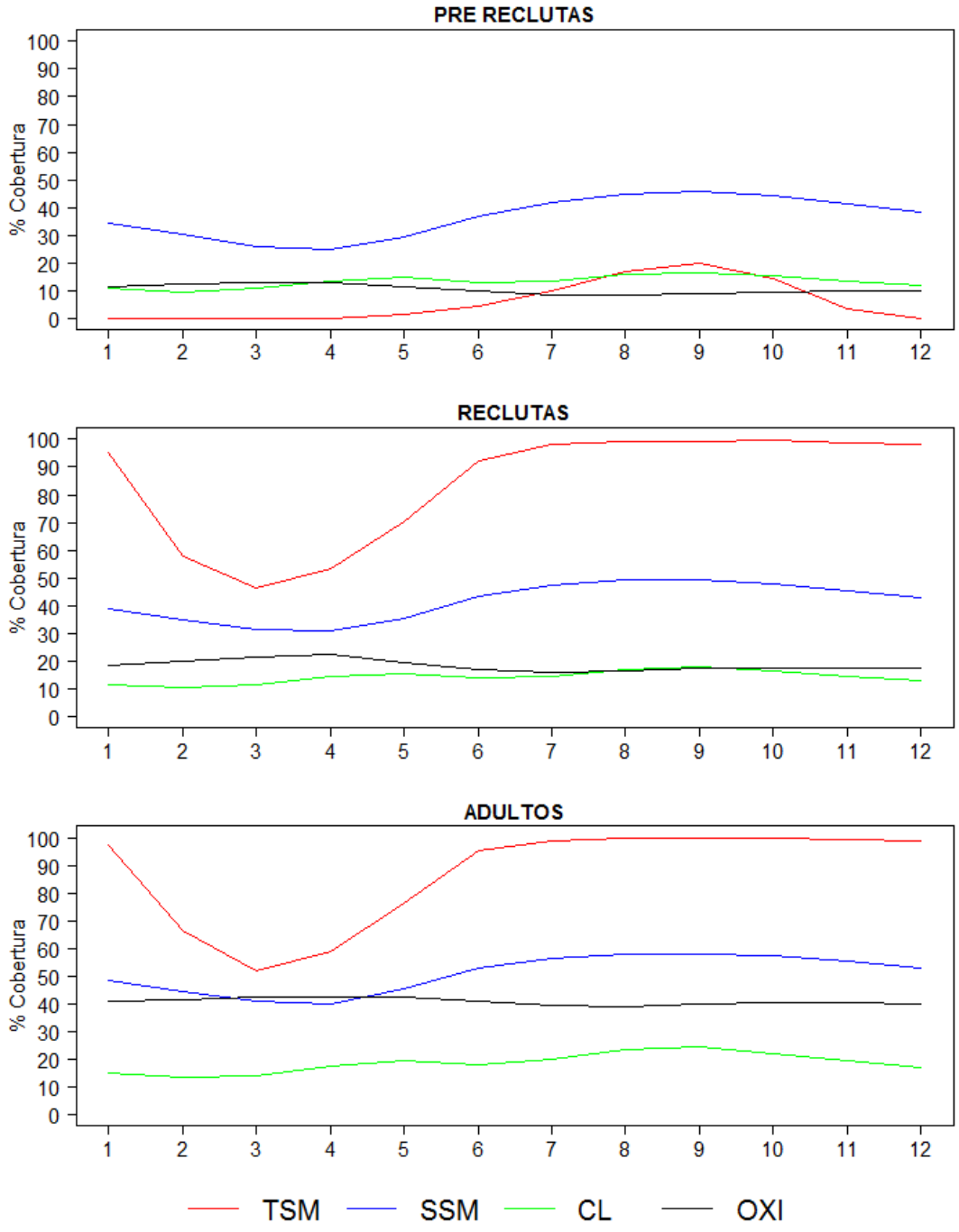


Figura **4-15**.: Climatologías de las series de tiempo de porcentajes de cobertura (%C) para el nicho ecológico de la anchoveta de los estadios pre-reclutas, reclutas y adultos en la costa peruana. Las variables ambientales sobre las cuales se calcularon las climatologías fueron la temperatura superficial del mar (TSM, línea de color rojo), salinidad superficial del mar (SSM, línea de color azul), concentración de clorofila a superficial (CL, línea de color verde) y profundidad de la oxiclina (OXI, línea de color negra); y los número inferiores a cada figura indican los meses desde enero (1) a diciembre (12).

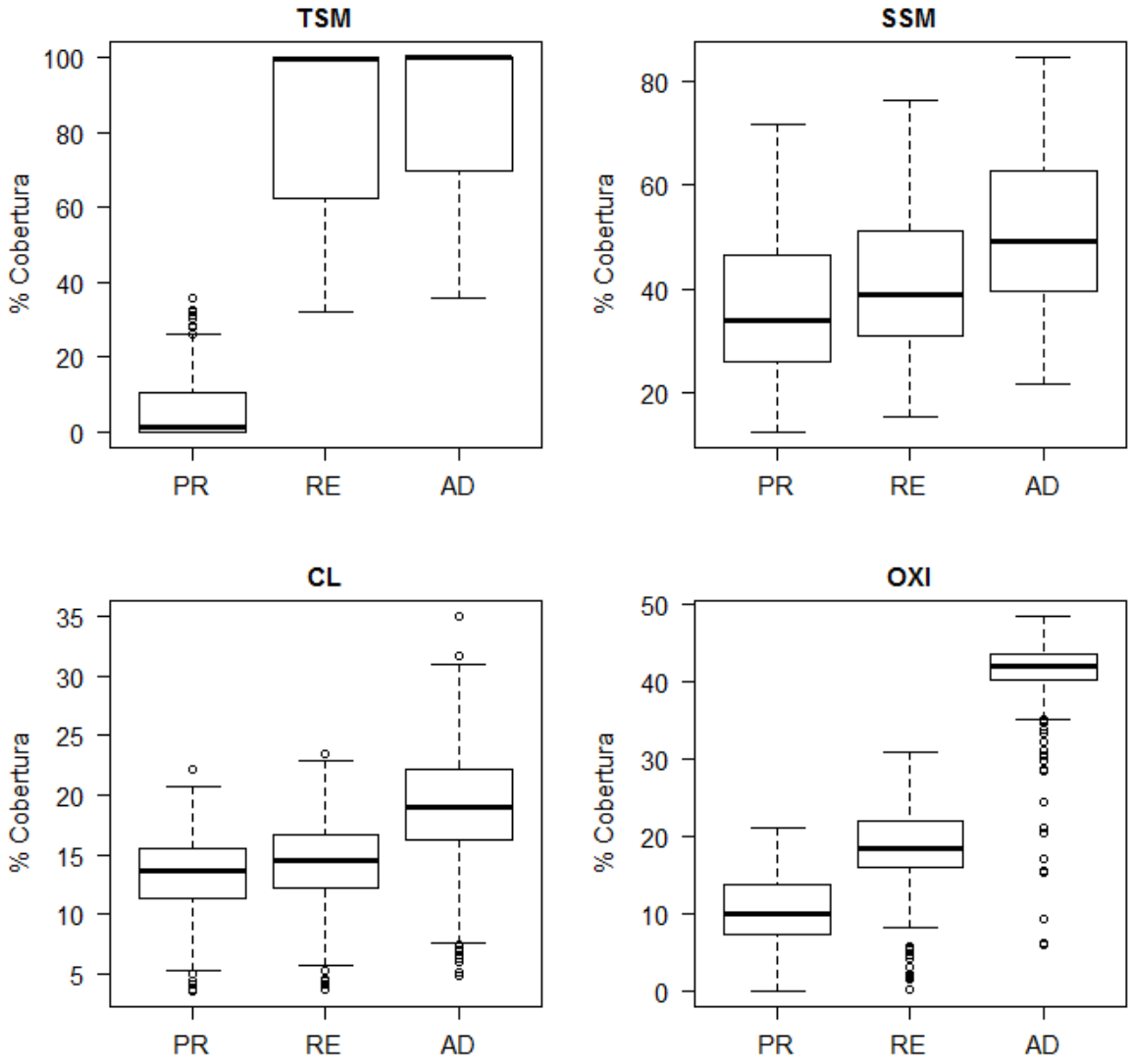


Figura **4-16**.: Diagramas de cajas de las series de tiempo de porcentaje de cobertura (%C) para los estadios pre-reclutas (PR), reclutas (RE) y adultos (AD), y para las variables ambientales de temperatura superficial del mar (TSM), salinidad superficial del mar (SSM), concentración de clorofila a superficial (CL) y profundidad de la oxiclina (OXI).

5 Discusión de resultados

5.1 Nicho ecológico de la anchoveta (*Engraulis ringens*) por stock en el Pacífico Sudoriental

Los datos usados por el modelo global cubrieron rangos más amplios en comparación a los modelos de stocks individuales (ver Figura **4-1**), por lo cual los modelos por stocks presentaron sesgos en la estimación del nicho ecológico. Este sesgo fue más importante para el modelo del stock sur, seguido por el stock centro y finalmente por el stock norte. Adicionalmente, la estimación del nicho ecológico presentado en la Figura **4-2** mostró que el efecto en el sesgo de los datos para los modelos por stocks generó que se estimen nichos que cubrieron la preferencia parcial de la especie en su área de distribución respectiva, siendo el modelo global aquel que estimó un nicho ecológico que pudo cubrir la mayor parte de las observaciones de anchoveta de los tres stocks. Con esto se puede afirmar que usando los datos de la distribución total de la especie contribuyen a un mejor modelado del nicho ecológico de la anchoveta. En relación a lo anterior, Elith & Leathwick (2009) [27] mencionan que dentro de los pasos clave para el buen modela-

do de la distribución de especies es importante contar con la recopilación de datos que incluyan la distribución de toda la especie en estudio.

El mapa de distribución de anchoveta en el PSO calculado a partir del modelo del stock sur (**4-3**d) reflejó una sobreestimación al calcular que la anchoveta de dicho stock presenta en su totalidad la mayor probabilidad (1) de distribuirse sobre todo el dominio del PSO. Respecto al mapa utilizando el modelo del stock centro (**4-3**c), si bien presentó probabilidades más razonables respecto a lo que se conoce de su distribución, los resultados de este stock fueron descartados al haber presentado elevadas probabilidad de distribución en las latitudes correspondientes al mar ecuatoriano (latitudes próximas a los 1°S). Con relación al mapa producido usando el modelo del stock norte (**4-3**b), este presentó una distribución medianamente aceptable, sin embargo fue el mapa del modelo global (**4-3**a) aquel que presentó la mejor predicción de la distribución de la anchoveta, cubriendo de manera apropiada las latitudes sobre las cuales se conoce que la especie en estudio de distribuye.

5.1.1 De las variables limitantes del nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental

Con relación a la limitación del nicho ecológico de la anchoveta por cada una de las variables ambientales:

- Respecto a la TSM:

  Contrastando los resultados de limitación del nicho ecológico de la anchoveta por la TSM (Figura **4-5**a) con las características que presenta esta variable en el PSO (ver datos de entrada de la TSM en la Figura **3-3**a) se muestra que en el dominio

oceánico de la región norte del PSO así como en la región centro (entre los 18°S y 22°S) la TSM en promedio es mayor a 21°C, y a partir de los 23°S la TSM empieza a descender hasta alcanzar temperaturas menores a los 15°C. Adicionalmente, Strub *et al.* (1998) [70] indica que las aguas costeras peruanas están conformadas por la mezcla de aguas producto de surgencia cuyas temperaturas son menores a 19°C, lo cual indicaría que la zona costera no limita el nicho por poseer temperaturas frías. Con relación a la zona centro del PSO, IFOP *et al.* (2002) [71] indica que al norte de 23°S las temperaturas oscilan entre 16°C y 24°C, lo cual indicaría que las temperaturas por encima de los 20°C en esta región también limitan el nicho ecológico de la anchoveta. IFOP *et al.* (2002) [71] también señala que entre las latitudes de 23°S y 30°S se encuentran temperaturas entre 9°C y 15°C; mientras que en la temporada de verano, La Serena, Valparaiso y Talcahuano llegan a los 18°C, 16°C y 14°C respectivamente, mientras que es en Valdivia donde se alcanzan temperaturas menores a 13°C en verano así como a menores de 12°C en invierno [72]. De lo anterior se puede señalar que dado a las condiciones bajas de temperatura en la región sur del PSO, la limitación del nicho ecológico por parte de la TSM no existe.

- Respecto a la SSM:

  Respecto a la limitación del nicho ecológico por la SSM, los resultados (Figura **4-5**b) indicaron que la salinidad en promedio limitó el nicho en el dominio oceánico de la región centro del PSO. Según las características que presentan los datos de esta variable en el PSO (ver datos de entrada de la SSM en la Figura **3-3**b) la salinidad promedio en esta región es mayor a los 35,5 ups, sin embargo en algunas estaciones como en primavera o invierno puede llegar a alcanzar valores próximos a los 36 ups; esto estaría explicando que bajo condiciones elevadas de salinidad hay limitación en el nicho de la anchoveta. Por otro lado, otra región que evidenció limitación

según estos resultados fue la región sur del PSO, región que según la Figura **3-3**b, puede llegar a tener salinidades por debajo de los 34 ups y según lo confirma Errazuriz-Korner (1998) [72], al sur de Chile se llegan a encontrar salinidades de hasta los 33 ups (Región Los Lagos); indicando que las condiciones de salinidad por debajo de los 34 ups también generan limitaciones en el nicho de la anchoveta.

- Respecto a la CL:

  Con relación a la concentración de clorofila a superficial (CL), el nicho ecológico de la anchoveta presentó elevadas probabilidades sobre las condiciones de clorofila próximas a la costa del PSO (Figura **4-5**c) y contrastando estos resultados con las características que presenta esta variable en el PSO (Figura **3-3**c), se muestra que las condiciones con mayor clorofila está muy estrechamente restringidas hacia el dominio costero y con valores más elevados sobre la región norte del PSO. Según lo que se ha documentado respecto a esta variable para el PSO, Calienes *et al.* (1985) [73] y Sanchez (2000) [74] indican que la costa peruana presenta concentraciones promedio de CL entre 0,02 y 12 ugL^{-1}. Así mismo, Echevin *et al.* (2008) [75] manifiesta que zonas de máxima concentración de CL estan en áreas entre los 6°S y 15°S, llegando a presentar concentraciones máximas entre 5 - 10 mg/m^3 como concentraciones mínimas de 0,5 y 1,5 mg/m^3. Lo cual indicaría que el nicho ecológico de la anchoveta se restringe hacia condiciones de concentración más elevadas de CL, las cuales son presentadas en la región norte del PSO. Respecto a la región centro, Morales *et al.* (2001) [76] indica que el norte de Chile presenta concentraciones mínimas de 0,5 mg/m^3 mientras que las más altas concentraciones llegan a 3 mg/m^3; y respecto a la región sur Torres-Zambrano (1998) [77] manifiesta que en aguas Antártidas las concentraciones de CL no sobrepasan los 0,5 ugL^{-1}.

- Respecto a la OXI:

  Comparando los resultados obtenidos respecto al OXI (Figura **4-5**d) con las carac-

terísticas que presenta esta variable en el PSO (Figura **3-3**d), la profundidad de la oxiclina es somera en toda la región norte del PSO, la cual empieza a profundizarse a partir de la región centro, con profundidades mayores a 600 metros en el dominio oceánico sin embargo en el costero presenta profundidades mayores a los 200 metros; ya en el dominio oceánico de la región sur la oxiclina presenta profundidades por encima de los 800 metros y en el dominio costero ésta alcanza profundidades de 400 metros a más. Según indica Helly & Levin (2004) [78], entre los 5°S hasta los 20°S se encuentra la zona mínima de oxígeno de 0,5 ml/L muy somera con profundidades menores a los 50 metros; sin embargo Jordan & Chirinos (1965) [8] indican que la anchoveta podría llegar a penetrar zonas con escasez de oxígeno con valores menores a 0,50 ml O2/L. Todo lo anterior estaría señalando que el nicho ecológico de la anchoveta está restringido hacia condiciones con escases de oxígeno las cuales se encuentran en la zona norte del PSO, y a medida que se incrementa las concentraciones de oxígeno con la profundización de la oxiclina (desde la región centro hacia la región sur del PSO) el nicho ecológico de la anchoveta empieza a ser limitado.

Los resultados del %C (Figura **4-6**) evidenciaron que la limitación del nicho por parte de las variables ambientales analizadas (TSM, SSM, CL y OXI) no es la misma a través del tiempo para la serie Global y para las series de los stocks norte, centro y sur; ya que según la discusión anterior las características ambientales de estas cuatro variables cambian en cada región el Pacífico Sudoriental. Por otro lado, la determinación de la variable más limitante en el nicho, fue aquella que presentó el %C más bajo en cada paso de tiempo, y para los resultados en todo el PSO (Global) la variable que más limitó el nicho fue la concentración de clorofila a superficial (CL) sobre todo el periodo de estudio (1985 - 2008), esto indicó que la clorofila es la variable que presenta menos puntos en el espacio con valores dentro del nicho de la anchoveta sobre todo el PSO; seguido por

la OXI como la segunda variable más limitante, luego la SSM y finalmente la TSM. Sin embargo, haciendo las restricciones sobre la latitud se pudo obtener la variable que limita el nicho de la anchoveta para cada stock; según esto, el stock norte y centro son limitados por la clorofila debido a que en promedio sobre todo el PSO las condiciones de clorofila son pequeñas y muy restringidas a la costa mientras que sobre todo el dominio oceánico la clorofila presenta valores muy pequeños los cuales restringen el nicho ecológico de la anchoveta. Y si bien en la región sur, la clorofila también es considerada una variable limitante del nicho, la profundidad de la oxiclina constituye una variable más limitante del nicho para este stock. Según lo que se mencionó anteriormente la anchoveta presenta límites del nicho con profundidades de la oxiclina próximas a los 134 metros en promedio, y en la región sur la oxiclina presenta mayores profundidades restringiendo el nicho de la anchoveta para toda la región. La segunda variable que limitó el nicho ecológico de la anchoveta para el stock norte fue la TSM, debido a que las zonas alejadas a la costa para la región norte presentan elevadas temperaturas y el nicho de anchoveta está restringido hacia condiciones con temperaturas menores a los 23°C; la OXI y la SSM fueron las dos variables que limitaron en menor porcentaje el nicho ecológico del stock norte. Respecto al stock centro, la segunda variable que limitó el nicho fue la OXI debido a que a partir de la zona centro la oxiclina empieza a profundizarse y con esto empieza a incrementarse el oxígeno y según lo anteriormente mencionado la anchoveta tiene preferencia por condiciones con oxígeno más reducidas como las que se encuentra en la región norte; y las variables que no limitaron el nicho de la anchoveta del stock centro fueron la TSM y la SSM. De manera similar al stock centro, las variables que limitaron menos el nicho de la anchoveta para el stock sur fueron la TSM y la SSM.

Los resultados de las climatologías de los %C (Figura **4-7**) evidenciaron que la TSM muestra un efecto estacional en la limitación del nicho de la anchoveta, tanto para la serie Global, como para las series por stocks. Según esto, el stock norte presenta

una más fuerte limitación del nicho durante los primeros seis meses del año, esto se debe a que entre verano y otoño existen temperaturas más elevadas sobre la región norte del PSO, las cuales disminuyen hacia los restantes seis meses del año donde las temperaturas descienden notoriamente (Ver Climatologías de la TSM - puestas en el Anexo A). Un comportamiento de la TSM similar al de la región norte se evidencia en la región centro para este stock; sin embargo el stock sur presentará dos periodos con %C más limitantes y dos periodos con %C menos limitantes, esto se debe a que en la región sur las temperaturas para las estaciones de verano e invierno presentan condiciones o muy cálidas o muy frías lo cual genera limitación en el nicho, mientras que las estaciones de otoño y primavera las temperaturas son más óptimas para la anchoveta y con esto se genera una disminución del nicho por parte de la TSM.

Finalmente los gráficos de cajas (Figura **4-8**) corroboraron cuales son las variables limitantes para cada stock, además de señalar el grado de dispersión de los porcentajes de cobertura. Según esto la TSM y la SSM presentaron mayor dispersión de datos en comparación a la CL y OXI.

5.2 Nicho ecológico de la anchoveta (*Engraulis ringens*) por estadios de desarrollo en la costa peruana

Los datos usados en los modelos por estadios de desarrollo (Figura **4-9**) indicaron que cada estadio presentó distintas distribuciones de datos. Sin embargo, usando el modelo especie para la estimación del nicho ecológico de la anchoveta en la costa peruana, este cubrió gran parte pero no la totalidad de los nichos estimados para cada estadio

(Figura **4-10**), los cuales reflejaron diferente tolerancia frente a cada variable ambiental, siendo los nichos ecológicos para los estadios menos desarrollados los que se encontraron contenidos dentro de los nichos ecológicos de los estadios con mayor desarrollo.

Adicionalmente, los resultados de la predicción de la distribución espacial de la anchoveta (Figura **4-11**) indicaron que haciendo la predicción espacial con los modelos para cada estadio de desarrollo se puede obtener mayor información sobre la distribución de la anchoveta en comparación a lo que se obtiene con el modelo especie. Así mismo, estos resultados evidenciaron claramente que fueron los pre-reclutas los que presentaron distribuciones más restringidas a la costa mientras que los reclutas y posteriormente los adultos, presentaron una gradual distribución hacia el dominio oceánico, demostrando de esta manera que los tres estadios de desarrollo experimentaron distribuciones espaciales distintas en relación a sus preferencias ambientales. Es importante resaltar que las probabilidades observadas en los mapas de los tres estadios sobre latitudes cercanas al Ecuador las atribuímos a la cantidad de información con la que contaron los modelos para cada estadio. En este sentido, puede ser útil la inclusión de más variables ambientales, las cuales puedan ayudar a obtener mayor precisión en los mapas de la predicción de la distribución para cada estadio.

5.2.1 De las variables limitantes del nicho ecológico de la anchoveta por estadios de desarrollo en la costa peruana

Con relación a la limitación del nicho ecológico de la anchoveta para cada estadio de desarrollo por cada una de las variables ambientales se obtuvo que:

- **Respecto a la TSM:**

  Las características promedio de la TSM en la costa peruana mostrada en la Figura **3-3**a indican que en zona muy pegada a la costa se encuentran temperaturas menores a 20°C, las cuales empiezan a incrementarse hacia mar adentro alcanzando temperaturas promedio de 23°C, sin embargo el dominio oceánico del norte peruano presenta en promedio temperaturas por encima de los 25°C y el dominio oceánico de la región centro y sur peruana alcanzan temperaturas por debajo de los 23°C. Contrastando lo anterior con los resultados de la limitación del nicho ecológico de la anchoveta por la TSM (Figura **4-13**), se encuentra que los pre-reclutas tienen las mayores probabilidades de que las condiciones de la TSM conforme parte del nicho ecológico de este estadio en el dominio costero muy pegado a la costa, lo cual indicaría que los individuos menos desarrollados tienen tolerancias hacia condiciones con temperaturas menores a los 20°C; y en relación a los reclutas y adultos estos pueden tolerar temperaturas más elevadas las cuales se encuentran en todo el ancho del dominio costero y sobre el dominio oceánico de la región centro y sur. Como se mencionó líneas arriba, el dominio oceánico de la región norte presenta temperaturas en promedio por encima de los 25°C, lo cual genera una limitación en el nicho ecológico de ambos estadios. Respecto al efecto de la temperatura en peces, Mohan *et al.* (2014) [79] manifiesta que los peces poseen tolerancia sobre cierta temperatura dentro del hábitat, la misma que afecta directamente a cada una de las etapas de vida, y según Currie & Schulte (2014) [80], las temperaturas óptimas y por tanto el comportamiento sobre las temperaturas seleccionadas pueden variar entre las etapas de vida de los peces, habiendo evidencias de la presencia de gradientes térmicos entre juveniles y adultos. Esto corroboraría los resultados obtenidos, los cuales sostienen que los pre-reclutas tienen tolerancia por las temperaturas más bajas mientras que los reclutas y posterior-

mente los adultos, tienen tolerancia por temperaturas más elevadas, adquiriendo nichos más extensos en relación a la TSM. Es importante resaltar que el límite inferior del nicho ecológico para el estadio pre-recluta fue menor a los calculados para los estadio reclutas y adultos, esto evidencia una notoria tolerancia por aguas más frías para los individuos menos desarrollados.

- **Respecto a la SSM:**

  En relación a la SSM, contrastando los resultados obtenidos (Figura **4-13**) con las caracteríscas de la SSM en la costa peruana (Figura **3-3**b), se señala que en promedio sobre todo el dominio costero peruano la salinidad es próxima a 35 ups, sin embargo hacia el dominio oceánico de la región centro sur peruana la salinidad sobrepasa los 35,5 ups, lo cual genera la limitación en el nicho ecológico de los tres stocks, siendo los pre-reclutas los cuales presentan su nicho restringido hacia condiciones de salinidad próximas a los 35 ups, sin embargo los reclutas y posteriormente los adultos presentan una ampliación del nicho hacia el dominio oceánico de la región norte, zona con salinidades promedio próximas a los 35,5, indicando de esta manera que estos dos estadios pueden tolerar condiciones con salinidades más bajas. En relación a la salinidad, Hernández-Rubio & Figueroa-Lucero (2013) [81] afirma que la salinidad es un factor extrínseco que afecta el desarrollo de los peces y para aquellas especies que viven en aguas con fluctuaciones de salinidad, o que se mueven entre las masas de agua con diferentes salinidades, la salinidad actúa como un factor que influye en la regulación iónica y osmótica; en adición, también afirma que en especies eurohalinas, las tolerancias de salinidad pueden cambiar con el estado fisiológico y de desarrollo del pez. Esto permite comprender que es posible encontrar tolerancias de salinidad distintas frente a cada estado de desarrollo.

- **Respecto a la CL:**

  Respecto a los resultados obtenidos para la CL, se conoce que la costa peruana posee valores más elevados de clorofila los cuales empiezan a descender hacia el dominio oceánico (Ver Figura **3-3**c). Esto indicaría que de manera general los tres estadios de desarrollo poseen un nicho ecológico restringido hacia los lugares con mayor disponibilidad clorofila; y de manera especial serían los reclutas y posteriormente los adultos, aquellos estadios que pueden tolerar condiciones con mayor escases de clorofila. Mohan *et al.* (2014) [79] menciona que la clorofila - a es el pigmento del cloroplasto común en el fitoplancton, siendo un indicador de la abundancia de fitoplancton en el agua y con esto de la disponibilidad de alimento para los peces como la anchoveta; respecto a esto los resultados estarían indicando los reclutas y los adultos pueden tolerar vivir en condiciones con mayor escases de alimento en comparación a los pre-reclutas.

- **Respecto a la OXI:**

  Respecto a los resultados obtenidos para la OXI se conoce que en la costa peruana la oxiclina es muy somera, la cual empieza a profundizarse gradualmente hacia el dominio oceánico así como hacia la región sur del PSO (Ver Figura **3-3**d). Conociendo que la disponibilidad de oxígeno es baja cuando la oxiclina es somera, tal como se muestra en la costa peruana, se demostraría que los pre-reclutas tienen tolerancias hacia condiciones de oxígeno pequeñas; por el contrario, los resultados de los reclutas manifiestan una ampliación del nicho hacia zonas más alejadas de la costa así como en el dominio oceánico de la región norte, zona donde la oxiclina es más profunda y con ello hay mayor disponibilidad de oxígeno; finalmente los adultos presentaron un nicho ampliado hacia zonas aún más alejadas a la costa además de presentar altas probabilidades sobre el dominio oceánico de la región norte peruana. Esto es un gran indicio que los estadios con mayor desarrollo, como

los adultos y reclutas, presentan tolerancia por condiciones donde la oxiclina es más profunda y con ello por condiciones con mayor disponibilidad de oxígeno.

Los resultados del %C (Figura **4-14**) mostraron que en promedio los pre-reclutas presentaron los porcentajes de cobertura más bajos en comparación a los otros dos estadios para las 4 variables ambientales; además estos resultados también evidenciaron que la TSM fue la variable más limitante para el nicho ecológico de los pre-reclutas ya que como se explicó anteriormente los individuos de este estadio tienen tolerancia por temperaturas menores a 18°C, las cuales se presentan en una región muy estrechamente restringida a la costa del Perú, mientras que los reclutas y adultos al poder tolerar rangos de nicho con amplitud más grande (TSM en el orden de 25°C) la TSM deja de limitar el nicho de ambos estadios debido a que sobre todo el dominio costero peruano y el dominio oceánico de la región centro sur, se encuentran temperaturas óptimas para que la anchoveta se distribuya. La segunda variable que limitó el nicho ecológico de los pre-reclutas fue la OXI debido a que este estadio tiene preferencia por condiciones donde la OXI es somera y estas condiciones se encuentran exlcusivamente en la región muy cercana a la costa peruana, siendo la OXI una variable muy limitante para este estadio. La tercera variable que limitó el nicho de los PR fue la CL, debido a que las condiciones mínimas de CL requeridas por el nicho de este estadio se restringen a una región muy costera. Finalmente la SSM es la variable que presentó la menor limitación en el nicho de los pre-reclutas con un %C de 36.50 % debido a que este estadio tiene tolerancia por condiciones de SSM no tan elevadas en comparación a los otros dos estadios, y dichas condiciones se presenta en la dominio costero peruano.

Respecto a las variables limitantes para los reclutas y adultos, la CL fue la variable mas limitante para ambos nichos, esto fue atribuido a que las condiciones mínimas del nicho ecológico de ambos estadios con respecto a la CL (0,45 mg/m^3 para reclutas

y 0,35 mg/m^3 para adultos) se encuentra en una región muy restringida a la costa y genera una fuerte limitación para ambos estadios. La segunda variable más limitante para los reclutas y adultos fue la OXI; sin embargo esta limitación fue mayor para los reclutas (%C de 18,45) que para los adultos (40,87 %) debido a que los individuos menos desarrollados (como los reclutas) tienen preferencia hacia condiciones donde la oxiclina es más somera, lo cual se encuentra más restringido hacia el dominio costero peruano, sin embargo a medida que se alejan de la costa peruana la oxiclina empieza a profundizarse en todo el litoral peruano así como en el dominio oceánico de la región norte, y con esto las disponibilidades de oxígeno incrementan, generando condiciones que forman parte del nicho ecológico de los adultos. Finalmente, las dos variables que limitaron menos el nicho de los reclutas y adultos fueron la TSM y la SSM, esto se debió a que los rangos de los nichos de ambas variables se encuentran distribuidos sobre grandes regiones pertenecientes al océano peruano, generando de esta manera una limitación menor para ambos estadios de desarrollo.

Según los resultados de las climatologías de los %C (Ver Figura **4-15**), la TSM y la SSM presentaron un efecto estacional en las limitaciones de los nichos ecológicos de los tres estadios de desarrollo. Con relación a los pre-reclutas se evidencia notoriamente que sobre los seis primeros meses (verano y otoño) la TSM limita el nicho de este estadio y en los siguientes seis meses la limitación disminuye generando %C más elevados; esto se debe a que los pre-reclutas tienen una preferencia por aguas más frías (menores a los 18°C) y entre en verano y otoño las temperaturas son mas elevadas, lo cual genera una limitación en el nicho de este estadio ; posteriormente, la disminución de las temperaturas en los restantes seis meses genera que existan condiciones más óptimas para este estadio en relación a su nicho. Con relación a la SSM, la limitación del nicho para los tres estadios fue similar, con los %C en promedio más bajos hacias los primeros seis meses del año; estos meses concuerdan con las estaciones de verano y otoño, donde la SSM es

más baja generando condiciones que están fuera del nicho ecológico de dichos estadios, ya en los siguientes meses la salinidad incrementa y con esto el %C también, lo cual indicó que la limitación de la salinidad disminuyó. Finalmente, las climatologías de la TSM para los reclutas y adultos indicaron que en el verano el %C es menor, concidiendo este periodo con los meses donde las TSM es más alta, limitando de esta manera el nicho de ambos estadios hacia los meses de verano, posteriormente las condiciones de invierno y primavera generaron %C próximos a los 100 %, lo cual indico que en estos meses el nicho ecológico de ambos estadios deja de ser limitado por la TSM.

Finalmente los gráficos de cajas (Ver Figura **4-16**) corroboron cuales son las variables limitantes para cada estadio de desarrollo, además demuestran que los grados de limitación en el nicho ecológico de cada estadio va incrementándose desde los menos desarrollados (pre-reclutas), pasando por los reclutas y finalmente los más desarrollados (adultos).

6 Conclusiones

- Los modelos de nicho ecológico utilizando datos para cada stock por separado no lograron una representación adecuada del nicho ecológico de la anchoveta, siendo el modelo con la información global de la especie la que brindó resultados más óptimos. De lo anterior se concluye que en la estimación del nicho ecológico de la anchoveta, los tres stock poseen el mismo nicho ecológico, aceptando de esta manera la primera hipótesis del estudio.

- Los modelos de nicho ecológico por estadios de desarrollo mostraron que cada estadio tiene distintas tolerancias a las variables ambientales consideradas, esto permitió aceptar la segunda hipótesis del estudio, la cual sosteniene que el nicho ecológico de la anchoveta peruana cambia conforme a sus estadios de desarrollo.

- La estimación del nicho ecológico para cada estadio de desarrollo (pre-reclutas, reclutas y adultos) reveló que los individuos con menor desarrollo poseen nichos que están contenidos dentro de los nichos de individuos con mayor desarrollo. Esto permitió aceptar la tercera hipótesis del estudio.

- El análisis por stocks en el Pacífico Sudoriental (PSO) determinó que la concentración de clorofila a superficial y la profundidad de la oxiclina fueron los dos factores más limitantes del nicho ecológico de la anchoveta en el PSO. Sin embargo, con

relación al stock norte fue la concentración de clorofila seguido por la temperatura superficial del mar los factores más limitantes en el nicho de este stock; con relación al stock centro, fue la concentración de clorofila seguido por la profundidad de la oxiclina los factores más limitantes; y finalmente para el stock sur, fue la profundidad de la oxiclina seguido por la concentración de clorofila los factores más limitantes del nicho de este stock.

- El análisis por estadios de desarrollo en la costa peruana determinó que la temperatura superficial del mar y la profundidad de la oxiclina fueron los factores más limitantes del nicho ecológico de los pre-reclutas; mientras que la concentración de clorofila a superficial y la profundidad de la oxiclina fueron los factores que más limitaron el nicho ecológico de los reclutas así como de los adultos.

- Se encontraron diferencias en la distribución de la anchoveta peruana para cada estadio de desarrollo, siendo los pre - reclutas aquellos que tuvieron una distribución más costera mientras que los reclutas y posteriormente los adultos, presentaron una distribución más oceánica.

7 Perspectivas

- Establecer un vínculo institucional con personal encargado del estudio y evaluación poblacional de la anchoveta en Chile. Esto permitiría obtener mayor información del recurso que se distribuye en dicha región y con esto poder realizar nuevas simulaciones de la distribución espacial de anchoveta, mejorando los resultados obtenidos en el presente estudio.

- Realizar estudios separados para cada estadio de desarrollo, lo cual permita comprender mejor las relaciones ecológicas encontrados en los resultados del nicho ecológico.

- Realizar simulaciones con modelos de nicho ecológico que incluyan más variables ambientales, las cuales puedan mejorar los mapas de distribución espacial de la anchoveta tanto para el análisis por stocks así como para el análisis por estadios de desarrollo.

- Utilizar salidas de modelos de cambio climático las cuales puedan brindar una aproximación general de como se afectará la anchoveta ante posibles escenarios futuros.

Bibliografía

[1] Giannoulaki M, Schismenou E, Pyrounaki MM, Tsagarakis K. Habitat Characterization and Migrations. In: Ganias K, editor. Biology and Ecology of Sardines and Anchovies. CRC Press; 2014. p. 190–241.

[2] Smith L, Smith T. Capítulo 2: Los organismos y su ambiente, y Capítulo 15: Competencia interespecífica. In: Ecología. 8th ed. Pearson Educación; 2001. p. 12–21 y 202–216.

[3] Martínez-Meyer E, Sánchez-Cordero V. Capítulo 9: Uso de datos de colecciones mastozoológicas. In: Lorenzo C, Espinoza E, Briones M, Cervantes F, editors. Colecciones Mastozoológicas de México; 2006. p. 177–186.

[4] Food and Agriculture Organization of the United Nations. Fisheries and Aquaculture Department; 2016. Accessed: 2015-12-23. http://www.fao.org/fishery/en.

[5] Oliveros-Ramos R, Peña C. Modeling and analysis of the recruitment of Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) between 1961 and 2009. Ciencias Marinas. 2011;37(4B):659–674.

[6] Guisan A, Zimmermann N. Predictive habitat distribution models in ecology. Ecological Modelling. 2000;135:147–186.

[7] Odum E. Capítulo 7: Poblaciones en las comunidades. In: Fundamentos de Ecología. 1st ed. Interamericana; 1986. p. 264–317.

[8] Jordán R, Chirinos de Vildoso A. La anchoveta (*Engraulis ringens*): Conocimiento actual sobre su biología, ecología y pesquería. Inf Inst Mar Perú. 1965;(6):1–51.

[9] Whitehead P, Nelson G, Wongratana F. FAO Species Catalogue: Vol. 7: Clupeoid Fishes of the World (suborder Clupeoidei): an Annotated and Illustrated Catalogue of the Herrings, Sardines, Pilchards, Sprats, Shads, Anchovies and Wolf-herrings: Part 2: Enggraulidae. FAO; 1988.

[10] Food and Agriculture Organization of the United Nations. Species Fact Sheets: *Engraulis anchoita* (Hubbs & Marini, 1935); 2016. Accessed: 2015-12-23. http://www.fao.org/fishery/species/2916/en.

[11] GEF, ONUDI, IMARPE, IFOP. Manejo Integrado del Gran Ecosistema Marino de la Corriente de Humboldt: Modulo II - Recursos y Pesquerías [Informe de Avance]; 2002. http://humboldt.iwlearn.org/es/informacion-y-publicacion/GEFMODULOIIRecursosypesqueriasVol1.pdf.

[12] Buitrón B, Perea A, Pellegrino A. Estado reproductivo de la anchoveta peruana *Engraulis ringens* durante los veranos 1996 y 1997. Inf Inst Mar Perú. 1997;(127):72–81.

[13] Espinoza P, Bertrand A. Revisiting Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) trophodynamics provides a new vision of the Humboldt Current system. Progress in Oceanography. 2008 October;79(2-4):215–227. Available from: `http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.022`.

[14] IMARPE. Anchoveta; 2016. Accessed: 2015-12-23. http://www.imarpe.pe/imarpe/.

[15] Froese R, Pauly D. FishBase; 2015. Accessed: 2015-12-23. www.fishbase.org.

[16] Pauly D, Tsukayama I. On the implementation of management-oriented fishery research: the case of the Peruvian anchoveta. The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change. 1987;p. 1–13.

[17] IMARPE. Principales Pesquerías en la Costa Peruana. IMARPE; 1996.

[18] Cahuin S, Cubillos L, Escribano R. Synchronous patterns of fluctuations in two stocks of anchovy *Engraulis ringens* Jenyns, 1842 in the Humboldt Current System. Journal of Applied Ichthyology. 2015;31(1):45–50.

[19] Santander H, Sandoval de Castillo O. El desove de la anchoveta *Engraulis ringens J.* en los periodos reproductivos de 1961 a 1968. Ser Informe Esp Inst Mar Perú. 1969;(40).

[20] Santander H, Flores R. Los desoves y distribucion larval de cuatro especies pelagicas y sus relaciones con las variaciones del ambiente marino frente al Peru. FAO Fisheries Report. 1983;291(3):835–867.

[21] IFOP, IMARPE, ONUDI. Manejo Integrado del Gran Ecosistema Marino de la Corriente de Humboldt: Modulo II - Recursos y Pesquerías; 2002.

[22] Food and Agriculture Organization of the United Nations. Species Fact Sheets: *Engraulis ringens* (Jenyns, 1842); 2016. Accessed: 2015-12-23. http://www.fao.org/fishery/species/2917/en.

[23] Ñiquen M, Oliveros-Ramos R, Peña C. Anchovy fishery; 2015.

[24] Serra R, Akester M, Bouchón M, Gutierrez M. Sustainability of the Humboldt Current Large Marine Ecosystem. Frontline observations on climate change and

sustainability of large marine ecosystems United Nations Development Programme, New York. 2012;p. 112–134.

[25] Thiel M, Macaya EC, Acuna E, Arntz WE, Bastias H, Brokordt K, et al. The Humboldt Current System of northern and central Chile: oceanographic processes, ecological interactions and socioeconomic feedback. Oceanography and Marine Biology. 2007;45:195–344.

[26] Tomczak M, Godfrey JS. Regional oceanography: an introduction. Elsevier; 2013.

[27] Elith J, Leathwick JR. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2009;40(1):677–697.

[28] Elith J, Graham C, Anderson R, Dudík M, Ferrier S, Guisan A, et al. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. Ecography. 2006;29(2):129–151.

[29] Latimer AM, Wu S, Gelfand AE, Silander Jr JA. Building statistical models to analyze species distributions. Ecological applications. 2006;16(1):33–50.

[30] Kearney M, Porter W. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. Ecology Letters. 2009;12(4):1–17. Available from: `http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01277.x`.

[31] Guisan A, Thuiller W. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. Ecology Letters. 2005;8(9):993–1009. Available from: `http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x`.

[32] Hutchinson GE. Concluding remarks. In: Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology. vol. 22. Cold Spring Harbor Laboratory Press; 1957. p. 415–427.

[33] Kearney M. Habitat, environment and niche: what are we modelling? Oikos. 2006;115(1):186–191.

[34] Austin M. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. Ecological modelling. 2002;157(2):101–118.

[35] Lehmann A, Overton JM, Austin M. Regression models for spatial prediction: their role for biodiversity and conservation. Biodiversity and Conservation. 2002 July;11(12):2085–2092.

[36] Clark M. Generalized additive models: getting started with additive models in R; 2013. http://www.frantz.fi/software/g3data.php.

[37] Yee TW, Mitchell ND. Generalized additive models in plant ecology. Journal of vegetation science. 1991;p. 587–602.

[38] Gutiérrez M, Ramirez A, Bertrand S, Móron O, Bertrand A. Ecological niches and areas of overlap of the squat lobster munida (*Pleuroncodes monodon*) and anchoveta (*Engraulis ringens*) off Peru. Progress in Oceanography. 2008 October;79:256–263. Available from: `http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.019`.

[39] Oliveros-Ramos R. End to end modeling for an ecosystem approach to fisheries in the Humboldt Current Ecosistem. Universidad de Montpellier 2. Francia; 2014.

[40] Bouchon M, Ñiquen M, Arias-Schreiber M, Bello R. Manual de operaciones del proyecto Bitácoras de Pesca [Informe progresivo]. Inf Prog Inst Mar Perú. 1998 Enero;(74):3–34.

[41] Clipesca. Sistema de pronósticos de pesquerías pelágicas chilenas frente a diversos escenarios del cambio climático; 2014. Accessed: 2015-01-10. `http://clipesca.cl/`.

[42] Instituto de Fomento Pesquero. Evaluación hidroacústica del reclutamiento de anchoveta y sardina común entre la V y X Regiones, año 2012. Fondo de Investigación Pesquera; 2012. N° 2011-07.

[43] Instituto de Fomento Pesquero. Evaluación hidroacústica de Jurel en la I-II regiones, año 2008. Fondo de Investigación Pesquera; 2009. N° 2008-07.

[44] Instituto de Fomento Pesquero. Evaluación hidroacústica de jurel en la I y II Regiones, año 2007. Fondo de Investigación Pesquera; 2008. N° 2007-09.

[45] Instituto de Fomento Pesquero. Monitoreo de las condiciones bio-oceanográficas entre la I y IV Regiones, año 2007. Fondo de Investigación Pesquera; 2008. N° 2007-11.

[46] Instituto de Fomento Pesquero. Monitoreo de las condiciones bio-oceanográficas entre la I y IV Regiones, año 2005. Fondo de Investigación Pesquera; 2007. N° 2005-10.

[47] Instituto de Fomento Pesquero. Monitoreo de las condiciones bio-oceanográficas entre la I y IV Regiones, año 2006. Fondo de Investigación Pesquera; 2007. N° 2006-01.

[48] Instituto de Fomento Pesquero. Monitoreo de las condiciones biooceanográficas en la I y II Regiones, año 2003. Fondo de Investigación Pesquera; 2005. N° 2003-01.

[49] Instituto de Fomento Pesquero. Monitoreo de las condiciones bio-oceanográficas entre la I y IV Regiones, año 2004. Fondo de Investigación Pesquera; 2005. N° 2004-01.

[50] Instituto de Fomento Pesquero. Monitoreo de las condiciones bio-oceanográficas en la I y II Regiones, año 2002. Fondo de Investigación Pesquera; 2004. N° 2002-01.

[51] Instituto de Fomento Pesquero. Monitoreo de las condiciones bio-oceanográficas en la I y II Regiones, año 2001. Fondo de Investigación Pesquera; 2002. N° 2001-01.

[52] Subsecretaría de Pesca y Acuicultura. Cuota global anual de captura, para las unidades de pesquería de anchoveta y sardina española regiones XV, I y II, año 2013. Valparaíso, Chile; 2012. N° 198-12.

[53] Subsecretaría de Pesca. Cuota global anual de captura, para las unidades de pesquería de anchoveta y sardina española regiones XV, I y II , año 2012. Valparaíso, Chile; 2011. N° 108-11.

[54] Yáñez E, Catasti V, Barbieri MA, Böhm G. Relaciones entre la distribución de recursos pelágicos pequeños y la temperatura superficial del mar registrada con satélites NOAA en la zona central de Chile. Investigaciones marinas. 1996;24:107–122.

[55] Demarcq H, Duforêt-Gaurier L. Biological Response Associated With a Coastal Upwelling Event. In: Morales J, Stuart V, Platt T, Sathyendranath S, editors. Handbook of Satellite Remote Sensing Image Interpretation: Applications for Marine Living Resources Conservation and Management. Dartmouth, Canada: EU PRESPO Project and IOCCG (International Ocean-Colour Coordinating Group); 2011. p. 217–228.

[56] Behrenfeld MJ, Falkowski PG. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. Limnology and oceanography. 1997;42(1):1–20.

[57] Quispe D, Calienes R, Tam J, Graco M, Ledesma J, Flores G, et al. Análisis comparativo entre clorofila-a satelital e *in situ* en el ecosistema de afloramiento peruano, entre 1998-2007. Ecología Aplicada. 2010;9(2):151–159.

[58] García H, Locarnini R, Boyer T, Antonov J, Baranova O, Zweng M, et al. WORLD OCEAN ATLAS 2009, Volume 3: Dissolved Oxygen, Apparent Oxygen Utilization, and Oxygen Saturation. NOAA Atlas NESDIS 70. 2010 Marzo;p. 344. Available from: `ftp://ftp.nodc.noaa.gov/pub/WOA09/DOC/woa09_vol3_text.pdf`.

[59] Kondrashov D, Ghil M. Spatio-temporal filling of missing points in geophysical data sets. Nonlin Processes Geophys. 2006;13:151–159. Available from: `http://www.nonlin-processes-geophys.net/13/151/2006/npg-13-151-2006.pdf`.

[60] NOAA's Pacific Marine Environmental Laboratory; 2013. Fecha de consulta: 10-04-2015. `http://ferret.pmel.noaa.gov/Ferret/`.

[61] Aumont O, Bopp L. Globalizing results from ocean in situ iron fertilization studies. Global Biogeochemical Cycles. 2006;20(2).

[62] Romero C, Espinoza-Morriberon D, Oliveros-Ramos R, Tam J. Validación del modelo acoplado ROMS-PISCES en el Pacifico Sudoriental. Parte I: Condiciones físicas; En preparación. Manuscrito no publicado.

[63] Espinoza-Morriberon D, Echevin V, Romero C, Ledesma J, Oliveros-Ramos R, Tam J. Validación del modelo acoplado ROMS-PISCES en el Pacifico Sudoriental.Parte II: Condiciones biogeoquimicas; En preparación. Manuscrito no publicado.

[64] Czeschel R, Stramma L, Schwarzkopf FU, Giese BS, Funk A, Karstensen J. Mid-depth circulation of the eastern tropical South Pacific and its link to the oxygen minimum zone. Journal of Geophysical Research. 2011;116(C1). Available from: `http://dx.doi.org/10.1029/2010JC006565`.

[65] Penven P, Marchesiello P, Debreu L, Lefevre J. Software tools for pre-and post-processing of oceanic regional simulations. Environmental Modelling and Software.

2008;23(5):660–662.

[66] Wood S. Package 'mgcv'. R package version. 2015;p. 1–255. Available from: `https://cran.r-project.org/web/packages/mgcv/mgcv.pdf`.

[67] Allouche O, Tsoar A, Kadmon R. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). Journal of applied ecology. 2006;43(6):1223–1232.

[68] Freeman EA, Moisen G. PresenceAbsence: An R Package for Presence Absence Analysis. Journal of Statistical Software. 2008;23(11):1–31. Eafreeman@fs.fed.us. Available from: `http://www.jstatsoft.org/v23/i11`.

[69] Liu C, White M, Newell G. Measuring the accuracy of species distribution models: a review. In: Proceedings 18th World IMACs/MODSIM Congress. Cairns, Australia. Australia: Citeseer; 2009. p. 4241–4247.

[70] Strub PT, Mesías JM, Montecino V, Rutllant J, Salinas S. Coastal ocean circulation off western South America. In: Robinson AR, Brink KH, editors. The sea. vol. 11. John Wiley & Sons Inc.; 1998. p. 273–313.

[71] IFOP, IMARPE, ONUDI. Manejo Integrado del Gran Ecosistema Marino de la Corriente de Humboldt: Modulo I - Producción y Variabilidad Ambiental; 2002.

[72] Errazuriz-Korner AM. Manual de Geografia de Chile. Bello A, editor. Santiago de Chile; 1998.

[73] Calienes R, Guillén O, Lostaunau N. Variabilidad espacio-temporal de clorofila, producción primaria y nutrientes frente a la costa peruana. Bol Inst Mar Perú. 1985;10(1):44.

[74] Sánchez S. Variación estacional e interanual de la biomasa fitoplanctónica y concentraciones de clorofila a, frente a la costa peruana durante 1976-2000. Bol Inst Mar Perú. 2000 Diciembre;19(1-2):29–43.

[75] Echevin V, Aumont O, Ledesma J, Flores G. The seasonal cycle of surface chlorophyll in the Peruvian upwelling system: A modelling study. Progress in Oceanography. 2008 October;79(2-4):167–176. Available from: `http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.026`.

[76] Morales CE, Blanco JL, Braun M, Silva N. Chlorophyll-a distribution and mesoscale physical processes in upwelling and adjacent oceanic zones off northern Chile (summer-autumn 1994). J Mar Biol Ass UK. 2001;81(02):193–206.

[77] Torres-Zambrano G. Distribución de clorofila a y feopigmentos en el estrecho Bransfield, bahía Chile y paso Drake durante el verano de 1998 (Antártica). Acta Antártica Ecuatoriana. 1998;4(1):65–75.

[78] Helly JJ, Levin LA. Global distribution of naturally occurring marine hypoxia on continental margins. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers. 2004 September;51(9):1159–1168. Available from: `http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr.2004.03.009`.

[79] Mohan CO, Meenakumari B, Mishra AK, Mitra D, Srinivasa Gopal TK. Chapter 3: Satellite imaging for assessing the annual variation of fish catch in east and west coast of India. In: Hamrang A, editor. Materials Science and Engineering. vol. Volume I: Physical Process, Methods, and Models. Apple Academic Press,CRC Press; 2014. p. 137–160. Available from: `http://gen.lib.rus.ec/book/index.php?md5=4745b756592fc304ff94a65ebeea0243`.

[80] Currie S, Schulte P. Thermal Stress. In: Evans DH, Claiborne JB, Currie S, edi-

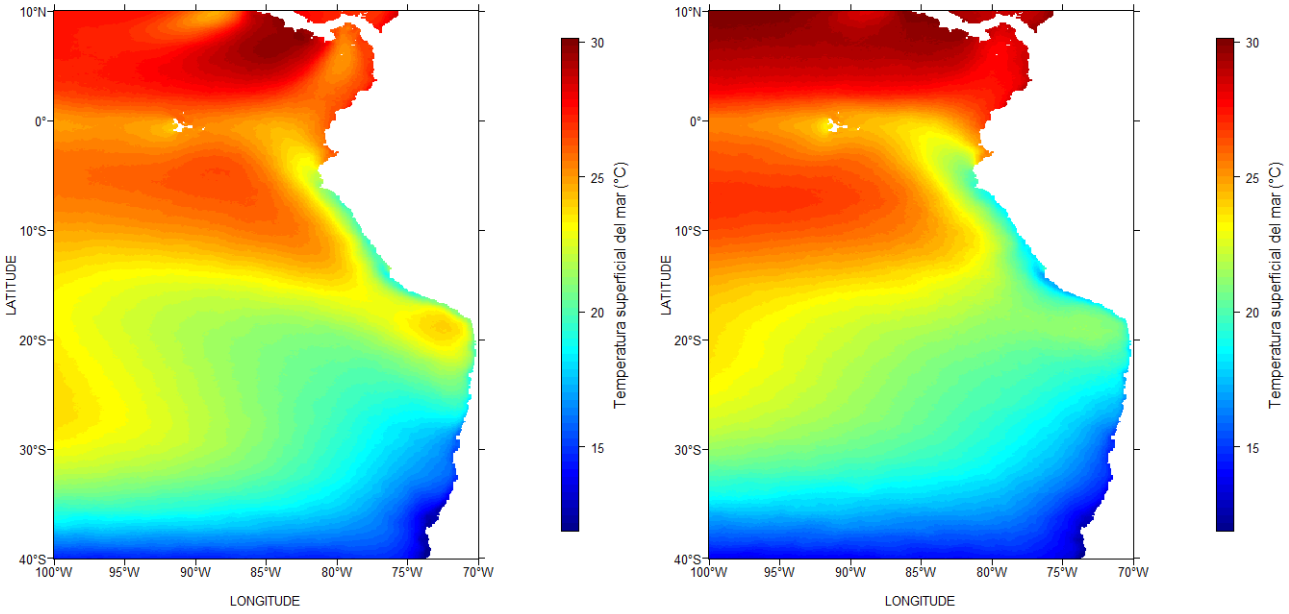
tors. The Physiology of Fishes. 4th ed. CRC marine biology series. CRC Press; 2014. p. 257–287. Available from: `http://gen.lib.rus.ec/book/index.php?md5=2c35907b034bacc471ec6e87be666e44`.

[81] Hernández-Rubio MC, Figueroa-Lucero G. Effects of temperature and salinity during the embryonic period of *Chirostoma humboldtianum* and *Chirostoma riojai* (Atherinopsidae) until hatching. Hidrobiológica. 2013;23(3):365–373.

A Anexo: Climatologías estacionales para las variables ambientales de TSM, SSM, CL y OXI

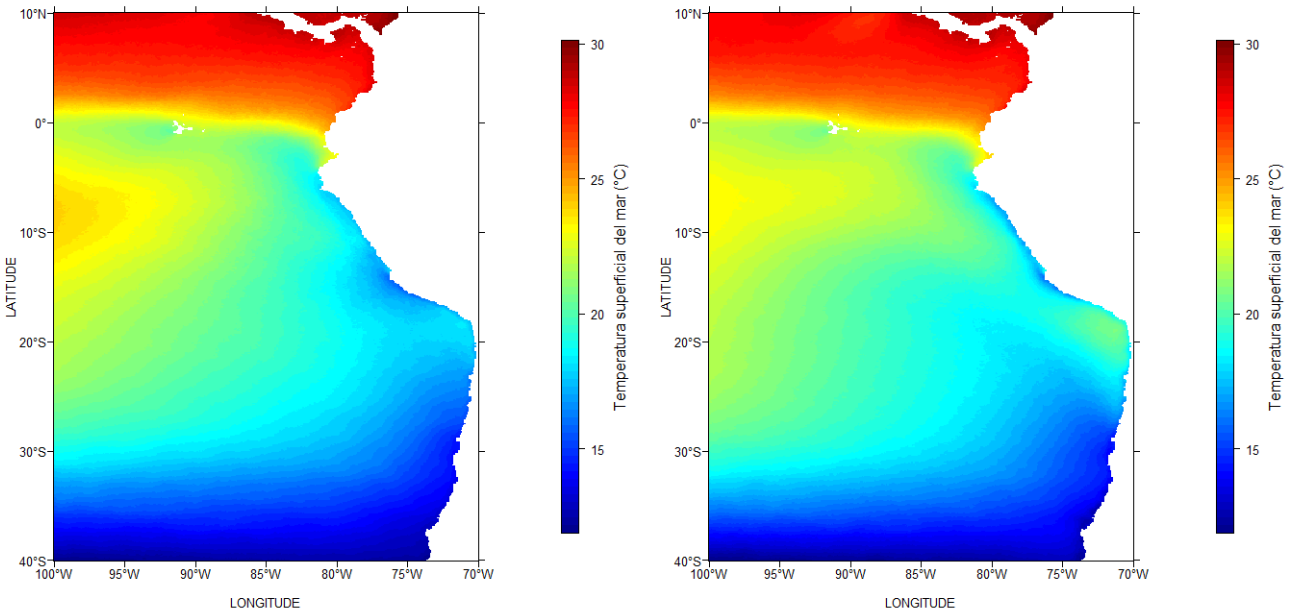
A continuación se presentan las climatologías estacionales para las cuatro variables ambientales utilizadas en el presente estudio: i) la temperatura superficial del mar (TSM) en °C, la salinidad superficial del mar (SSM) en ups, la concentración de clorofila a superficial (CL) en mg/m^3, y la profundidad de la oxiclina de 1 mlL^{-1} (OXI) en metros.

El periodo de tiempo sobre el cual se realizaron las climatologías para cada variable ambiental fue de 1985 - 2008 y el espacio geográfico cubierto fue el Pacífico Sudoriental.



(a) Verano

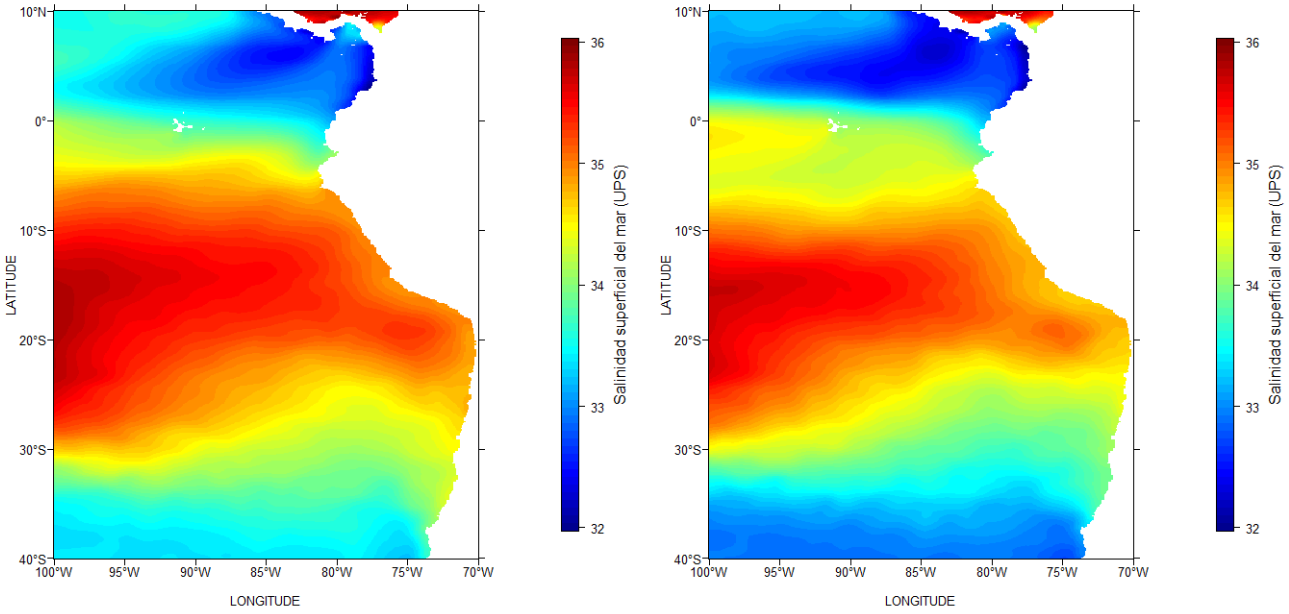
(b) Otoño



(c) Invierno

(d) Primavera

Figura **A-1**.: Climatologías estacionales sobre el Pacífico Sudoriental (PSO) para la temperatura superficial del mar (TSM) en el periodo de tiempo 1985-2008.



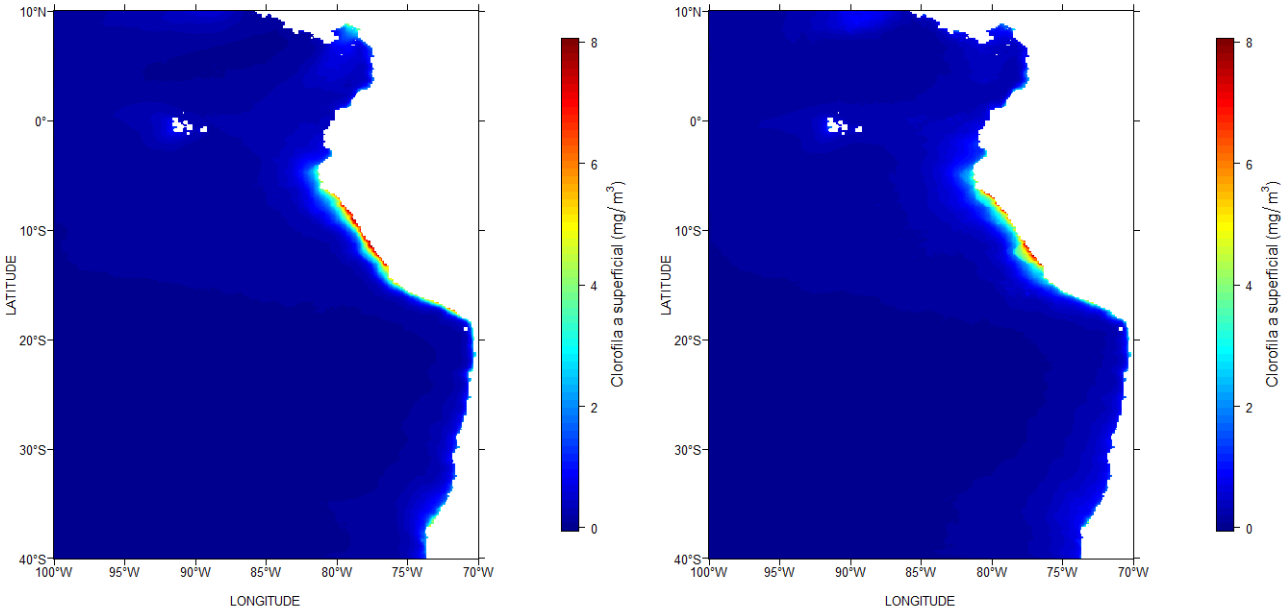
(a) Verano

(b) Otoño

(c) Invierno

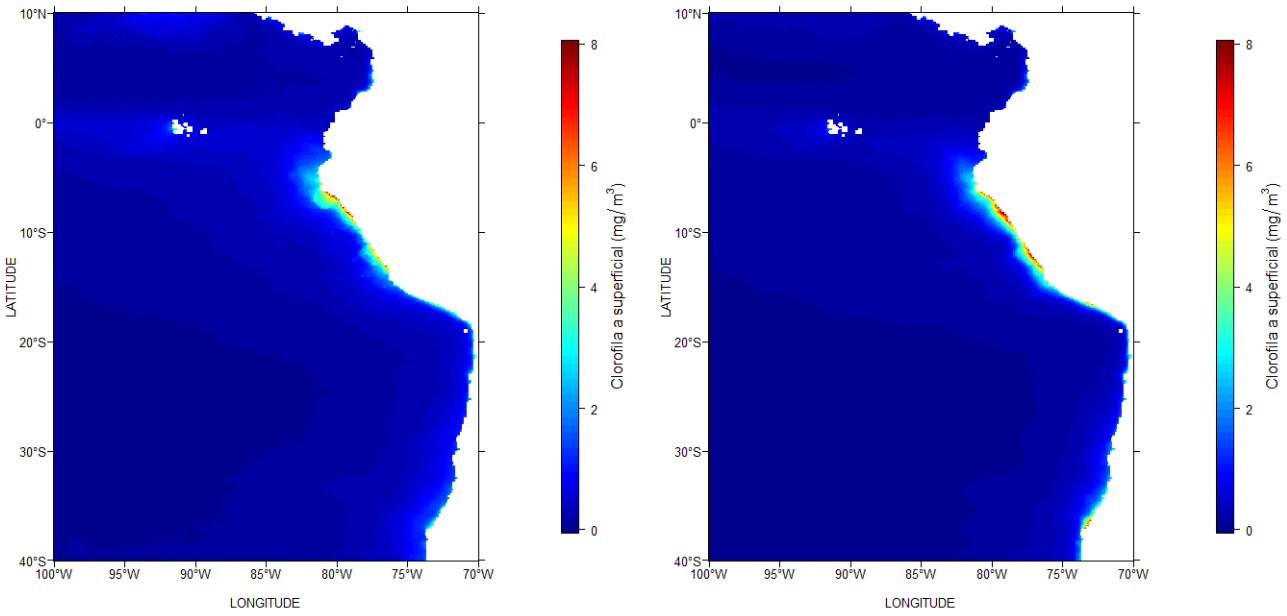
(d) Primavera

Figura **A-2**.: Climatologías estacionales sobre el Pacífico Sudoriental (PSO) para la salinidad superficial del mar (SSM) en el periodo de tiempo 1985-2008.



(a) Verano

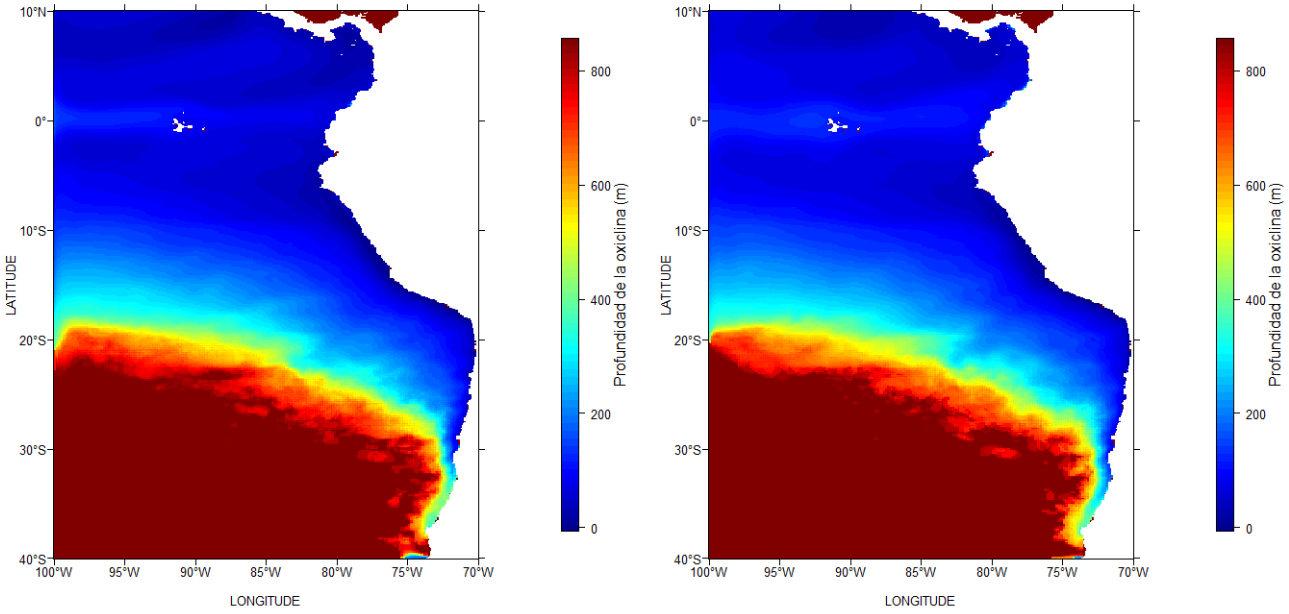
(b) Otoño



(c) Invierno

(d) Primavera

Figura **A-3**.: Climatologías estacionales sobre el Pacífico Sudoriental (PSO) para la concentración de clorofila a superficial (CL) en el periodo de tiempo 1985-2008.



(a) Verano

(b) Otoño

(c) Invierno

(d) Primavera

Figura **A-4**.: Climatologías estacionales sobre el Pacífico Sudoriental (PSO) para la profundidad de la oxiclina (OXI) en el periodo de tiempo 1985-2008.

B Anexo: Descripción del nicho ecológico de la anchoveta por stock

B.1 Interacción: temperatura superficial del mar (TSM) y salinidad superficial del mar (SSM)

Las Figuras **B-1** y **B-2** muestran los resultados obtenidos con los modelos enfocados en analizar el nicho ecológico de la anchoveta con interacción de dos variables ambientales, la temperatura superficial del mar (TSM) y la salinidad superficial del mar (SSM) (Ver detalles de los modelos en la Tabla **3-2**). El modelo globalA_0 analizó la interacción de la temperatura superficial del mar (TSM) con relación a la salinidad superficial del mar (SSM) sin incluir el efecto del stock; mientras que los modelos globalB_0 y globalC_0 incluyeron el efecto del stock, el primer modelo incluyó al stock como una variable explicativa adicional mientras que el segundo modelo (globalC_0) como una variable categórica sobre la cual realizaron suavizamientos de tipo spline para cada nivel de esta variable categórica. Por otro lado, los modelos norte_0, centro_0 y sur_0 calcularon

el nicho ecológico para el stock norte, centro y sur respectivamente.

Los resultados de estos seis modelos son mostrados en el panel izquierdo de la Figura **B-1**, el cual muestra las probabilidades de los nichos (de 0 a 1) acompañado de una escala horizontal de colores; mientras que en el panel derecho se muestran los límites de los nichos restringidos a las probabilidades mayores e iguales a 0,5 (Revisar la Tabla **B-1** para ver los límites de nichos). Estos resultados señalaron que el límite superior del nicho con relación a la SSM fue muy próximo para los modelos globalA_0 (35,31 ups), globalB_0 (35,26 ups) y globalC_0 (35,19 ups); mientras que el límite inferior del nicho del modelo globalA_0 fue de 34,01 ups, de 33,79 ups para el modelo globalB_0 y 34,28 ups para el modelo globalC_0. Por otro lado, el nicho ecológico con respecto a la temperatura superficial del mar presentó límites superiores con valores cercanos a los 23 °C para los tres modelos (22,90 °C para el globalA_0, 23,00 para el globalB_0 y 23,02 para el globalC_0); mientras que en relación a los límites inferiores para la TSM, el globalA_0 alcanzó el menor valor (9,69 °C), seguido por el globalB_0 (10,63 °C) y finalmente el globalC_0 (11,83 °C). En relación a los resultados de los modelos que calcularon el nicho ecológico para cada uno de los stocks; se evidenciaron nichos ecológicos con límites superiores para la SSM muy próximos para el stock norte (35,25 ups) y centro (35,26 ups) mientras que el stock sur alcanzó los 36,24 ups, siendo este stock el que también presentó el nicho con el límite superior con mayor valor en relación a la SSM; sin embargo, en relación al límite inferior, fue el stock sur el que alcanzó el menor valor (33,73 ups), seguido por el stock norte (33,84 ups) y finalmente por el stock centro (34,49 ups). En relación a la TSM, fue el nicho del stock norte el que alcanzó el límite superior del nicho con mayor valor para la TSM (24,00 °C), seguido por el stock centro (23,10 °C) y finalmente por el sur (17,56 °C), el cual alcanzó el límite inferior más bajo (10,06 °C), seguido por el stock norte (11,52 °C) y finalmente el centro (13,03 °C).

Cuadro **B-1**.: Límites de tolerancia de los nichos ecológicos por stocks obtenidos con los modelos en interacción TSM - SSM.

	Máximo	Mínimo	Máximo	Mínimo
Modelos	TSM (°C)	TSM (°C)	SSM (ups)	SSM (ups)
globalA_0	22,90	10,63	35,31	34,01
globalB_0	23,00	9,69	35,26	33,79
globalC_0	23,02	11,83	35,19	34,28
norte_0	24,00	11,52	35,25	33,84
centro_0	23,10	13,03	35,26	34,49
sur_0	17,56	10,06	36,24	33,73

La Figura **B-2** muestra los puntos de los datos del modelo del stock norte (norte_0) sobre los cuales se encontró anchoveta, la cual estuvo concentrada entre las salinidades de 34,5 y 35,3 ups así como entre las temperaturas de 15 °C y 23 °C. Estos rangos de concentraciones con relación a la SSM son compartidos para los puntos de los datos del modelo del stock norte (norte_0) y centro (centro_0), sin embargo el stock norte también presentó puntos concentrados a temperaturas menores a los 14 °C. Los puntos de los datos del modelo del stock sur (sur_0) estuvieron concentrados entre las salinidades de 33,6 ups y 34,5 ups, y sobre las temperaturas de 14 °C y 16 °C.

En relación a las densidades de los datos totales del modelo globalA_0 (Figura **B-2**), ésta se concentró entre 15 °C y los 22 °C con relación a la temperatura superficial del mar, mientras que la densidad de datos del mismo modelo pero sobre el cual se encontró anchoveta tuvo una menor densidad que la anteriormente mencionada, distribuyéndose sobre los 15 °C y los 24 °C. En relación a las densidades con respecto a la salinidad, estas se concentraron entre los 34,5 ups y los 35 ups, tanto para la densidad de datos total como para densidad de la datos positiva para anchoveta, sin embargo ésta tuvo menor densidad con respecto a la de la datos total.

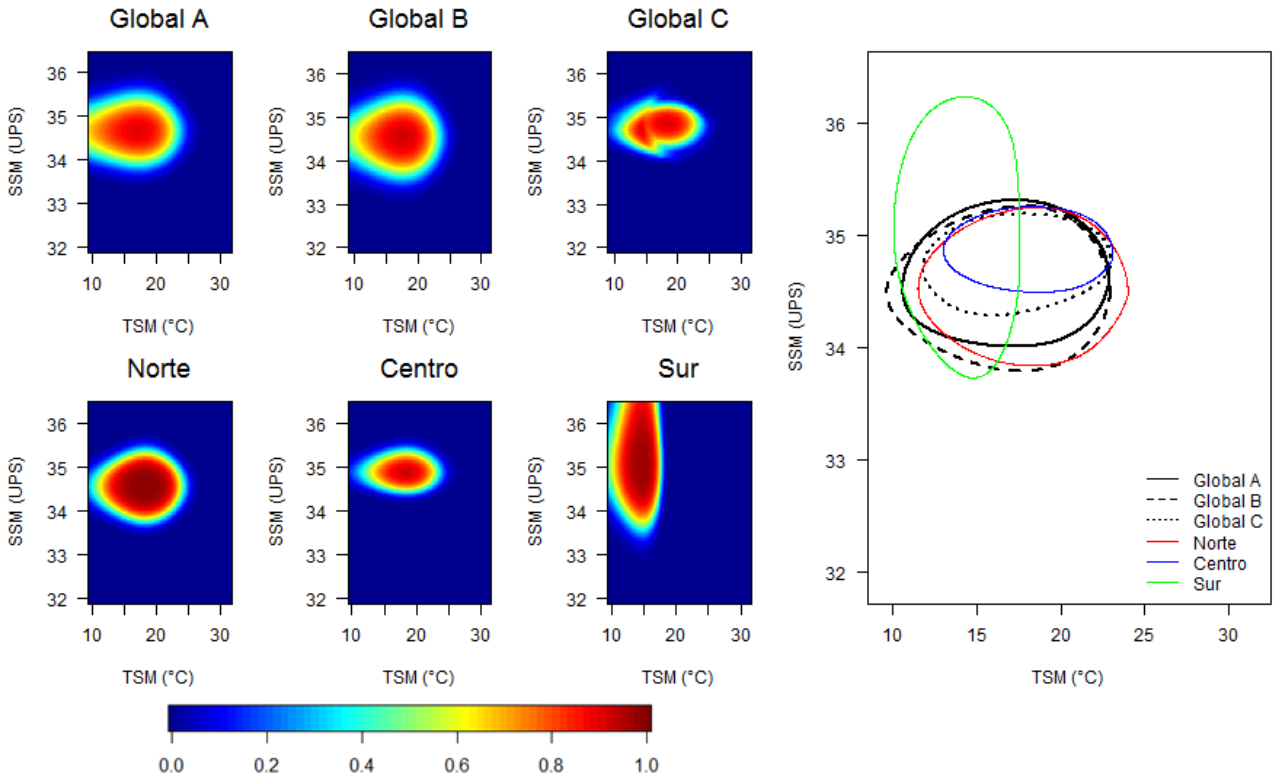


Figura **B-1**.: Caracterización del nicho ecológico de la anchoveta obtenido con la interacción de temperatura superficial del mar (TSM) y la salinidad superficial del mar (SSM) para el análisis por stocks. El panel izquierdo muestra los resultados de seis modelos construidos en la interacción TSM - SSM; los tres primeros modelos "Global A", "Global B" y "Global C" calcularon el nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental mientras que los modelos del stock norte (norte_0), centro (centro_0) y sur (sur_0) calcularon el nicho ecológico para su correspondiente stock (Ver configuración de los modelos en la Tabla **3-2**). La parte derecha de la gráfica muestra los límites extraídos del nicho ecológico de cada modelo, correspondientes a probabilidades mayores e iguales a 0,5.

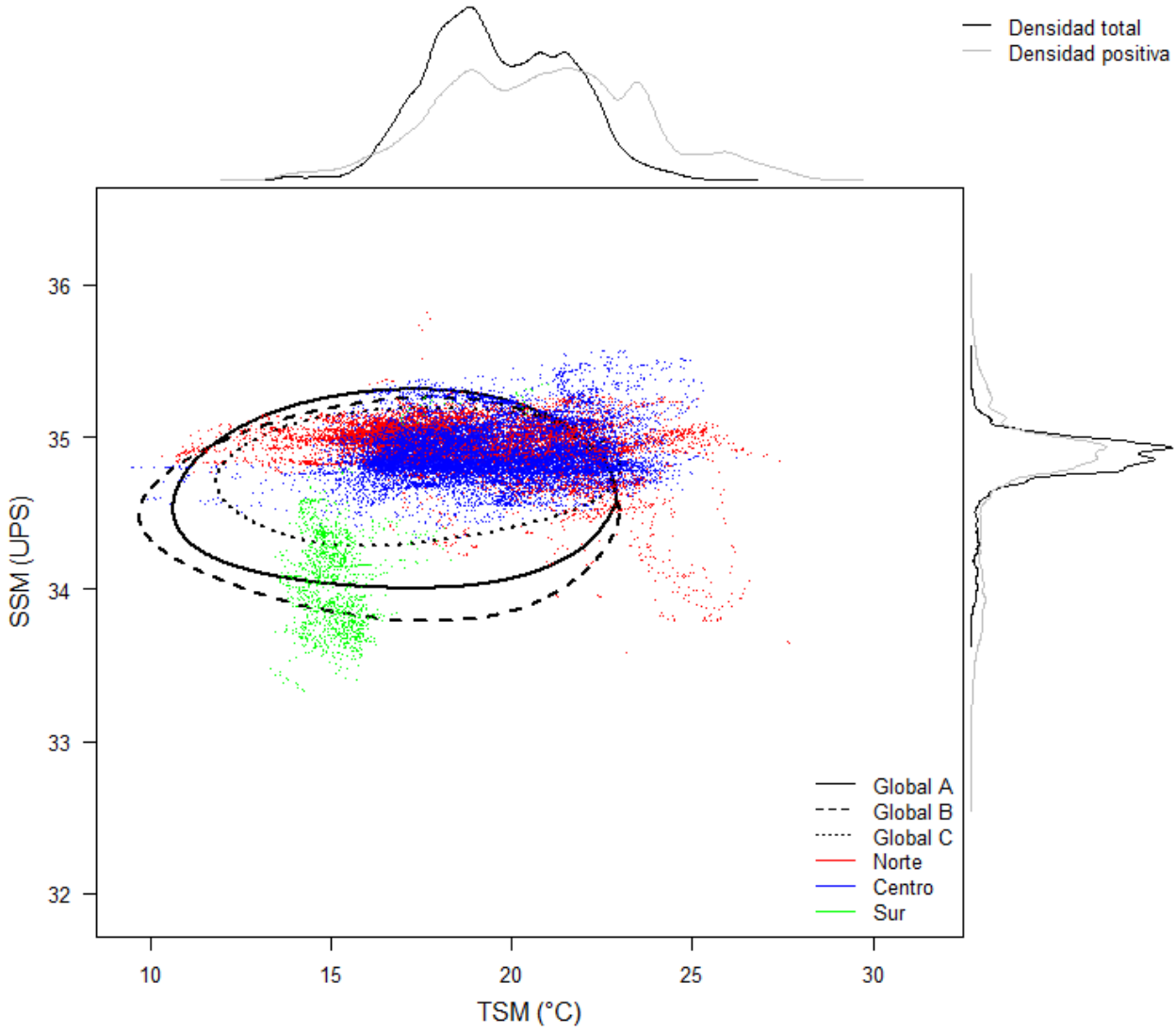


Figura **B-2**.: Traslape de nichos ecológicos de anchoveta con la interacción TSM - SSM y con inclusión de densidades de los datos para el análisis por stocks. Se muestran los nichos obtenidos con los modelos "Global A", "Global B" y "Global C" (en líneas), así como los puntos de los datos de los modelos del stock norte, centro y sur sobre los cuales se encontró anchoveta. La densidad de datos total del modelo globalA_0 ("Densidad total") así como la densidad de los datos del mismo modelo sobre el cual se encontró anchoveta ("Densidad positiva") con relación a cada variable ambiental es mostrada con las líneas sobre el eje TSM y SSM.

B.2 Interacción: temperatura superficial del mar (TSM) y el logaritmo de la concentración de clorofila - a superficial (LCL)

Las Figuras **B-3** y **B-4** muestran los resultados obtenidos con los modelos que analizaron el nicho ecológico de la anchoveta con interacción de dos variables ambientales, la temperatura superficial del mar (TSM) y el logaritmo de la concentración de la clorofila-a superficial (LCL) (Ver detalles de los modelos en la Tabla **3-2**). De manera similar a los modelos construidos para el análisis TSM - SSM, el modelo globalA_1 analizó la interacción de la TSM con relación al LCL sin incluir el efecto del stock, mientras que los modelos globalB_1 y globalC_1 incluyeron el efecto del stock. Por otro lado, los modelos norte_1 (del stock norte), centro_1 (del stock centro) y sur_1 (del stock sur) calcularon el nicho ecológico de la anchoveta para cada uno de los stock del Pacífico Sudoriental. Estos resultados demostraron que la amplitud del nicho con relación al LCL, fueron muy similares para el globalA_1 (1,57 y -0,48) y globalB_1 (1,56 y -0,47), siendo el globalC_1 el que alcanzó un límite superior mayor así como un límite inferior menor con relación a los dos modelos anteriores (1,65 y -0,38). En relación a los límites de la TSM, el modelo globalA_1 presentó los límites superiores e inferiores entre los 23,90 °C y 12,57 °C, el globalB_1 entre los 24,50 °C y 11,50 °C y finalmente el globalC_1 entre los 24,33 °C y 12,18 °C. Revisar la Tabla **B-2** para observar los límites inferiores y superiores del nicho de cada modelo con relación a la interacción TSM - LCL para el análisis por stocks.

Cuadro **B-2**.: Límites de tolerancia de los nichos ecológicos por stocks obtenidos con los modelos en interacción TSM - LCL.

	Máximo	Mínimo	Máximo	Mínimo
Modelos	TSM (°C)	TSM (°C)	LCL	LCL
globalA_1	23,90	12,57	1,57	-0,48
globalB_1	24,50	11,50	1,56	-0,47
globalC_1	24,33	12,18	1,65	-0,38
norte_1	23,70	12,40	1,55	-0,35
centro_1	24,40	13,52	1,55	-0,56
sur_1	28,45	11,31	1,51	-0,43

En relación a los modelos que analizaron el nicho ecológico de la anchoveta para cada uno de los stocks (norte, centro y sur), los resultados indicaron que los límites inferiores para el LCL fueron iguales para los modelos del stock norte (1,55) y centro (1,55), siendo el stock sur el que alcanzó el límite inferior más bajo (1,51); y en relación a los límites superiores estos fueron de -0,35, -0,56 y -0,43 para los stocks norte, centro y sur respectivamente. Finalmente, los límites superiores e inferiores con relación a la TSM estuvieron entre los 12,40 °C y 23,70 °C para el stock norte, entre 13,52 °C y 24,40 °C para el centro, y entre 11,31 °C y 28.45 °C para el sur.

La Figura **B-4** muestra que los puntos de los datos de los modelos del stock norte y del stock centro sobre los cuales se encontró anchoveta, la cual estuvo concentrada entre las temperaturas de 15 °C y 23 °C, sin embargo en relación al LCL el stock norte se concentró sobre rangos más amplios (-0,2 y 1) de concentraciones de clorofila - a superficial normalizadas (LCL) mientras que el stock centro se restringió sobre las concentraciones de -0,3 y 0,5. Las concentraciones de los puntos de los datos del modelo del stock sur sobre los cuales se encontró anchoveta se concentraron entre las temperaturas (TSM) de 14 °C y 16 °C, y en relación al LCL entre 0,3 y 0,7.

En relación a la densidad de datos total del modelo globalA_1, ésta se encontró entre los 15 °C y los 22 °C con relación a la temperatura superficial del mar, mientras que la densidad de datos del mismo modelo pero sobre el cual se encontró anchoveta tuvo una menor densidad que la anterior mencionada, alcanzando una mayor amplitud entre los 15 °C y 24 °C. En relación a las densidades con respecto a la LCL, se alcanzó un máximo de densidad entre los -0,5 y los 0,8 para los datos total del modelo globalA_1; mientras que la densidad de los datos con valores positivos para anchoveta tuvo una menor densidad que la anterior, pero cuyo rango se distribuyó en un primer máximo entre los -0,2 y 0,7 y un segundo máximo entre los -0,2 hasta los -1.

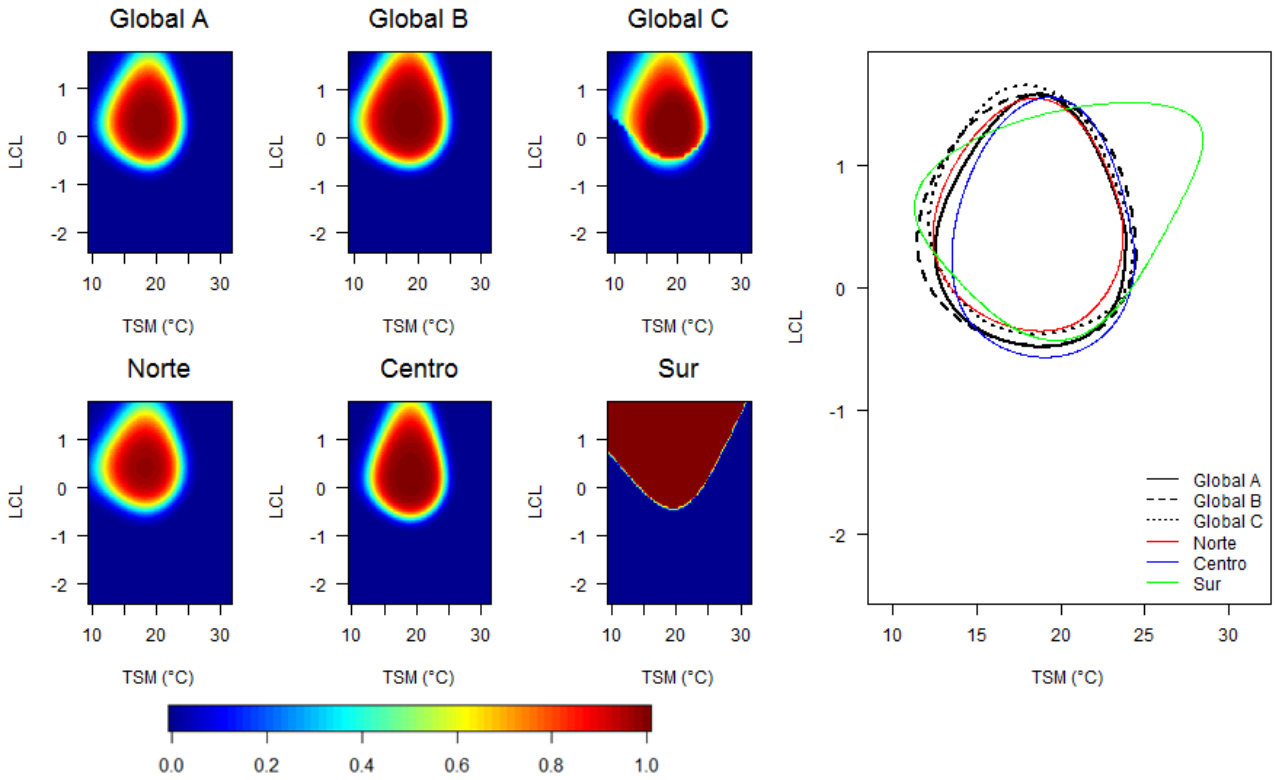


Figura **B-3**.: Caracterización del nicho ecológico de la anchoveta obtenido con la interacción de temperatura superficial del mar (TSM) y el logaritmo de la clorofila superficial del mar (LCL) para el análisis por stocks. El panel izquierdo muestra los resultados de seis modelos construidos en la interacción TSM - LCL; los tres primeros modelos "Global A", "Global B" y "Global C" calcularon el nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental mientras que los modelos del stock norte (norte_1), centro (centro_1) y sur (sur_1) calcularon el nicho ecológico para su correspondiente stock (Ver configuración de los modelos en la Tabla **3-2**). La parte derecha de la gráfica muestra los límites extraídos del nicho ecológico de cada modelo, correspondientes a probabilidades mayores e iguales a 0,5.

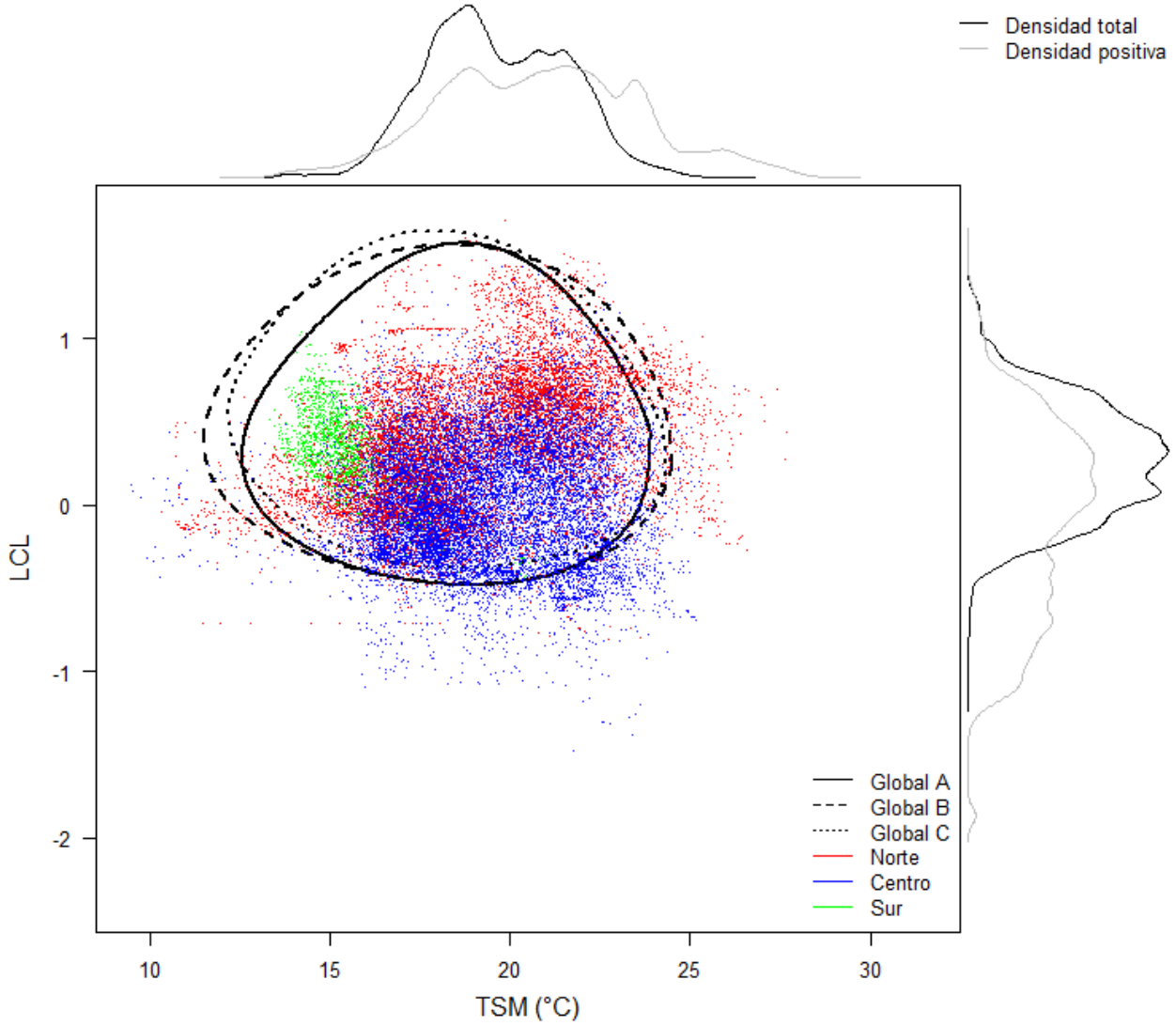


Figura **B-4**.: Traslape de nichos ecológicos de anchoveta con la interacción TSM - LCL y con inclusión de densidades de los datos para el análisis por stocks. Se muestran nichos obtenidos con los modelos "Global A", "Global B" y "Global C" (en líneas), así como los puntos de los datos de los modelos del stock norte, centro y sur sobre los cuales se encontró anchoveta. La densidad de datos total del modelo globalA_1 ("Densidad total") así como la densidad de datos del mismo modelo sobre el cual se encontró anchoveta ("Densidad positiva") con relación a cada variable ambiental es mostrada con las líneas sobre el eje TSM y LCL.

B.3 Interacción: salinidad superficial del mar (SSM) y el logaritmo de la concentración de clorofila - a superficial (LCL)

Las Figuras **B-5** y **B-6** muestran los resultados que se obtuvieron con los modelos enfocados en analizar el nicho ecológico de la anchoveta con interacción de la salinidad superficial del mar (SSM) y el logaritmo de la concentración de la clorofila-a superficial (LCL) (Ver detalles de los modelos en la Tabla **3-2**). Los resultados de la Figura **B-5** demuestran que el límite superior con relación al LCL fue de 1,57 para el modelo globalA_2, de 1,60 para el globalB_2 y de 1,64 para el globalC_2; mientras que los límites inferiores para la misma variable (LCL) fueron de -0,36 para el globalA_2, -0,44 para el globalB_2 y de -0,31 para el globalC_2. En relación a los límites inferiores del nicho con relación a la SSM, el modelo globalA_2 y globalB_2 obtuvieron valores muy próximos, 33,89 ups y 33,83 ups respectivamente; mientras que los límites superiores para los mismos modelos fueron de 35,58 ups (globalA_2) y 36,08 ups (globalB_2). Finalmente los límites superiores e inferiores para el modelo globalC_2 con relación a la salinidad fueron de 35,62 ups y de 34,30 ups. Los resultados de los modelos que analizaron en nicho ecológico para cada stock (norte_2, centro_2 y sur_2) demostraron límites superiores e inferiores mayores para el stock norte (-0,18 y 1,69), seguido del stock centro (-0,48 y 1,48) y finalmente del stock sur (-0,58 y 1,37). Por otro lado, en relación a la SSM el stock norte y centro alcanzaron límites inferiores iguales (34,34 ups) y en relación a sus límites superiores el stock norte alcanzó los 35,47 ups y el stock centro los 35,66 ups; mientras que el stock sur alcanzó los 36,44 ups como el límite superior del nicho y los 32,13 ups como su límite inferior. Revisar la Tabla **B-3** para observar los límites

inferiores y superiores del nicho de cada modelo con relación a la interacción SSM - LCL para el análisis por stocks.

Cuadro **B-3**.: Límites de tolerancia de los nichos ecológicos por stocks obtenidos con los modelos en interacción SSM - LCL.

	Máximo	Mínimo	Máximo	Mínimo
Modelos	SSM (ups)	SSM (ups)	LCL	LCL
globalA_2	35,58	33,89	1,57	-0,36
globalB_2	36,08	33,83	1,60	-0,44
globalC_2	35,62	34,30	1,64	-0,31
norte_2	35,47	34,34	1,69	-0,18
centro_2	35,66	34,34	1,48	-0,48
sur_2	36,44	32,13	1,37	-0,58

Por otro lado, la Figura **B-6** muestra que el modelo del stock norte presentó una concentración de puntos de los datos sobre los cuales se encontró anchoveta entre los 34,6 ups y los 35,3 ups con relación a la salinidad y entre -0,4 y 1.3 con relación al LCL; valores similares fueron los obtenidos para la concentración de puntos del modelo del stock centro con relación a la salinidad (34,6 ups y 35,3 ups), mientras que con relación al LCL fue de -0,4 y 0,7. Los valores obtenidos con relación al modelo del stock sur presentaron una concentración de salinidad entre 33,8 ups y 34,5 ups, mientras que de 0,2 y 0,7 con respecto al LCL.

Las líneas de densidades de los datos total del modelo globalA_2 se encontró concentrada entre los 34,6 ups y 35,2 ups con respecto a la salinidad, mientras que la densidad de datos del mismo modelo (globalA_2) pero sobre el cual se encontró anchoveta tuvo una menor densidad que la anteriormente mencionada sin embargo presentó el mismo rango de concentración sobre el eje de la salinidad. En relación a la densidad con respecto a la LCL, ésta alcanzó un máximo de densidad entre los -0,5 y los 0,8 para

la data total del modelo globalA_2; mientras que la densidad de los datos con valores positivos para anchoveta tuvo una menor densidad que la anteriormente mencionada, cuyo rango se distribuyó en un primer máximo entre los -0,2 y 0,7 y un segundo máximo entre los -0,2 hasta los -1.

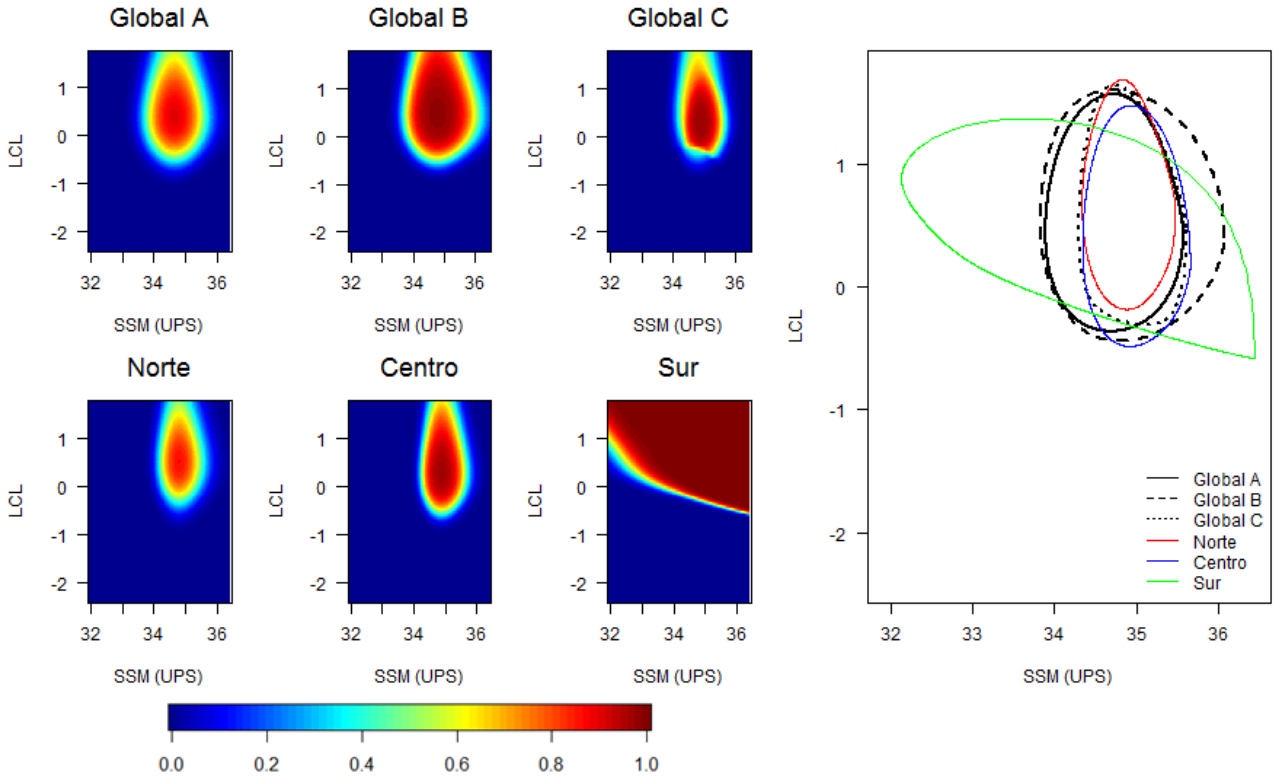


Figura **B-5**.: Caracterización del nicho ecológico de la anchoveta obtenido con la interacción de salinidad superficial del mar (SSM) y el logaritmo de la clorofila superficial del mar (LCL) para el análisis por stocks. El panel izquierdo muestra los resultados de seis modelos construidos en la interacción SSM - LCL; los tres primeros modelos "Global A", "Global B" y "Global C" calcularon el nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental mientras que los modelos del stock norte (norte_2), centro (centro_2) y sur (sur_2) calcularon el nicho ecológico para su correspondiente stock (Ver configuración de los modelos en la Tabla **3-2**). La parte derecha de la gráfica muestra los límites extraídos del nicho ecológico de cada modelo, correspondientes a probabilidades mayores e iguales a 0,5.

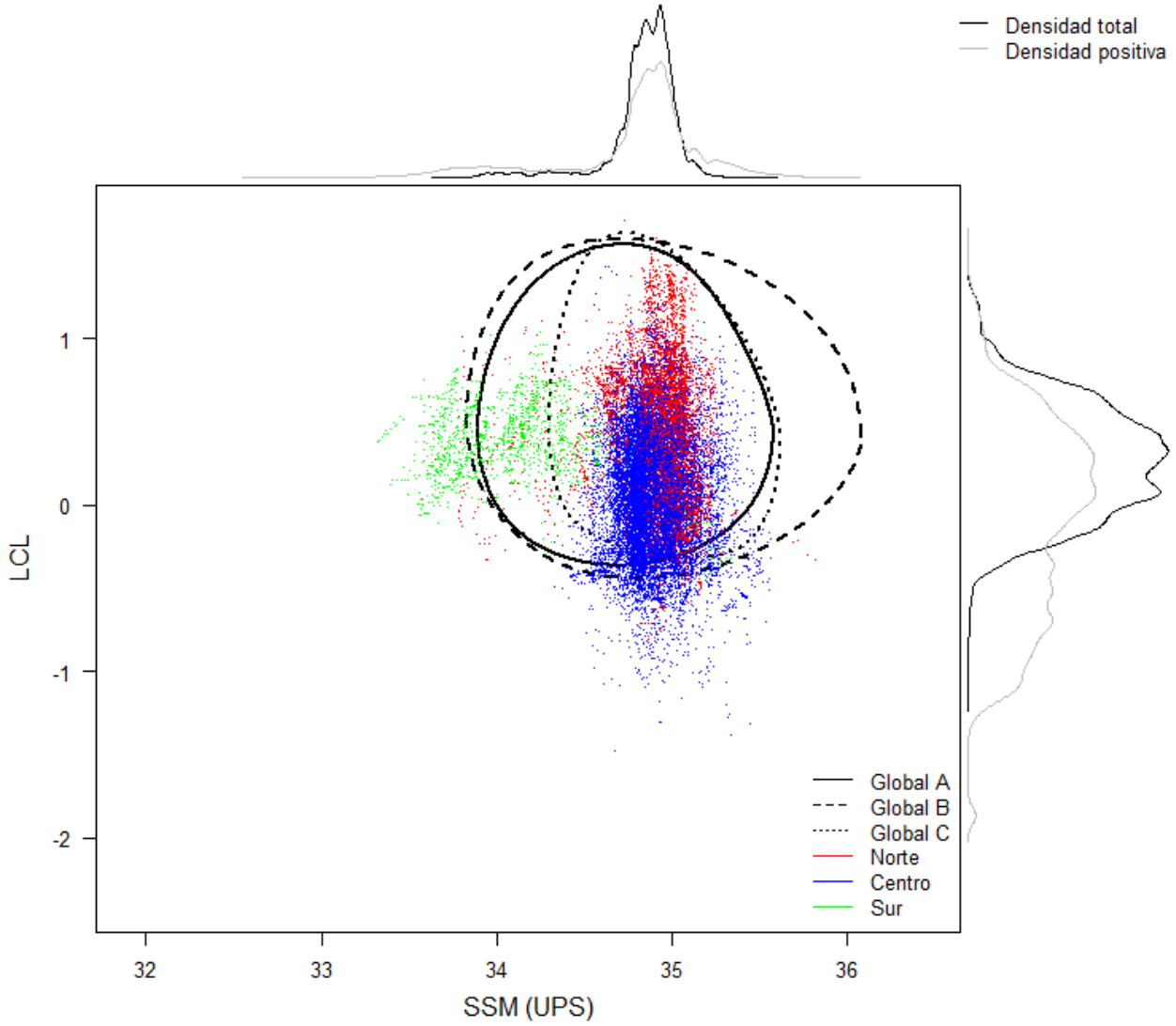


Figura **B-6**.: Traslape de nichos ecológicos de anchoveta con la interacción SSM - LCL y con inclusión de densidades de los datos para el análisis por stocks. Se muestran los nichos obtenidos con los modelos "Global A", "Global B" y "Global C" (en líneas), así como los puntos de los datos de los modelos del stock norte, centro y sur sobre los cuales se encontró anchoveta. La densidad de datos total del modelo globalA_2 ("Densidad total") así como la densidad de los datos del mismo modelo sobre el cual se encontró anchoveta ("Densidad positiva") con relación a cada variable ambiental es mostrada con las líneas sobre el eje SSM y LCL.

B.4 Interacción: temperatura superficial del mar (TSM) y el logaritmo de la de la profundidad de la oxiclina (LOXI)

Las Figuras **B-7** y **B-8** muestran los resultados que se obtuvieron con los modelos enfocados en analizar el nicho ecológico de la anchoveta con interacción de la temperatura superficial del mar (TSM) y el logaritmo de la profundidad de la oxiclina (LOXI) (Ver detalles de los modelos en la Tabla **3-2**). Los resultados de la Figura **B-7** demuestran que el nicho de anchoveta obtenido con los modelos globalA_3 (0,30 y 2,33) y globalB_3 (0,33 y 2,28), alcanzaron limites superiores e inferiores en relación al LOXI muy próximos, mientras que el modelos globalC_3 alcanzó el límite superior (2,10) e inferior (-0,22) por debajo a los alcanzados con los dos modelos anteriores. Por otro lado, el modelo globalA_3 presentó un límite superior menor (23,32 °C) en comparación a los alcanzados por los modelos globalB_3 (23,81 °C) y globalC_3 (23,60 °C), siendo estos dos últimos modelos los que también alcanzaron los límites inferiores mayores (10,95 °C para el globalB_3 y 10,90 °C para el globalC_3) en comparación al obtenido por el globalA_3 (10,69 °C). Los resultados de los modelos que analizan en nicho ecológico para cada stock (norte, centro y sur) calcularon límites superiores en relación a la TSM muy similares para los modelos del stock norte (23,60 °C) y stock centro (23,40 °C); mientras que en límite inferior del modelo del stock norte alcanzó un menor valor (11,51 °C) en comparación del obtenido por el modelo del stock centro (13,28 °C). Fue el modelo del stock sur el cual alcanzó un límite superior para la TSM con mayor valor de todos estos 6 modelos, este valor fue de 28,81 °C mientras que su límite interior fue de 12,92 °C. En relación a los nichos obtenidos con respecto al LOXI fue el modelo del stock norte el

cual alcanzó menor amplitud (entre -0,22 y 2,00), seguido del centro (entre -0,19 y 2,15) y finalmente el sur (entre -0,35 y 2,49). Revisar la Tabla **B-4** para observar los límites inferiores y superiores del nicho de cada modelo con relación a la interacción TSM - LOXI para el análisis por stocks.

Cuadro **B-4**.: Límites de tolerancia de los nichos ecológicos por stocks obtenidos con los modelos en interacción TSM - LOXI.

	Máximo	Mínimo	Máximo	Mínimo
Modelos	TSM (°C)	TSM (°C)	LOXI	LOXI
globalA_3	23,32	10,69	2,33	0,30
globalB_3	23,81	10,95	2,28	0,33
globalC_3	23,60	10,90	2,10	-0,22
norte_3	23,60	11,51	2,00	-0,22
centro_3	23,40	13,28	2,15	-0,19
sur_3	28,81	12,92	2,49	-0,35

La Figura **B-8** muestra que el modelo del stock norte presentó una concentración de puntos de los datos sobre los cuales se encontró anchoveta entre los 13°C y los 25°C con relación a la temperatura y entre los 0,7 y los 1,8 con relación al logaritmo de la profundidad de la oxiclina. Los puntos de concentración del modelo del stock centro se presentaron entre los 16°C y los 23°C mientras que en relación al LOXI, la concentración estuvo entre los rangos de 1,3 y 2. El modelo del stock sur tuvo una concentración entre los 14,8°C y 15,2°C con relación a la temperatura mientras que en relación al LOXI esta tuvo dos puntos de concentración, a los 3 de LOXI así como entre los 1,8 y 2,3.

Las líneas de densidades de los datos total del modelo globalA_3 estuvo concentrada entre los 15°C y los 22°C con relación a la temperatura superficial del mar, mientras que la densidad de datos del mismo modelo pero sobre el cual se encontró anchoveta tuvo una menor densidad que la anterior mencionada, sin embargo alcanzó una

mayor amplitud entre los 15°C y 24°C. En relación a la densidad con respecto al LOXI, ésta alcanzó dos picos alta densidad, el más elevado entre 0,7 y 2,2 y el segundo a los 3 del LOXI. Así mismo, la densidad de los datos con valores positivos para anchoveta también presentó dos picos de alta densidad, el que tuvo la densidad más elevada a los 3 de LOXI mientras que el segundo entre 1,0 y 2,2.

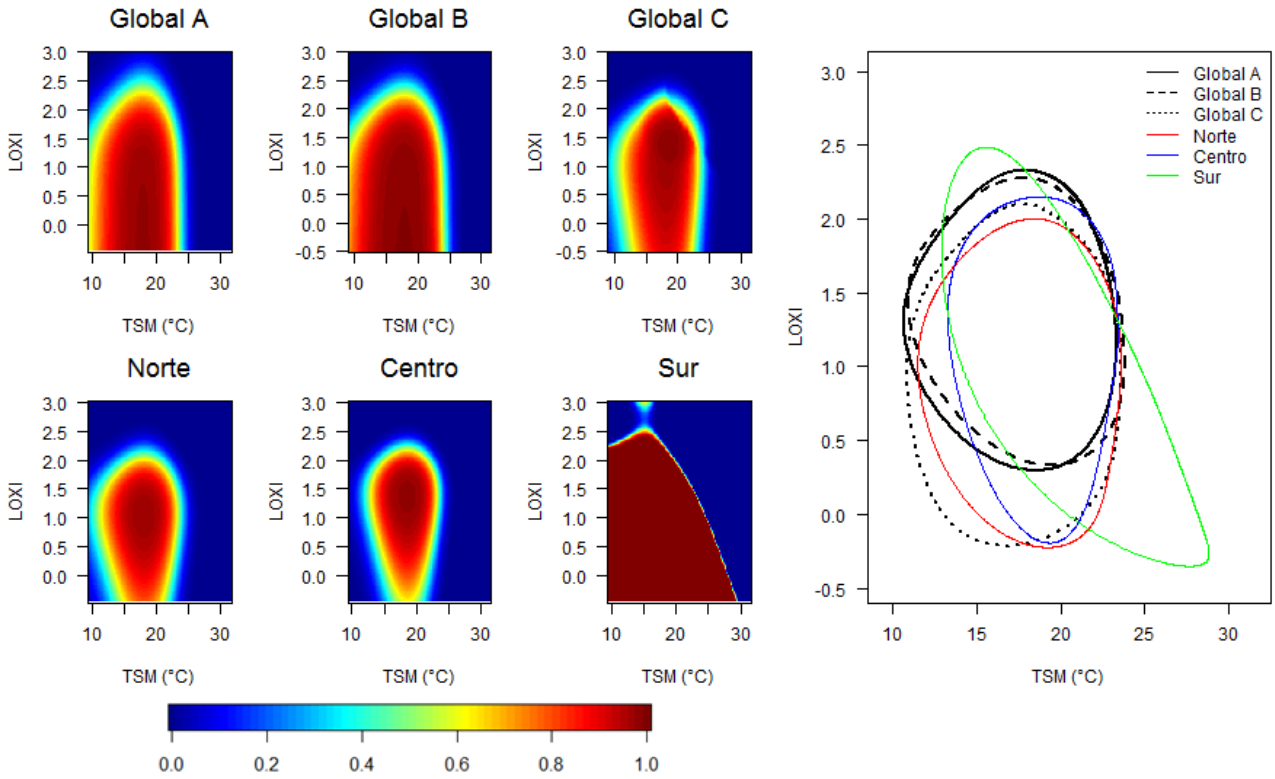


Figura **B-7**.: Caracterización del nicho ecológico de la anchoveta obtenido con la interacción de la temperatura superficial del mar (TSM) y el logaritmo de la profundidad de la oxiclina (LOXI) para el análisis por stocks. El panel izquierdo muestra los resultados de seis modelos construidos en la interacción TSM - LOXI; los tres primeros modelos "Global A", "Global B" y "Global C" calcularon el nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental mientras que los modelos del stock norte (norte_3), centro (centro_3) y sur (sur_3) calcularon el nicho ecológico para su correspondiente stock (Ver configuración de los modelos en la Tabla **3-2**). La parte derecha de la gráfica muestra los límites extraídos del nicho ecológico de cada modelo, correspondientes a probabilidades mayores e iguales a 0,5.

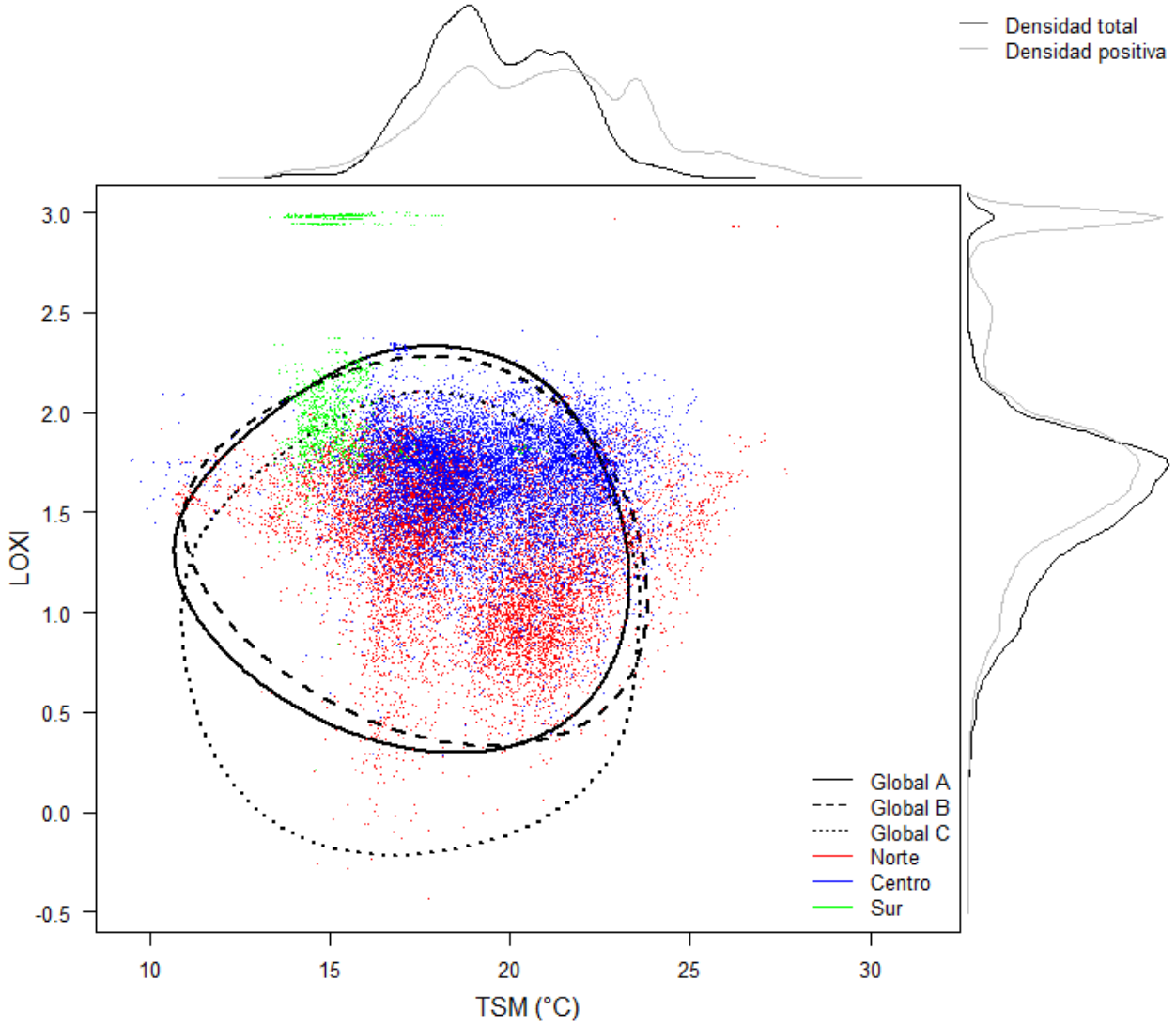


Figura **B-8**.: Traslape de nichos ecológicos de anchoveta con la interacción TSM - LOXI y con inclusión de densidades de los datos para el análisis por stocks. Se muestran los nichos obtenidos con los modelos "Global A", "Global B" y "Global C" (en líneas), así como los puntos de los datos de los modelos del stock norte, centro y sur sobre los cuales se encontró anchoveta. La densidad de datos total del modelo globalA_3 ("Densidad total") así como la densidad de los datos del mismo modelo sobre el cual se encontró anchoveta ("Densidad positiva") con relación a cada variable ambiental es mostrada con las líneas sobre el eje TSM y LOXI.

B.5 Interacción: salinidad superficial del mar (SSM) y el logaritmo de la de la profundidad de la oxiclina (LOXI)

Las Figuras **B-9** y **B-10** muestran los resultados que se obtuvieron con los modelos que analizaron el nicho ecológico de la anchoveta con interacción de la salinidad superficial del mar (SSM) y el logaritmo de la profundidad de la oxiclina (LOXI) (Ver detalles de los modelos en la Tabla **3-2**). Los resultados de la Figura **B-9** demostraron que el nicho ecológico de anchoveta obtenido con los modelos globalA_4 y globalB_4 presentaron límites superiores muy similares en relación al LOXI (2,13 para globalA_4 y 2,14 para globalB_4) mientras que el globalC_4 alcanzó un menor valor de 1,94; con respecto a los límites inferiores, el globalC_4 (0,40) alcanzó el valor más alto, seguido por el globalB_4 (0,02) y finalmente el globalA_4 (-0,12). En relación a la salinidad los límites superiores de los modelos globalA_4, globalB_4 y globalC_4 fueron próximos a 35 ups (35,63 ups para globalA_4, 35,72 ups para globalB_4 y 35,35 ups para globalC_4) mientras que los límites inferiores fueron de 33,66 ups para el globalA_4, 33,62 ups para el globalB_4 y 34,37 ups para globalC_4. Los resultados de los modelos que analizaron el nicho ecológico para cada stock (norte, centro y sur) demostraron que el modelo del stock norte (norte_4) presentó los menores límites superiores (1,76) e inferiores (-0,26) con relación al LOXI, seguido por el stock centro (2,06 y -0,13) y finalmente el stock sur (2,72 y 1,66), el cual alcanzó los mayores límites (tanto superfior e inferior). Por otro lado, los límites superiores e inferiores en relación a la salinidad fueron de 35,95 ups y 34,08 ups para el stock norte, 35,38 ups y 34,33 ups para el stock centro, y 34,66 ups y 33,61 ups para el stock sur. Revisar la Tabla **B-5** para observar los límites inferiores y

superiores del nicho de cada modelo con relación a la interacción SSM - LOXI para el análisis por stocks.

Cuadro **B-5**.: Límites de tolerancia de los nichos ecológicos por stocks obtenidos con los modelos en interacción SSM - LOXI.

	Máximo	Mínimo	Máximo	Mínimo
Modelos	SSM (ups)	SSM (ups)	LOXI	LOXI
globalA_4	35,63	33,66	2,13	-0,12
globalB_4	35,72	33,62	2,14	0,02
globalC_4	35,35	34,37	1,94	0,40
norte_4	35,95	34,08	1,76	-0,26
centro_4	35,38	34,33	2,06	-0,13
sur_4	34,66	33,61	2,72	1,66

La Figura **B-10** evidencia que la concentración de puntos de los datos sobre los cuales se encontró anchoveta para el modelo del stock norte estuvieron entre los 0,4 y 2,0 para el LOXI mientras que en relación a la SSM estuvieron entre los 34,7 ups y 35,3 ups; así mismo los puntos de concentración del modelo del stock centro se presentaron entre los 1,2 y 2,2 para el oxil y entre los 34,6 ups y 35,2 ups para la SSM. Por otro lado, el modelo del stock sur tuvo una concentración entre los 33,8 ups y 34,5 ups con relación a la salinidad mientras que en relación al LOXI tuvo dos puntos de concentración, a los 3 de LOXI así como entre los 1,8 y 2,3.

Las líneas de densidades de los datos total del modelo globalA_4 estuvieron concentradas entre los 34,6 ups y 35,2 ups con respecto a la salinidad, mientras que la densidad de datos del mismo modelo (globalA_4) pero sobre el cual se encontró anchoveta se concentraron con menor densidad que la anteriormente mencionada, presentando el mismo rango de concentración sobre el eje de la salinidad. En relación a la densidad con respecto al LOXI, ésta alcanzó dos picos alta densidad, el más elevado entre 0,7 y 2,2

y el segundo a los 3 del LOXI. Así mismo, la densidad de la datos con valores positivos para anchoveta también presentó dos picos de alta densidad, el que tuvo la densidad más elevada a los 3 de LOXI mientras que el segundo entre 1,0 y 2,2.

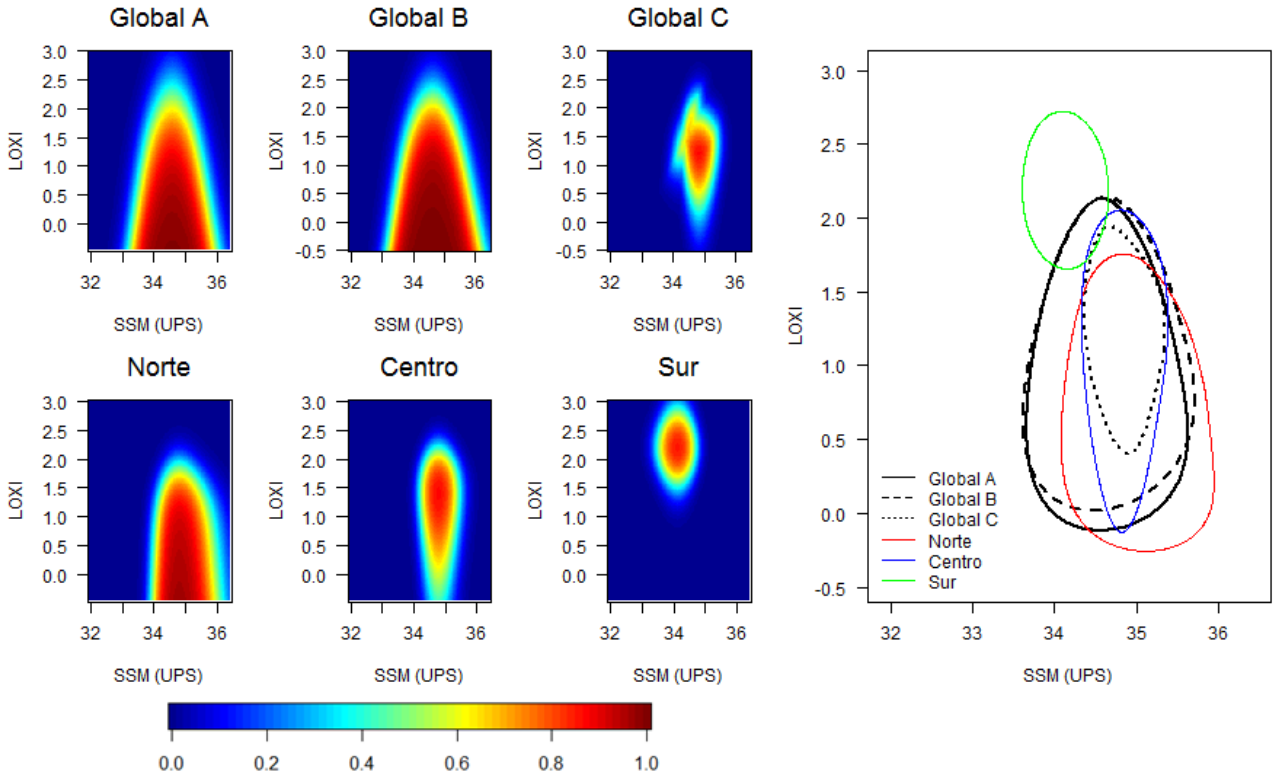


Figura **B-9**.: Caracterización del nicho ecológico de la anchoveta obtenido con la interacción de la salinidad superficial del mar (SSM) y el logaritmo de la profundidad de la oxiclina (LOXI) para el análisis por stocks. El panel izquierdo muestra los resultados de seis modelos construidos en la interacción SSM - LOXI; los tres primeros modelos "Global A", "Global B" y "Global C" calcularon el nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental mientras que los modelos del stock norte (norte_4), centro (centro_4) y sur (sur_4) calcularon el nicho ecológico para su correspondiente stock (Ver configuración de los modelos en la Tabla **3-2**). La parte derecha de la gráfica muestra los límites extraídos del nicho ecológico de cada modelo, correspondientes a probabilidades mayores e iguales a 0,5.

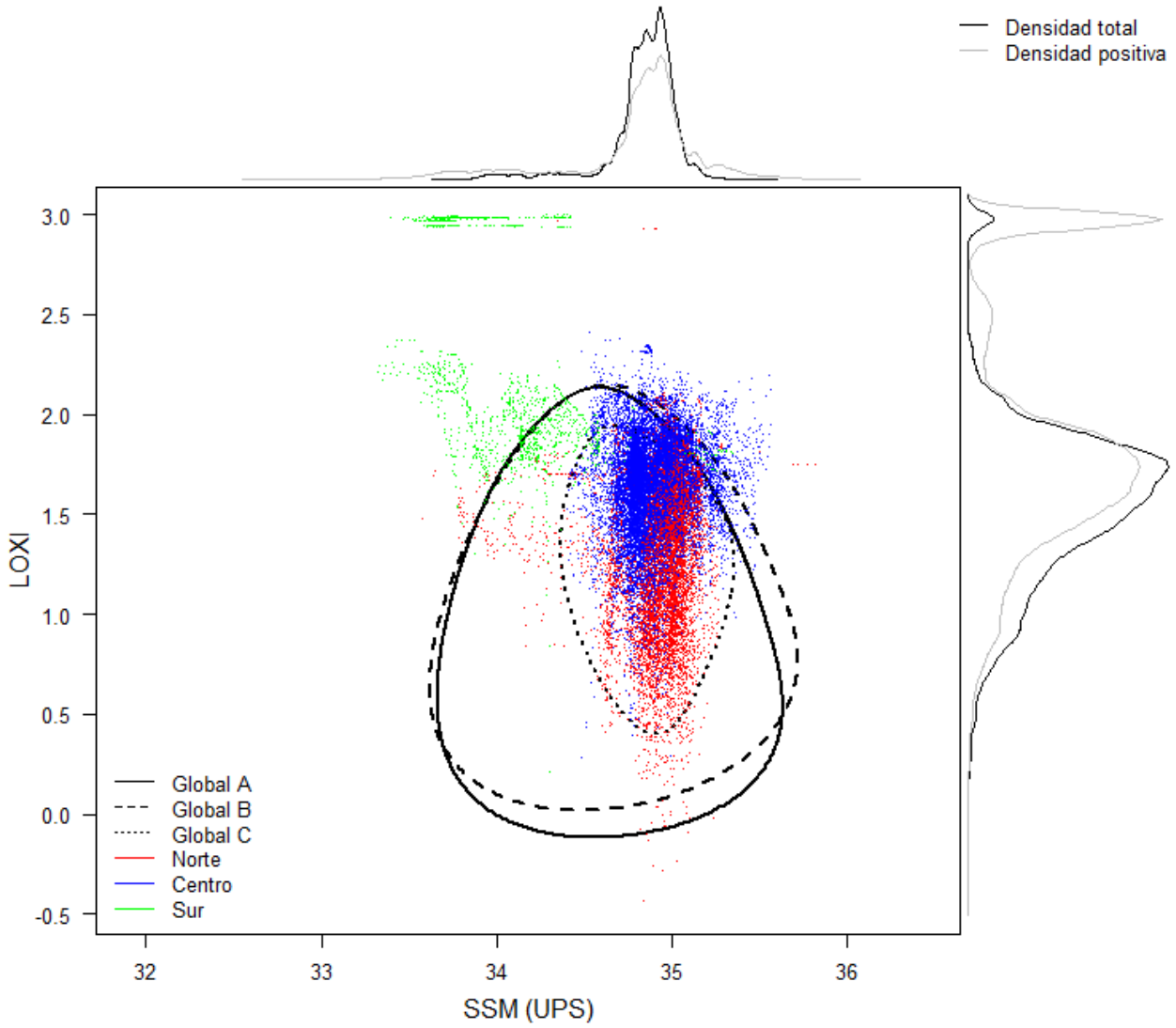


Figura **B-10**.: Traslape de nichos ecológicos de anchoveta con la interacción SSM - LOXI y con inclusión de densidades de los datos para el análisis por stocks. Se muestran los nichos obtenidos con los modelos "Global A", "Global B" y "Global C" (en líneas), así como los puntos de los datos de los modelos del stock norte, centro y sur sobre los cuales se encontró anchoveta. La densidad de datos total del modelo globalA_4 ("Densidad total") así como la densidad de la datos del mismo modelo sobre el cual se encontró anchoveta ("Densidad positiva") con relación a cada variable ambiental es mostrada con las líneas sobre el eje SSM y LOXI.

B.6 Interacción: logaritmo de la concentración de clorofila - a superficial (LCL) y el logaritmo de la de la profundidad de la oxiclina (LOXI)

Las Figuras **B-11** y **B-12** muestran los resultados obtenidos con los modelos que analizaron el nicho ecológico de la anchoveta con interacción del logaritmo de la concentración de la clorofila - a (LCL) y el logaritmo de la profundidad de la oxiclina (LOXI) (Ver detalles de los modelos en la Tabla **3-2**). Los resultados de la Figura **B-11** muestran que el límite superior del nicho de anchoveta con relación al LOXI fue mayor para el globalA_5 (2,92), seguido por el globalB_5 (2,87) y finalmente por el globalC_5 (2,79); sin embargo con relación al límite inferior, el globalB_5 (-0,50) alcanzó el menor valor, seguido por el globalA_5 (-0,44) y finalmente del globalC_5 (-0,11). Por otro lado, los límites superiores respecto al LCL fueron iguales para los modelos globalB_5 (1,80) y globalC_5 (1,80), mientras que el límite superior para el modelo globalA_5 fue de 1,74. Así mismo, los límites inferiores para la misma variable (LCL) fueron de -0,89 para el globalA_5, -0,90 para el globalB_5 y -0,35 para el globalC_5. Los resultados de los modelos que analizaron el nicho ecológico para cada stock (norte, centro y sur) demostraron que el modelo del stock norte (norte5) tuvo los límites superiores e inferiores con relación al LOXI entre 1,96 y -0,17, mientras que para el modelo del stock centro, fueron 2,82 y 0,22 así como de 2,92 y 0,32 para el modelo del stock sur. En relación al LCL, los límites superiores para el stock centro (1,74) y sur (1,74) fueron iguales, mientras que para el stock norte el límite superior fue de 1,64. Los límites inferiores en relación al LCL fueron de -0,86 para el stock norte, -0,45 para el stock centro y -0,34 para el stock sur. Revisar

la Tabla **B-6** para observar los límites inferiores y superiores del nicho de cada modelo con relación a la interacción LCL - LOXI para el análisis por stocks.

Cuadro **B-6**.: Límites de tolerancia de los nichos ecológicos por stocks obtenidos con los modelos en interacción LCL - LOXI.

	Máximo	Mínimo	Máximo	Mínimo
Modelos	LCL	LCL	LOXI	LOXI
globalA_5	1,74	-0,89	2,92	-0,44
globalB_5	1,80	-0,90	2,87	-0,50
globalC_5	1,80	-0,35	2,79	-0,11
norte_5	1,64	-0,86	1,96	-0,17
centro_5	1,74	-0,45	2,82	0,22
sur_5	1,74	-0,34	2,92	0,32

La Figura **B-12** evidencia que la concentración de puntos de los datos sobre los cuales se encontró anchoveta para el modelo del stock norte estuvo entre los -0,2 y 0,9 para el LCL así como entre 2,0 y 0,6 para LOXI; mientras que los puntos de concentración del modelo del stock centro se presentó entre 0,6 y -0,8 para el LCL así como entre 1,2 y 2,1 para el LOXI; el stock sur se concentró entre 0,2 y 0,5 con relación al LCL mientras que en relación al LOXI esta tuvo dos puntos de concentración, a los 3 de LOXI así como entre los 1,7 y 2,3.

Las líneas de densidad de los datos total del modelo globalA_5 se encontró concentrada entre los -0,5 y los 0,8 con respecto al LCL, mientras que la densidad de datos con valores positivos para anchoveta tuvo una menor densidad que la anterior descrita, cuyo rango se distribuyó en un primer máximo entre los -0,2 y 0,7 y un segundo máximo entre los -0,2 hasta los -1. En relación a la densidad con respecto al LOXI, ésta alcanzó dos picos alta densidad, el más elevado entre 0,7 y 2,2 y el segundo a los 3 del LOXI. Así mismo, la densidad de los datos con valores positivos para anchoveta también

presentó dos picos de alta densidad, el que tuvo la densidad más elevada a los 3 de LOXI mientras que el segundo entre 1,0 y 2,2.

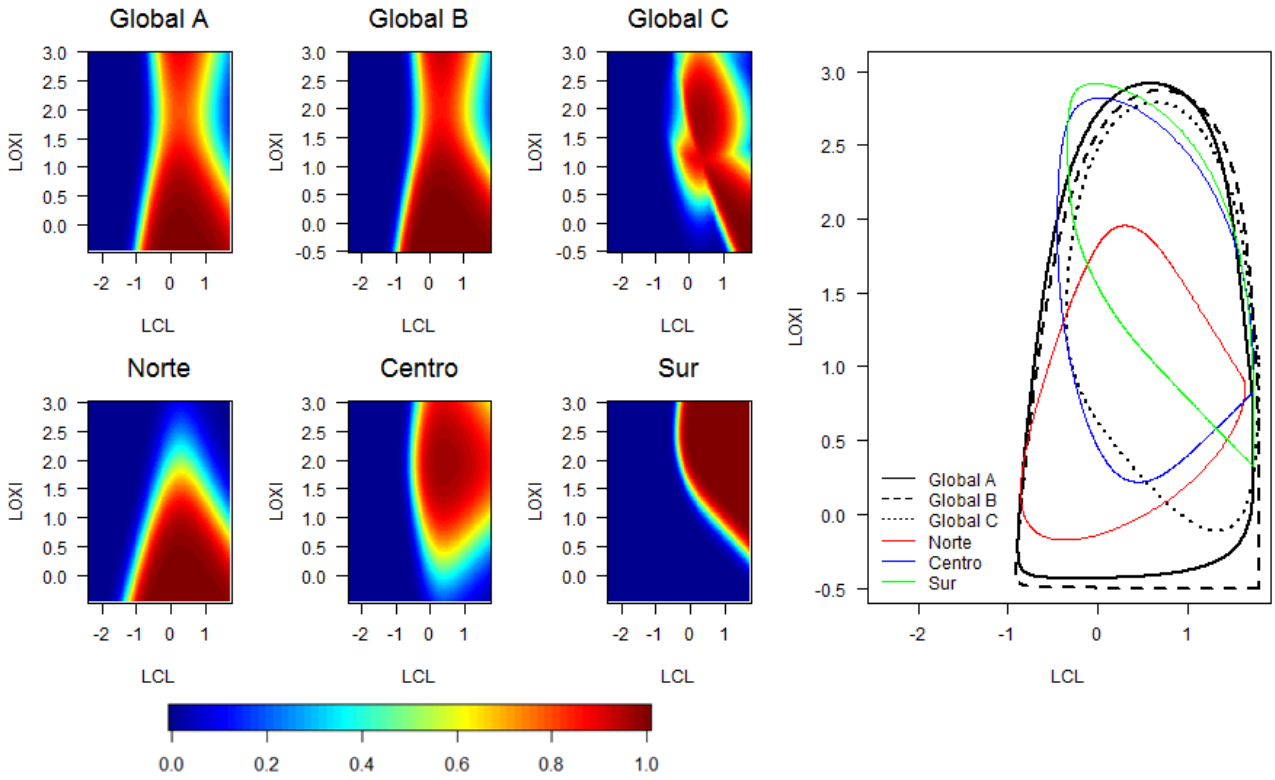


Figura **B-11**.: Caracterización del nicho ecológico de la anchoveta obtenido con la interacción del logaritmo de la concentración de la clorofila - a superficial (LCL) y el logaritmo de la profundidad de la oxiclina (LOXI) para el análisis por stocks. El panel izquierdo muestra los resultados de seis modelos construidos en la interacción LCL - LOXI; los tres primeros modelos "Global A", "Global B" y "Global C" calcularon el nicho ecológico de la anchoveta en el Pacífico Sudoriental mientras que los modelos del stock norte (norte_5), centro (centro_5) y sur (sur_5) calcularon el nicho ecológico para su correspondiente stock (Ver configuración de los modelos en la Tabla **3-2**). La parte derecha de la gráfica muestra los límites extraídos del nicho ecológico de cada modelo, correspondientes a probabilidades mayores e iguales a 0,5.

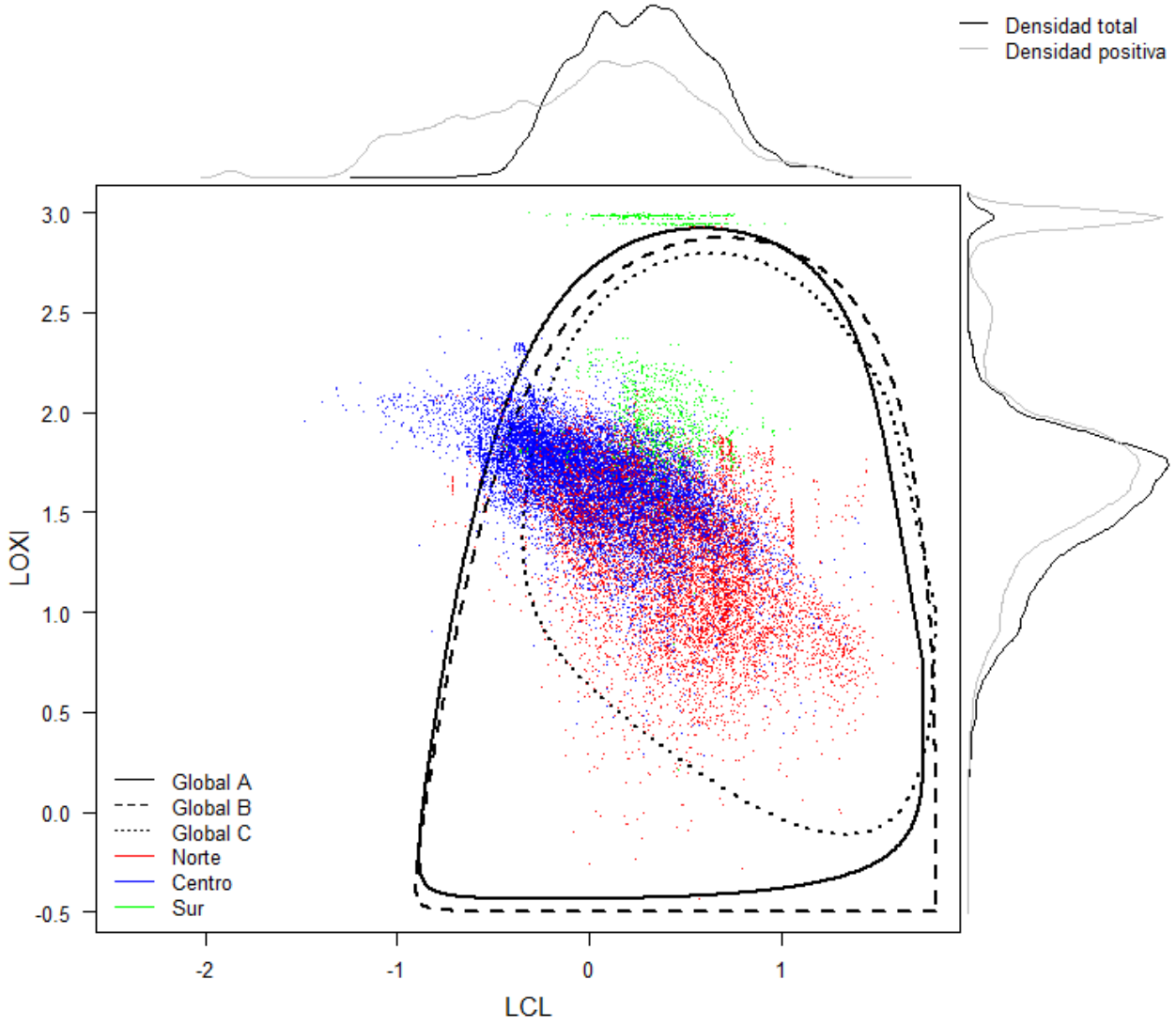


Figura **B-12**.: Traslape de nichos ecológicos de anchoveta con la interacción LCL - LOXI y con inclusión de densidades de los datos para el análisis por stocks. Se muestran los nichos obtenidos con los modelos "Global A", "Global B" y "Global C" (en líneas), así como los puntos de los datos de los modelos del stock norte, centro y sur sobre los cuales se encontró anchoveta. La densidad de datos total del modelo globalA_5 ("Densidad total") así como la densidad de los datos del mismo modelo sobre el cual se encontró anchoveta ("Densidad positiva") con relación a cada variable ambiental es mostrada con las líneas sobre el eje LCL y LOXI.

C Anexo: Descripción del nicho ecológico de la anchoveta por estadios de desarrollo

C.1 Interacción: temperatura superficial del mar (TSM) y salinidad superficial del mar (SSM)

Las Figuras **C-1** y **C-2** muestran los resultados obtenidos con los modelos enfocados en analizar el nicho ecológico de la anchoveta por estadios de desarrollo con interacción de dos variables ambientales, la temperatura superficial del mar (TSM) y la salinidad superficial del mar (SSM). Así mismo, la Tabla **C-1** muestra los límites (máximos y mínimos) de tolerancia para los nichos ecológicos de los modelos para cada estadio (preReclutas_0, reclutas_0 y adultos_0) así como del modelo que calculó el nicho de la anchoveta (especie_0), también con la interacción TSM - SSM.

Los resultados de los modelos para cada estadio de desarrollo calcularon nichos

Cuadro **C-1**.: Límites de tolerancia de los nichos ecológicos por estadios obtenidos con los modelos en interacción TSM - SSM.

	Máximo	Mínimo	Máximo	Mínimo
Modelos	TSM (°C)	TSM (°C)	SSM (ups)	SSM (ups)
especie_0	23,80	11,35	35,21	33,73
preReclutas_0	18,00	10,99	35,15	34,80
reclutas_0	25,34	12,24	35,15	34,65
adultos_0	26,06	12,19	35,20	34,50

ecológicos distintos (Figura **C-1**); siendo el estadio pre-recluta el cual tuvo el núcleo del nicho sobre temperaturas más frías mientras los núcleos de los nichos para los reclutas y adultos tuvieron amplitudes mayores sobre la TSM, así como una distribución hacia temperaturas más elevadas. En relación a la SSM, los pre-reclutas también presentaron un núcleo reducido, mientras que para los reclutas y adultos estos núcleos tuvieron mayor amplitud. En relación al modelo especie_0, este calculó el núcleo del nicho para la anchoveta con mayor amplitud sobre la SSM en comparación a los modelos para cada estadio de desarrollo, sin embargo presentó una mayor restricción en relación a la TSM en comparación a lo obtenido por los reclutas y adultos.

La Figura **C-2** mostró los límites de los nichos para cada modelo. En relación a la TSM, los adultos alcanzaron la mayor amplitud de 13,87 °C (rangos de 12,19 °C y 26,06 °C), seguido por los reclutas con la amplitud de 13,1 °C (rangos de 12,24 °C y 25,34 °C), y finalmente los pre-reclutas con la amplitud de 7,01 °C (rangos de 10,99 °C y 18 °C). La amplitud del modelo especie_0, el cual calculó el nicho ecológico de la anchoveta, fue de 12,45 °C (rangos de 11,35 °C y 23,80 °C). En relación a la SSM, el modelo especie_0 calculó la mayor amplitud de 1,48 ups con rangos de 33,73 ups y 35,21 ups, los adultos con la amplitud de 0,7 ups (rangos de 34,50 ups y 35,20 ups), los reclutas con la amplitud de 0,5 (rangos de 34,65 ups y 35,15 ups) y finalmente los pre-reclutas

con la amplitud de 0,35 (rangos de 34,80 ups y 35,15 ups).

Los puntos de los datos de los modelos para cada estadio (preReclutas_0, reclutas_0 y adultos_0) sobre los cuales se encontró anchoveta estuvieron contenidos en su mayor parte dentro del nicho calculado por el modelo especie_0. En relación a las líneas de densidad positiva del modelo especie_0 para la TSM, esta tuvo la mayor densidad entre los 17°C y los 25°C mientras que en relación a la línea de densidad para la SSM, esta estuvo concentrada en la salinidad próxima a los 35 ups.

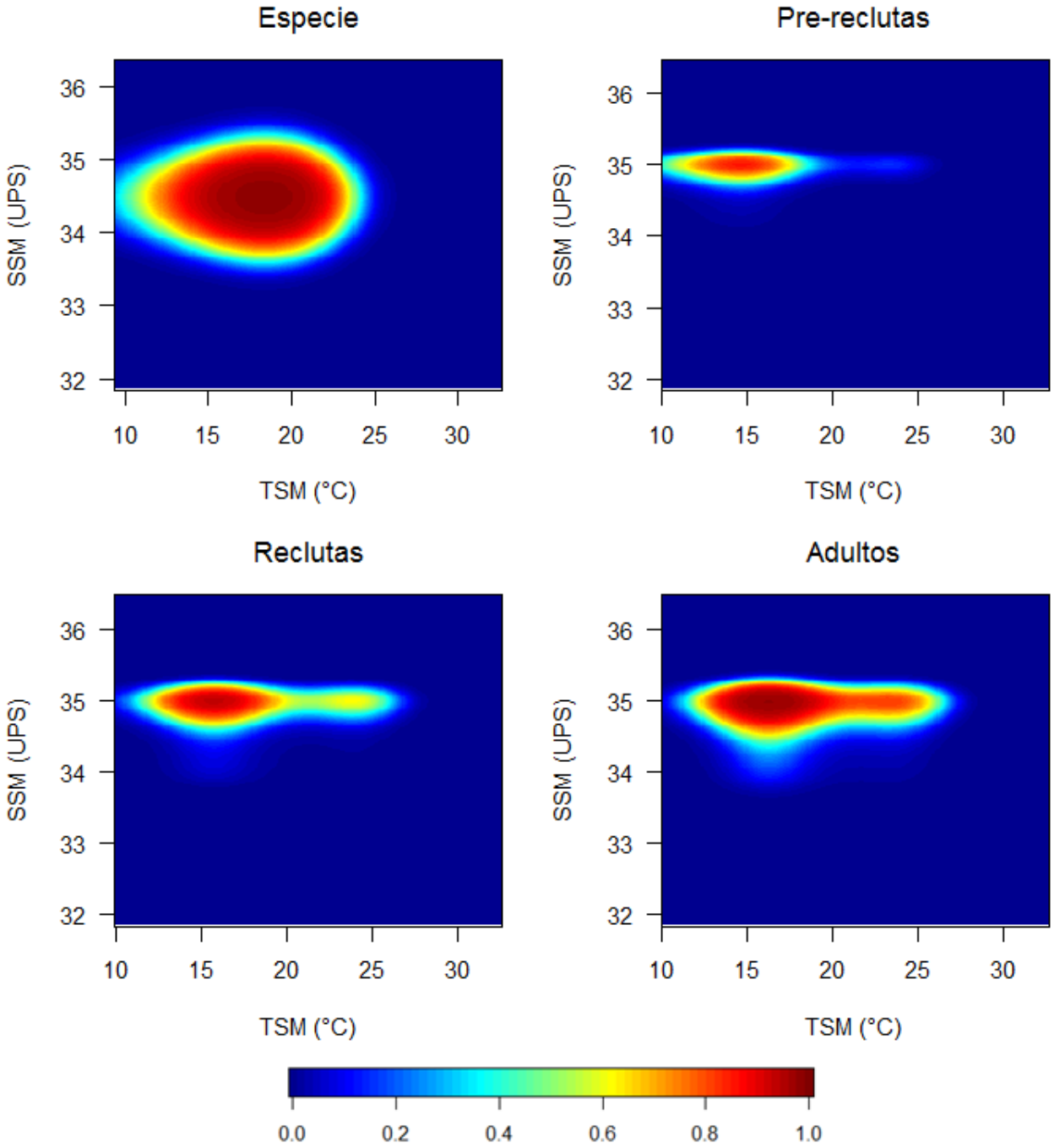


Figura **C-1**.: Caracterización del nicho ecológico de la anchoveta obtenido con la interacción de la temperatura superficial del mar (TSM) y la salinidad superficial del mar (SSM) para el análisis por estadios de desarrollo. Se muestran los resultados de cuatro modelos construidos en la interacción TSM - SSM acompañados por la escala de colores (barra horizontal) que indica las probabilidades del nicho (de 0 a 1) para el modelo especie_0 que calculó el nicho ecológico para la anchoveta en la costa peruana así como los modelos para tres estadios de desarrollo de la anchoveta: preReclutas_0 para el estadio pre-recluta, reclutas_0 para el estadio recluta y adultos_0 para el estadio adulto (Ver configuración de los modelos en la Tabla **3-3**).

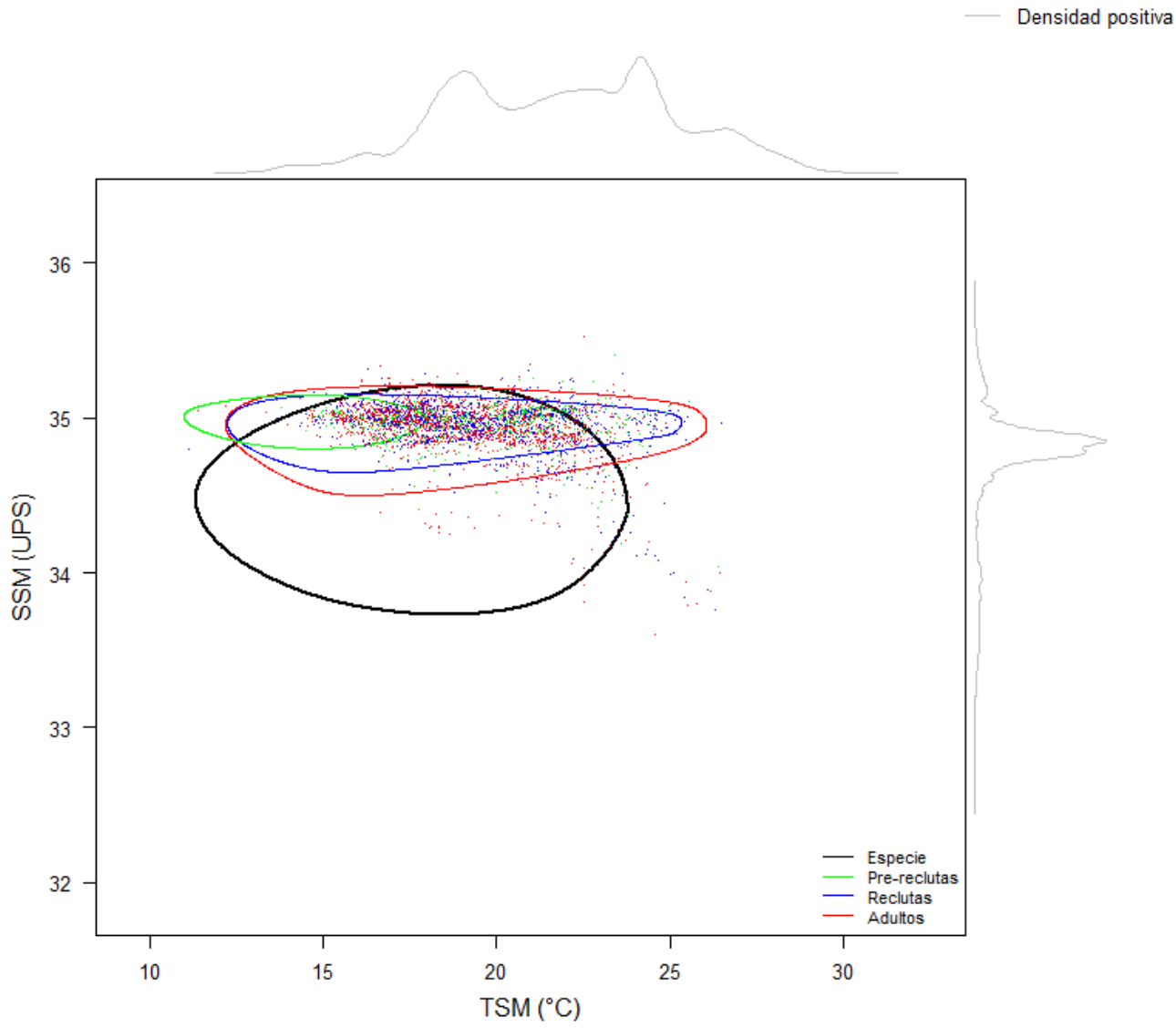


Figura **C-2**.: Traslape de nichos ecológicos de anchoveta con la interacción TSM - SSM y con inclusión de densidades de los datos para el análisis por estadios de desarrollo. Se extrajeron los límites del nicho ecológico (de la Figura **C-1**) sobre probabilidades mayores e iguales a 0,5 del modelo especie_0 (nicho para la anchoveta) y de los modelos para los estadios pre-recluta (preReclutas_0), recluta (reclutas_0) y adulto (adultos_0). Luego se adicionaron los puntos de los datos de los modelos (preReclutas_0, reclutas_0 y adultos_0) sobre los cuales se encontró anchoveta. Las líneas sobre los ejes de las variables TSM y SSM, indican la densidad de los datos del modelo especie_0 sobre el cual se encontró anchoveta ("Densidad positiva").

C.2 Interacción: temperatura superficial del mar (TSM) y el logaritmo de la concentración de clorofila-a superficial (LCL)

Las Figuras **C-3** y **C-4** muestran los resultados obtenidos con los modelos enfocados en analizar el nicho ecológico de la anchoveta por estadios de desarrollo con interacción de dos variables ambientales, la temperatura superficial del mar (TSM) y el logaritmo de la concentración de clorofila - a superficial (LCL). Así mismo, la Tabla **C-2** muestra los límites calculados de los nichos para los cuatro modelos (especie_1, preReclutas_1, reclutas_1 y adultos_1) en interacción TSM - LCL.

Cuadro **C-2**.: Límites de tolerancia de los nichos ecológicos por estadios obtenidos con los modelos en interacción TSM - LCL.

	Máximo	Mínimo	Máximo	Mínimo
Modelos	TSM (°C)	TSM (°C)	LCL	LCL
especie_1	23,80	11,91	1,47	-0,29
preReclutas_1	25,30	11,69	1,18	-0,35
reclutas_1	26,10	11,69	1,47	-0,43
adultos_1	26,30	11,32	1,60	-0,47

Los resultados de los cuatro modelos mostraron nichos ecológicos diferentes para cada estadio de desarrollo (ver Figura **C-3**), siendo el estadio de los reclutas aquel que presentó un núcleo del nicho más extenso en relación a la TSM, seguido por los adultos con un núcleo de nicho más reducido que el anterior mencionado, y finalmente los pre-reclutas, aquellos que tuvieron un núcleo de nicho más reducido que los reclutas y adultos. En relación al LCL, fueron los adultos aquellos que alcanzaron núcleos más

extensos, seguidos de los reclutas y finalmente los pre-reclutas. En relación al modelo especie_1, este calculó el núcleo del nicho para la anchoveta con menor amplitud sobre la TSM en comparación a los modelos anteriores (preReclutas_1, reclutas_1 y adultos_1), mientras que en relación al LCL también presentó su núcleo de nicho más restringido.

La Figura **C-4** mostró los límites de los nichos para cada modelo y en relación a la TSM, los adultos alcanzaron la mayor amplitud de 14,98°C (rango de 11,32°C y 26,30°C), seguido por los reclutas con la amplitud de 14,41°C (rango de 11,69°C y 26,10°C) y finalmente los pre-reclutas con la amplitud de 13,61°C (rango de 11,69°C y 25,30°C). El modelo especie_1 calculó la amplitud de 11,89°C (rango de 11,91°C y 23,80°C). En relación al LCL, fue el modelo de los adultos (adultos_1) el que calculó la mayor amplitud de 2,07 con rango de -0,47 y 1,60 (correspondientes a 0,34 mg Chl-a/m3 y 39,81 mg Chl-a/m3), seguido por el modelo de reclutas (reclutas_1) con la amplitud de 1,90 con rango de -0,43 y 1,47 (correspondientes a 0,37 mg Chl-a/m3 y 29,51 mg Chl-a/m3), y finalmente el modelo de pre-reclutas (preReclutas_1) con la amplitud de 1,53 con rango de -0,35 y 1,18 (correspondientes a 0,45 mg Chl-a/m3 y 15,13 mg Chl-a/m3). En el caso del modelo especie_1, este calculó el rango de -0,29 y 1,47 (correspondientes a 0,51 mg Chl-a/m3 y 29,51 mg Chl-a/m3).

En relación a los puntos de los datos de los modelos para cada estadio (preReclutas_1, reclutas_1 y adultos_1) sobre los cuales se encontró anchoveta, estos estuvieron contenidos en su mayor parte dentro del nicho calculado por el modelo especie_1. Por otro lado, las líneas de densidad positiva del modelo especie_1 para la TSM, esta tuvo la mayor densidad entre los 17°C y los 25°C mientras que en relación a la línea de densidad para el LCL, esta tuvo dos picos de máxima densidad, el primero entre -0,2 y 0,7 y el segundo entre -0,8 y -0,4.

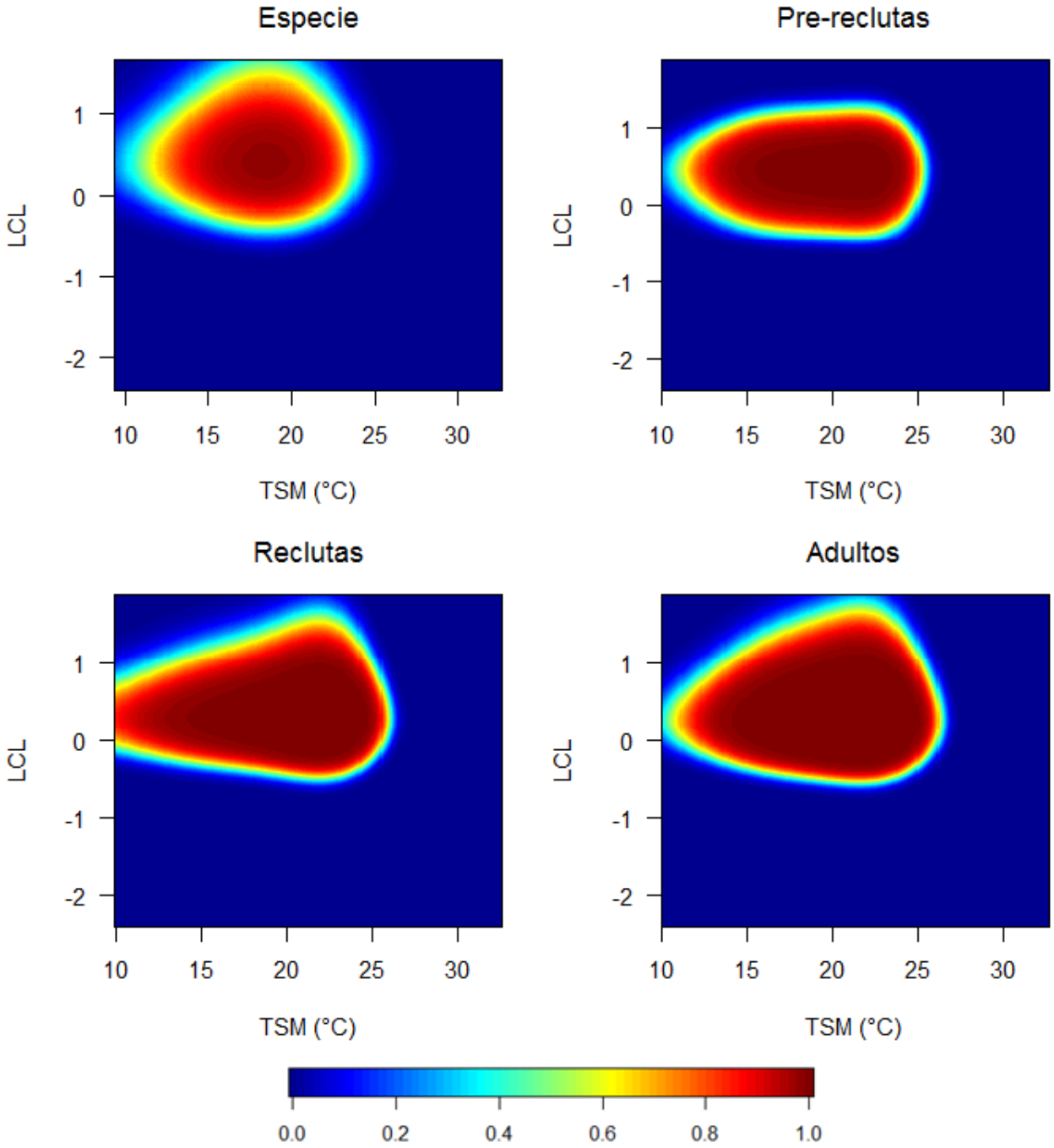


Figura **C-3**.: Caracterización del nicho ecológico de la anchoveta obtenido con la interacción de la temperatura superficial del mar (TSM) y el logaritmo de la concentración de clorofila - a superficial (LCL) para el análisis por estadios de desarrollo. Se muestran los resultados de cuatro modelos construidos en la interacción TSM - LCL acompañados por la escala de colores (barra horizontal) que indica las probabilidades del nicho (de 0 a 1) para el modelo especie_1 que calculó el nicho ecológico para la anchoveta en la costa peruana así como los modelos para tres estadios de desarrollo de la anchoveta: preReclutas_1 para el estadio pre-recluta, reclutas_1 para el estadio recluta y adultos_1 para el estadio adulto (Ver configuración de los modelos en la Tabla **3-3**).

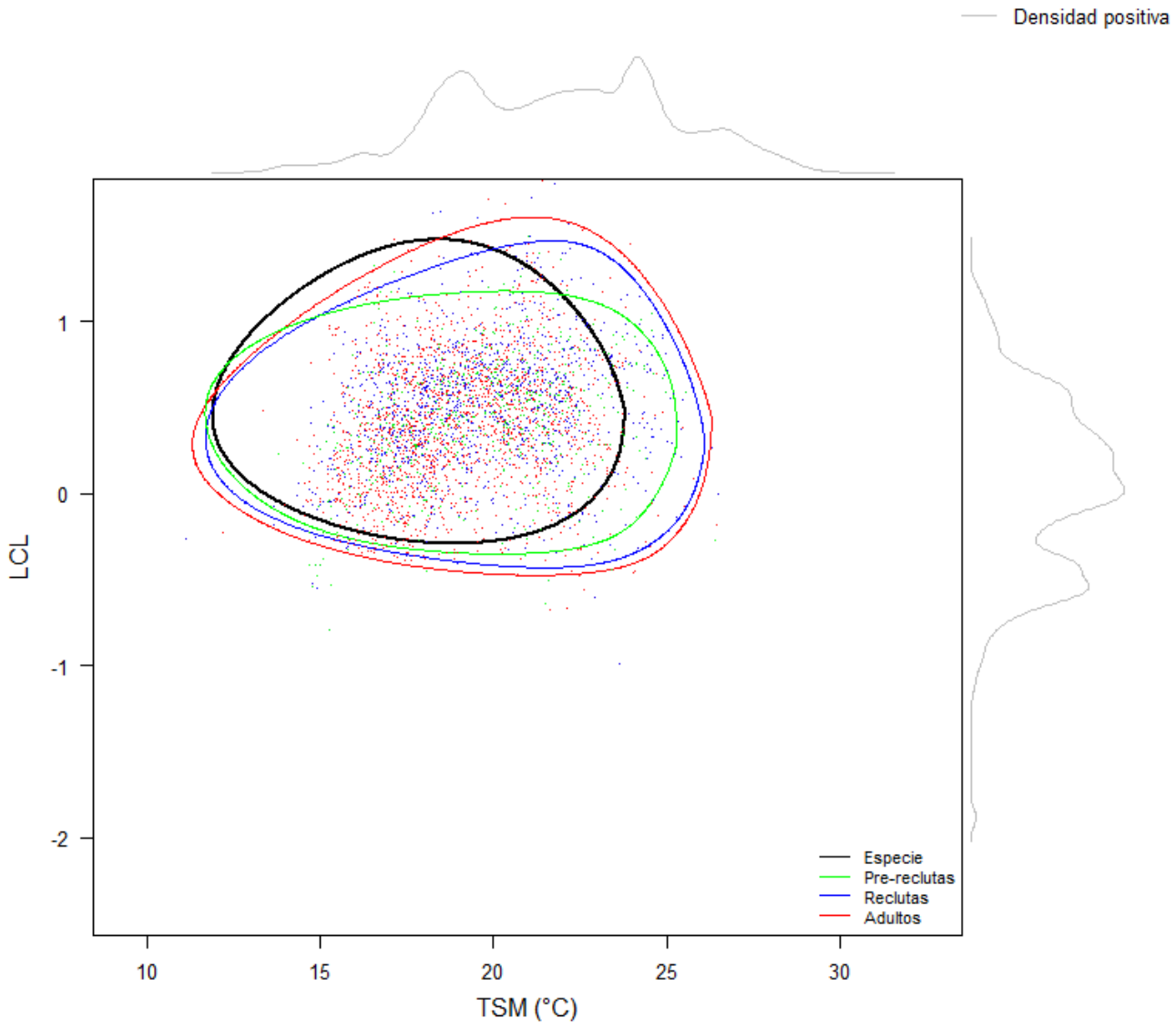


Figura **C-4**.: Traslape de nichos ecológicos de anchoveta con la interacción TSM - LCL y con inclusión de densidades de los datos para el análisis por estadios de desarrollo. Se extrajeron los límites del nicho ecológico (de la Figura **C-3**) sobre probabilidades mayores e iguales a 0,5 del modelo especie_1 (nicho para la anchoveta) y de los modelos para los estadios pre-recluta (preReclutas_1), recluta (reclutas_1) y adulto (adultos_1). Luego se adicionaron los puntos de los datos de los modelos (preReclutas_1, reclutas_1 y adultos_1) sobre los cuales se encontró anchoveta. Las líneas sobre los ejes de las variables TSM y LCL, indican la densidad de los datos del modelo especie_1 sobre el cual se encontró anchoveta ("Densidad positiva").

C.3 Interacción: salinidad superficial del mar (SSM) y el logaritmo de la concentración de clorofila-a superficial (LCL)

Las Figuras **C-5** y **C-6** muestran los resultados obtenidos con los modelos enfocados en analizar el nicho ecológico de la anchoveta por estadios de desarrollo con interacción de dos variables ambientales, la salinidad superficial del mar (SSM) y el logaritmo de la concentración de clorofila - a superficial (LCL). Así mismo, la Tabla **C-3** muestra los límites calculados de los nichos para los cuatro modelos (especie_2, preReclutas_2, reclutas_2 y adultos_2) en interacción SSM - LCL.

Cuadro **C-3**.: Límites de tolerancia de los nichos ecológicos por estadios obtenidos con los modelos en interacción SSM - LCL.

	Máximo	Mínimo	Máximo	Mínimo
Modelos	SSM (ups)	SSM (ups)	LCL	LCL
especie_2	35,48	34,34	1,56	-0,14
preReclutas_2	35,38	34,36	1,11	-0,37
reclutas_2	35,76	34,10	1,31	-0,37
adultos_2	35,70	33,83	1,45	-0,45

Los resultados de los cuatro modelos mostraron nichos ecológicos diferentes para cada estadio de desarrollo (ver Figura **C-5**); siendo el estadio de los adultos aquel que presentó un núcleo del nicho más extenso en relación a la SSM, seguido por los reclutas, y finalmente los pre-reclutas. En relación al LCL, se encontraron resultados similares a los de la SSM, ya que los adultos alcanzaron núcleos más extensos, seguidos por los reclutas y finalmente por los pre-reclutas quienes presentaron el núcleo del nicho

más reducido en comparación a los otros dos estadios. En relación al especie_2, este modelo calculó un núcleo del nicho para la anchoveta con menor amplitud sobre la SSM en comparación a los modelos de los estadios (pre-recluta, recluta y adultos), así mismo presentó el núcleo del nicho más restringido en relación al LCL.

La Figura **C-6** mostró los límites de los nichos para cada modelo. En relación a la SSM, los pre-reclutas alcanzaron la menor amplitud de 1,02 ups (rango de 34,36 ups y 35.38 ups), seguidos de los reclutas con la amplitud de 1,66 ups (rango de 34,10 ups y 35,76 ups), finalmente los adultos con la amplitud de 1,87 ups (rango de 33,83 ups y 35,70 ups). El modelo especie_2 calculó una amplitud mayor en relación a la SSM de la obtenida por los pre-reclutas más no por los reclutas y adultos, la cual fue de 1,14 ups con el rangos de 34,34 ups y 35,48 ups. En relación al LCL, fue el modelo de los adultos el cual presentó la mayor amplitud de 1,90 con rango de -0,46 y 1,22 (correspondientes a 0,35 mg Chl-a/m3 y 28,18 mg Chl-a/m3), por otro lado el modelo de los reclutas alcanzó la amplitud de 1,68 con rango de -0,37 y 1,31 (correspondientes a 0,43 mg Chl-a/m3 y 20,42 mg Chl-a/m3), y finalmente los pre-reclutas quienes alcanzaron la amplitud de 1,48 con rango de -0,37 y 1,11 (correspondientes a 0,43 mg Chl-a/m3 y 12,88 mg Chl-a/m3). El modelo especie_2 presentó la amplitud de 1,7 mg Chl-a/m3, con el rango de -0,14 y 1,56 (correspondientes a 0,72 mg Chl-a/m3 y 36,31 mg Chl-a/m3).

Los puntos de los datos de los modelos para cada estadio (preReclutas_2, reclutas_2 y adultos_2) sobre los cuales se encontró anchoveta estuvieron contenidos en su mayor parte dentro del nicho calculado por el modelo especie_2. Y en relación a las líneas de densidad positiva del modelo especie para la SSM, esta tuvo la mayor densidad en los valores próximos a los 35 de salinidad, mientras que en relación a la línea de densidad para el LCL, esta tuvo dos picos de máxima densidad, el primero entre -0,2 y 0,7 y el segundo entre -0,8 y -0,4.

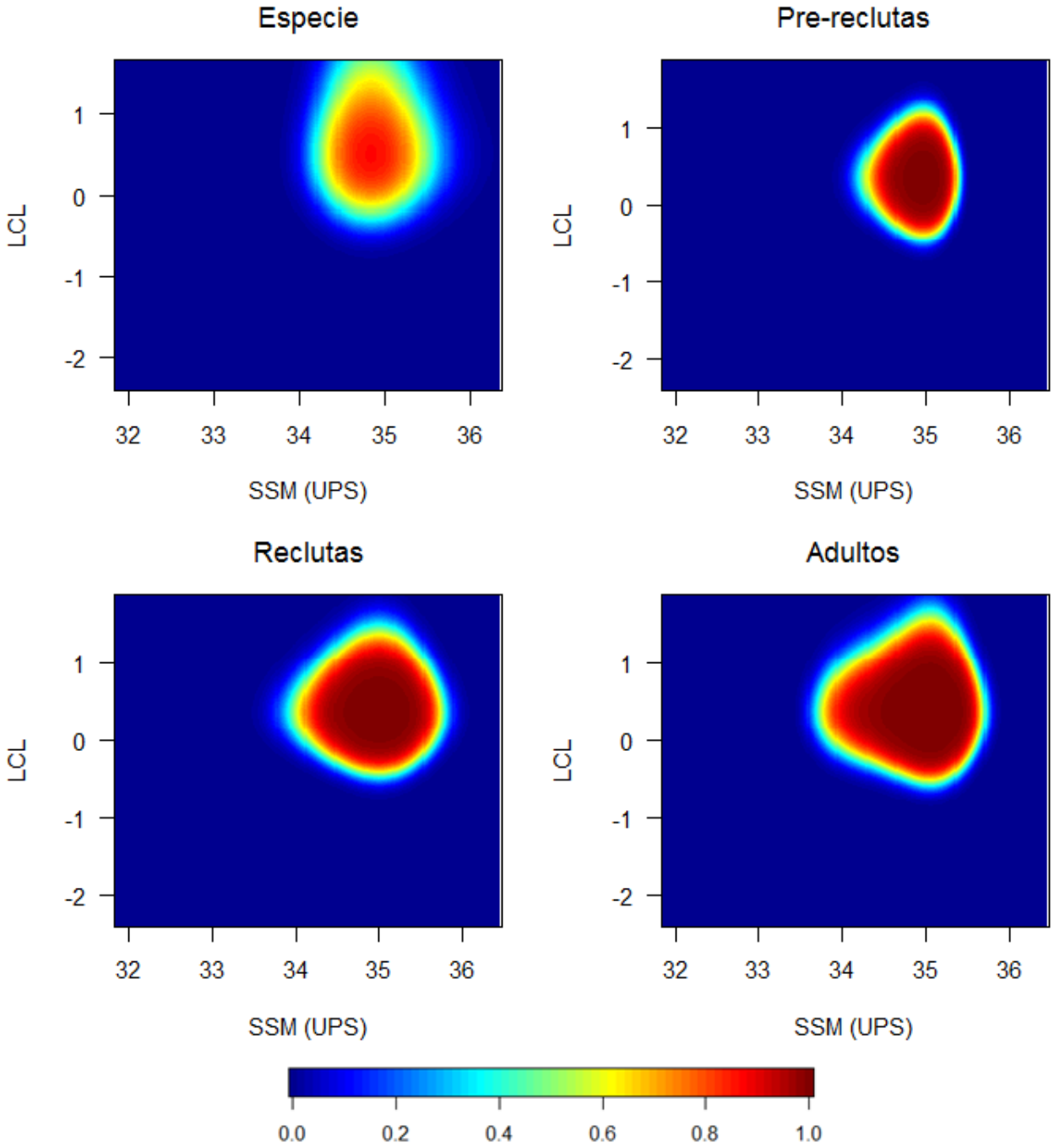


Figura **C-5**.: Caracterización del nicho ecológico de la anchoveta obtenido con la interacción de la salinidad superficial del mar (SSM) y el logaritmo de la concentración de clorofila - a superficial (LCL) para el análisis por estadios de desarrollo. Se muestran los resultados de cuatro modelos construidos en la interacción SSM - LCL acompañados por la escala de colores (barra horizontal) que indica las probabilidades del nicho (de 0 a 1) para el modelo especie_2 que calculó el nicho ecológico para la anchoveta en la costa peruana así como los modelos para tres estadios de desarrollo de la anchoveta: preReclutas_2 para el estadio pre-recluta, reclutas_2 para el estadio recluta y adultos_2 para el estadio adulto (Ver configuración de los modelos en la Tabla **3-3**).

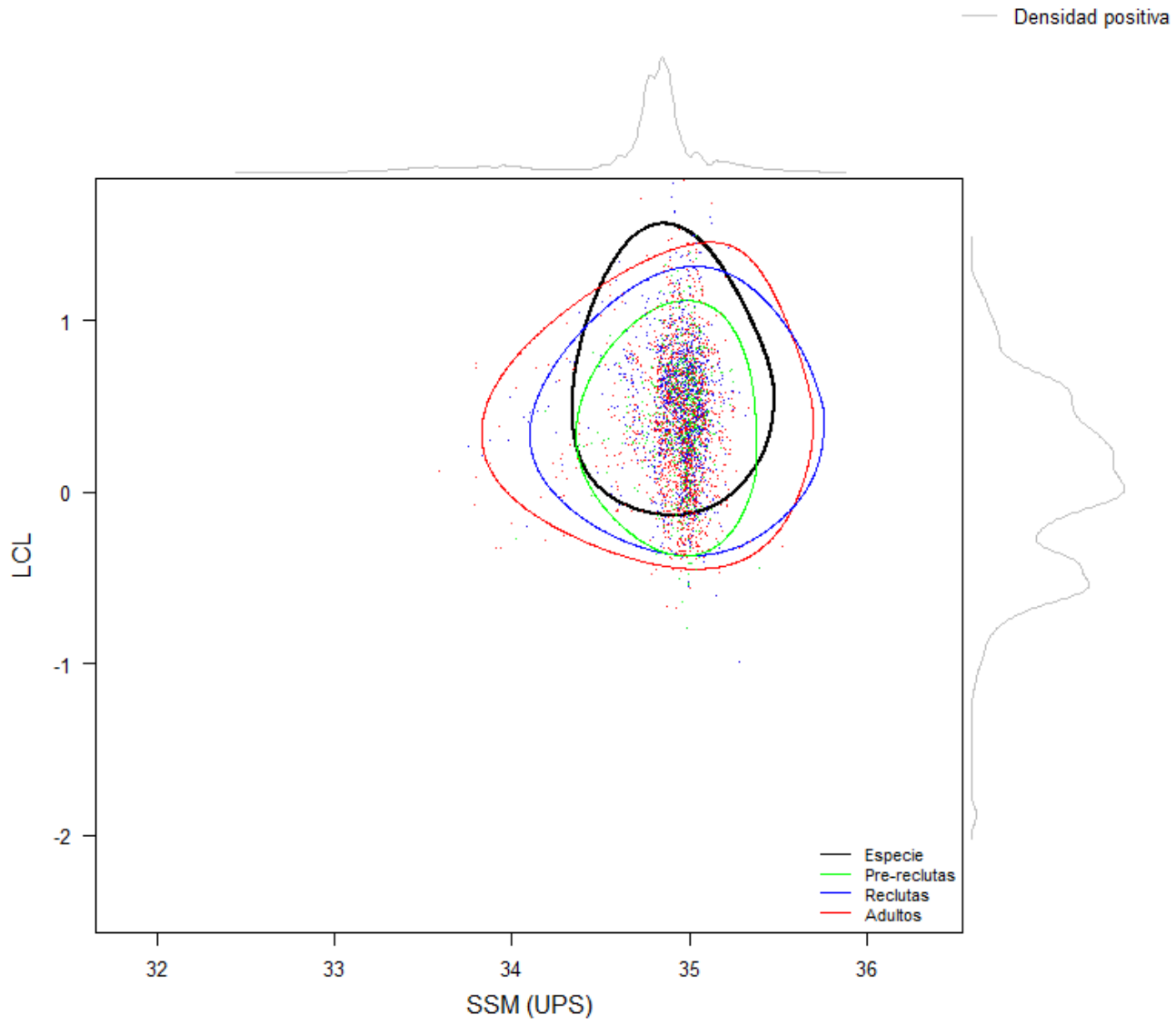


Figura **C-6**.: Traslape de nichos ecológicos de anchoveta con la interacción SSM - LCL y con inclusión de densidades de los datos para el análisis por estadios de desarrollo. Se extrajeron los límites del nicho ecológico (de la Figura **C-5**) sobre probabilidades mayores e iguales a 0,5 del modelo especie_2 (nicho para la anchoveta) y de los modelos para los estadios pre-recluta (preReclutas_2), recluta (reclutas_2) y adulto (adultos_2). Luego se adicionaron los puntos de los datos de los modelos (preReclutas_2, reclutas_2 y adultos_2) sobre los cuales se encontró anchoveta. Las líneas sobre los ejes de las variables SSM y LCL, indican la densidad de los datos del modelo especie_2 sobre el cual se encontró anchoveta ("Densidad positiva").

C.4 Interacción: temperatura superficial del mar (TSM) y el logaritmo de la profundidad de la oxiclina (LOXI)

Las Figuras **C-7** y **C-8** muestran los resultados obtenidos con los modelos enfocados en analizar el nicho ecológico de la anchoveta por estadios de desarrollo con interacción de dos variables ambientales, la temperatura superficial del mar (TSM) y el logaritmo de la profundidad de la oxiclina (LOXI). Así mismo, la Tabla **C-4** muestra los límites calculados de los nichos para los cuatro modelos (especie_3, preReclutas_3, reclutas_3 y adultos_3) en interacción TSM - LOXI.

Cuadro **C-4**.: Límites de tolerancia de los nichos ecológicos por estadios obtenidos con los modelos en interacción TSM - LOXI.

	Máximo	Mínimo	Máximo	Mínimo
Modelos	TSM (°C)	TSM (°C)	LOXI	LOXI
especie_3	23,50	10,49	1,88	-0,11
preReclutas_3	24,70	11,48	1,79	0,08
reclutas_3	25,55	10,89	1,92	-0,11
adultos_3	25,70	11,78	2,03	-0,04

Los resultados de los cuatro modelos mostraron nichos ecológicos diferentes para cada estadio de desarrollo (ver Figura **C-7**); siendo el estadio de los reclutas aquel que presentó un núcleo del nicho más extenso en relación a la TSM, seguido por los adultos con un núcleo de nicho más reducido que el anterior mencionado, y finalmente los pre-reclutas. En relación al LOXI, fueron los adultos aquellos que alcanzaron núcleos más extensos, seguidos de los reclutas y finalmente los pre-reclutas. En relación al modelo

especie_3, este calculó el núcleo del nicho para la anchoveta con mayor amplitud sobre el LOXI en comparación a los modelos anteriores (preReclutas_3, reclutas_3 y adultos_3), sin embargo presentó su núcleo de nicho más restringido en relación a la TSM.

La Figura **C-8** mostró los límites de los nichos para cada modelo. En relación a la TSM, los reclutas alcanzaron la mayor amplitud de 14,66 °C (rango de 10,89 °C y 25,55 °C), seguidos de los adultos con la amplitud de 13,92 °C (rango de 11,78 °C y 25,70 °C), luego los pre-reclutas con la amplitud de 13,22 °C (rango de 11,48 °C y 24,70 °C). El modelo especie_3 calculó una amplitud de 13,01 °C para el nicho ecológico de la anchoveta con el rango de 10,49 °C y 23,50 °C. En relación al LOXI, el modelo especie_3 calculó la amplitud de 1,99 con el rango de -0,11 y 1,88 (correspondientes a profundidades entre 0.78 m y 75,86 m); por otro lado, los pre-reclutas calcularon la amplitud de 1,71 con el rango de 0,08 y 1,79 (correspondientes a profundidades entre 1,20 m y 61,66 m), los reclutas la amplitud de 2,03 con el rango de -0,11 y 1,92 (correspondientes a profundidades entre 0,78 m y 83,18 m) y finalmente los adultos la amplitud de 2,07 con el rango de -0,04 y 2,03 (correspondientes a profundidades entre 0,91 m y 107,15 m).

Los puntos de los datos de los modelos para cada estadio (preReclutas_3, reclutas_3 y adultos_3) sobre los cuales se encontró anchoveta estuvieron contenidos en su mayor parte dentro del nicho calculado por el modelo especie_3. En relación a las líneas de densidad positiva del modelo especie_3 para la TSM, esta tuvo la mayor densidad entre los 17°C y los 23°C mientras que en relación a la línea de densidad para el LOXI, esta tuvo la mayor densidad entre 2 y 1,3.

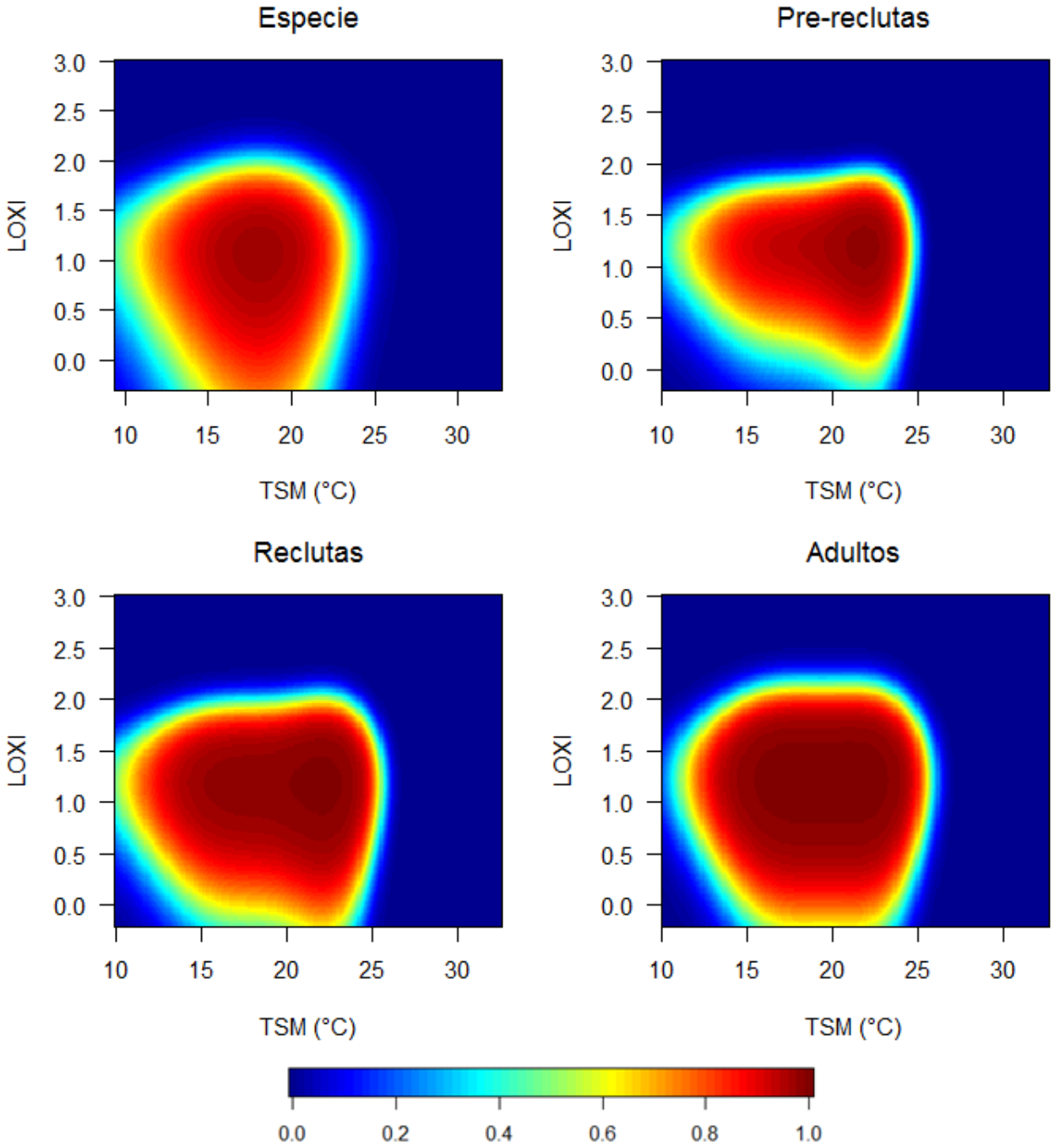


Figura **C-7**.: Caracterización del nicho ecológico de la anchoveta obtenido con la interacción de la temperatura superficial del mar (TSM) y el logaritmo de la profundidad de la oxiclina (LOXI) para el análisis por estadios de desarrollo. Se muestran los resultados de cuatro modelos construidos en la interacción TSM - LOXI acompañados por la escala de colores (barra horizontal) que indica las probabilidades del nicho (de 0 a 1) para el modelo especie_3 que calculó el nicho ecológico para la anchoveta en la costa peruana así como los modelos para tres estadios de desarrollo de la anchoveta: preReclutas_3 para el estadio pre-recluta, reclutas_3 para el estadio recluta y adultos_3 para el estadio adulto (Ver configuración de los modelos en la Tabla **3-3**).

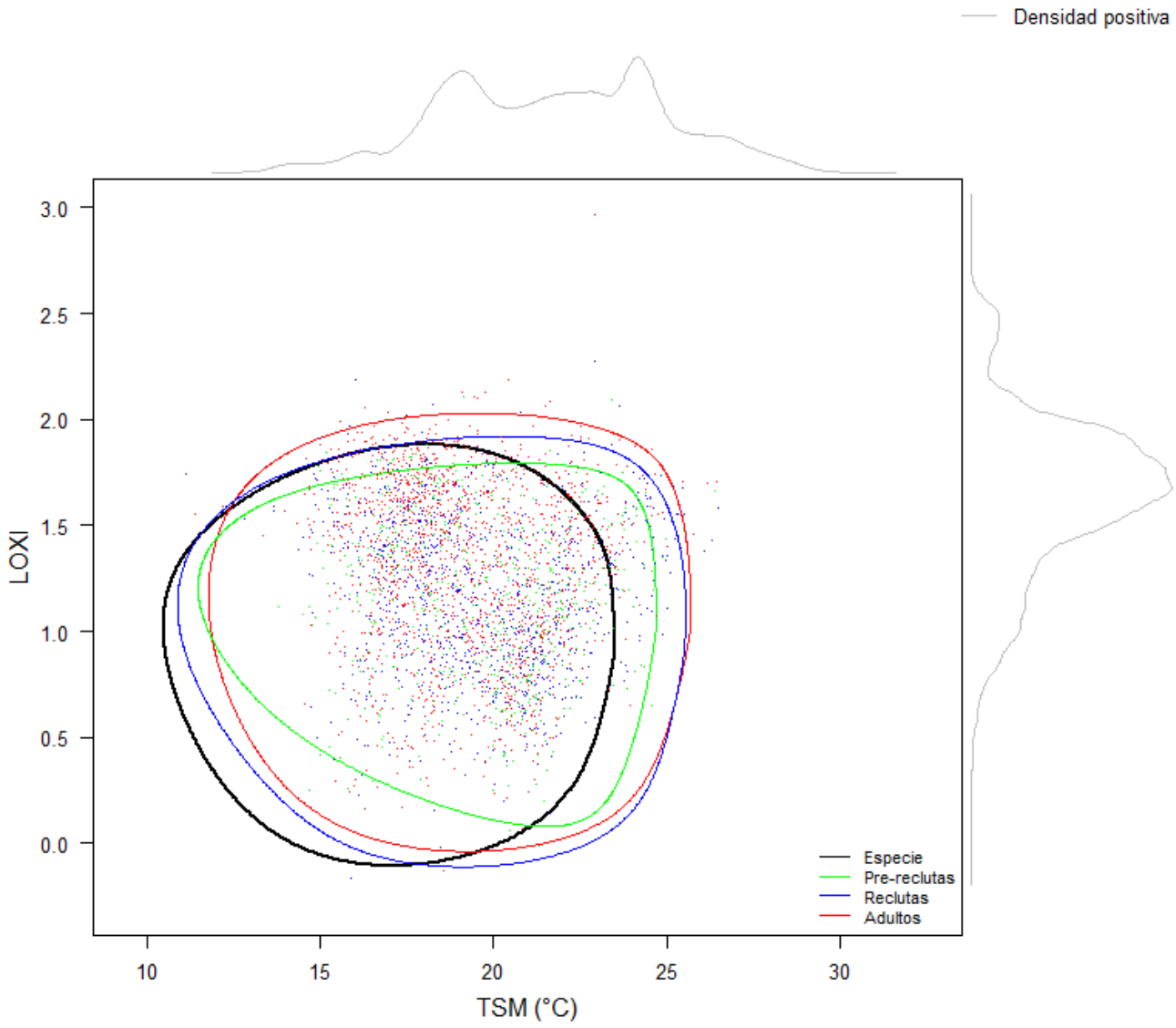


Figura **C-8**.: Traslape de nichos ecológicos de anchoveta con la interacción TSM - LOXI y con inclusión de densidades de los datos para el análisis por estadios de desarrollo. Se extrajeron los límites del nicho ecológico (de la Figura **C-7**) sobre probabilidades mayores e iguales a 0,5 del modelo especie_3 (nicho para la anchoveta) y de los modelos para los estadios pre-recluta (preReclutas_3), recluta (reclutas_3) y adulto (adultos_3). Luego se adicionaron los puntos de los datos de los modelos (preReclutas_3, reclutas_3 y adultos_3) sobre los cuales se encontró anchoveta. Las líneas sobre los ejes de las variables TSM y LOXI, indican la densidad de los datos del modelo especie_3 sobre el cual se encontró anchoveta ("Positive density").

C.5 Interacción: salinidad superficial del mar (SSM) y el logaritmo de la profundidad de la oxiclina (LOXI)

Las Figuras **C-9** y **C-10** muestran los resultados obtenidos con los modelos enfocados en analizar el nicho ecológico de la anchoveta por estadios de desarrollo con interacción de dos variables ambientales, la salinidad superficial del mar (SSM) y el logaritmo de la profundidad de la oxiclina (LOXI). Así mismo, la Tabla **C-5** muestra los límites calculados de los nichos para los cuatro modelos (especie_4, preReclutas_4, reclutas_4 y adultos_4) en interacción SSM - LOXI.

Cuadro **C-5**.: Límites de tolerancia de los nichos ecológicos por estadios obtenidos con los modelos en interacción SSM - LOXI.

	Máximo	Mínimo	Máximo	Mínimo
Modelos	SSM (ups)	SSM (ups)	LOXI	LOXI
especie_4	35,78	34,23	1,67	0,09
preReclutas_4	35,36	34,40	1,76	0,02
reclutas_4	35,60	34,17	1,86	-0,07
adultos_4	35,48	34,00	2,06	-0,01

Los resultados de los cuatro modelos mostraron nichos ecológicos diferentes para cada estadio de desarrollo (ver Figura **C-9**); siendo el estadio de los adultos aquel que presentó un núcleo del nicho más extenso en relación a la SSM, seguido por los reclutas y finalmente por los pre-reclutas. En relación al LOXI, también se presentó dicho patrón, siendo los adultos quienes contenieron los núcleos de nichos de los estadios menos desarrollados, como los reclutas y posteriormente los pre-reclutas. En relación al modelo

especie_4, este calculó el núcleo del nicho para la anchoveta con mayor amplitud sobre la SSM en comparación a los modelos anteriores (preReclutas_4, reclutas_4 y adultos_4), sin embargo presentó su núcleo de nicho más restringido en relación al LOXI.

La Figura **C-10** mostró los límites de los nichos para cada modelo. En relación a la SSM, fueron los adultos aquellos que alcanzaron la mayor amplitud de 1,48 ups (rango de 34,00 ups y 35,48 ups), seguido por los reclutas con la amplitud de 1,43 ups (rango de 34,17 ups y 35,60 ups) y finalmente los pre-reclutas con la amplitud de 0,96 ups (rango de 34,40 ups y 35,36 ups). El modelo especie_4 alcanzó la amplitud de 1,55 ups (rango de 34,23 ups y 35,78 ups). En relación al LOXI, el modelo especie_4 calculó la amplitud de 1,58 con rango de 0,09 y 1,67 (correspondientes a profundidades entre 1,23 m y 46,77 m); por otro lado, los pre-reclutas presentaron la amplitud de 1,74 con rango de 0,02 y 1,76 (correspondientes a profundidades entre 1,05 y 57,54 m), los reclutas con la amplitud de 1,93 con rangos entre -0,07 y 1,86 (correspondientes a profundidades entre 0,85 m y 72,44 m) y finalmente los adultos con la amplitud de 2,07 con rangos entre -0,01 y 2,06 (correspondientes a profundidades entre 0,98 m y 114,82 m).

Los puntos de los datos de los modelos para cada estadio (pre-reclutas, reclutas y adultos) sobre los cuales se encontró anchoveta estuvieron contenidos completamente dentro del nicho calculado por el modelo especie_4. Así mismo, este modelo cubrió casi en su totalidad los nichos de los tres estadios de desarrollo. En relación a las líneas de densidad positiva del modelo especie_4 para la SSM, esta tuvo la mayor densidad entre los 34,8 y los 35 de SSM, mientras que en relación a la línea de densidad para el LOXI, esta tuvo la mayor densidad entre 2 y 1,3.

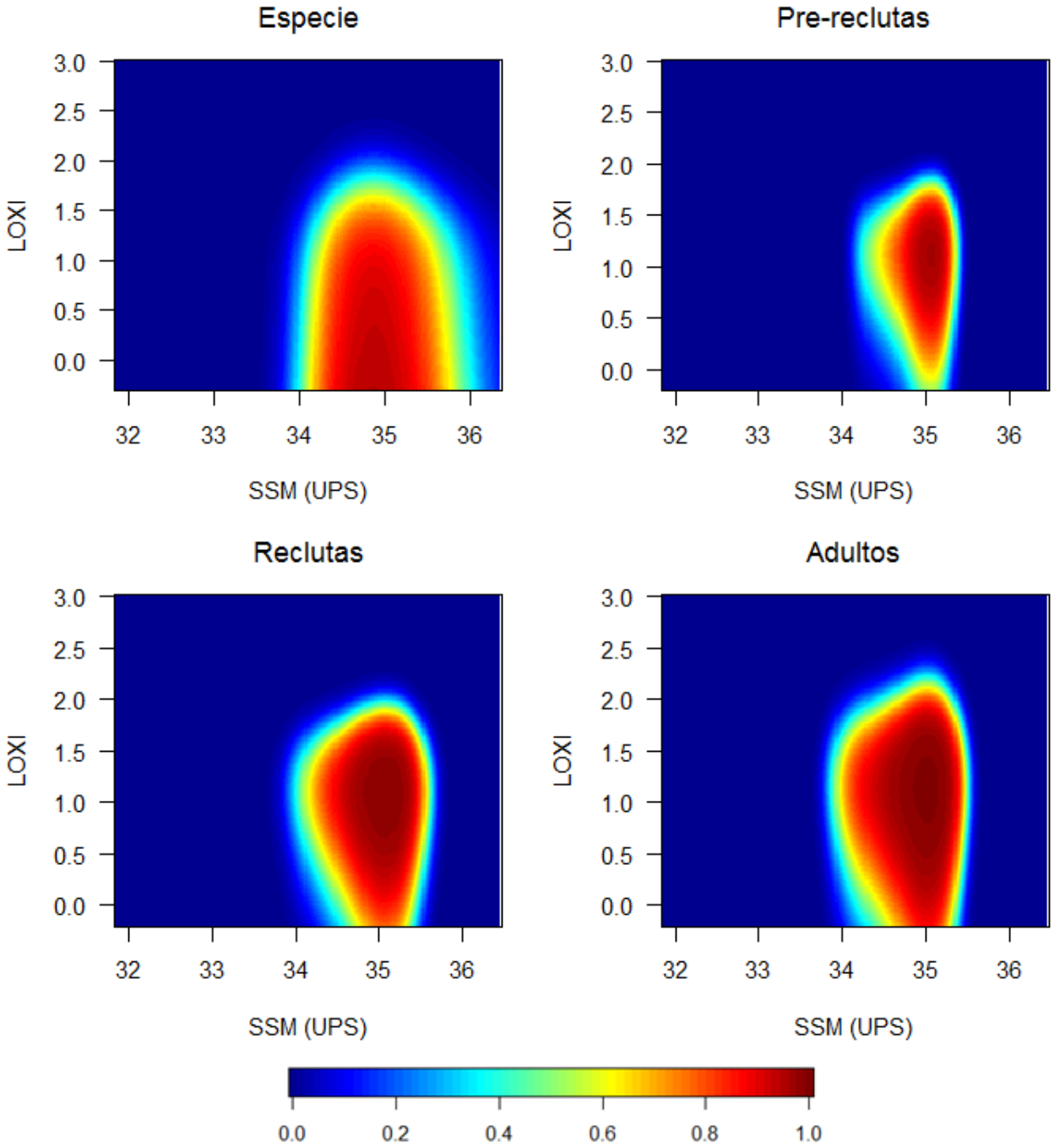


Figura **C-9**.: Caracterización del nicho ecológico de la anchoveta obtenido con la interacción de la salinidad superficial del mar (SSM) y el logaritmo de la profundidad de la oxiclina (LOXI) para el análisis por estadios de desarrollo. Se muestran los resultados de cuatro modelos construidos en la interacción SSM-LOXI acompañados por la escala de colores (barra horizontal) que indica las probabilidades del nicho (de 0 a 1) para el modelo especie_4 que calculó el nicho ecológico para la anchoveta en la costa peruana así como los modelos para tres estadios de desarrollo de la anchoveta: preReclutas_4 para el estadio pre-recluta, reclutas_4 para el estadio recluta y adultos_4 para el estadio adulto (Ver configuración de los modelos en la Tabla **3-3**).

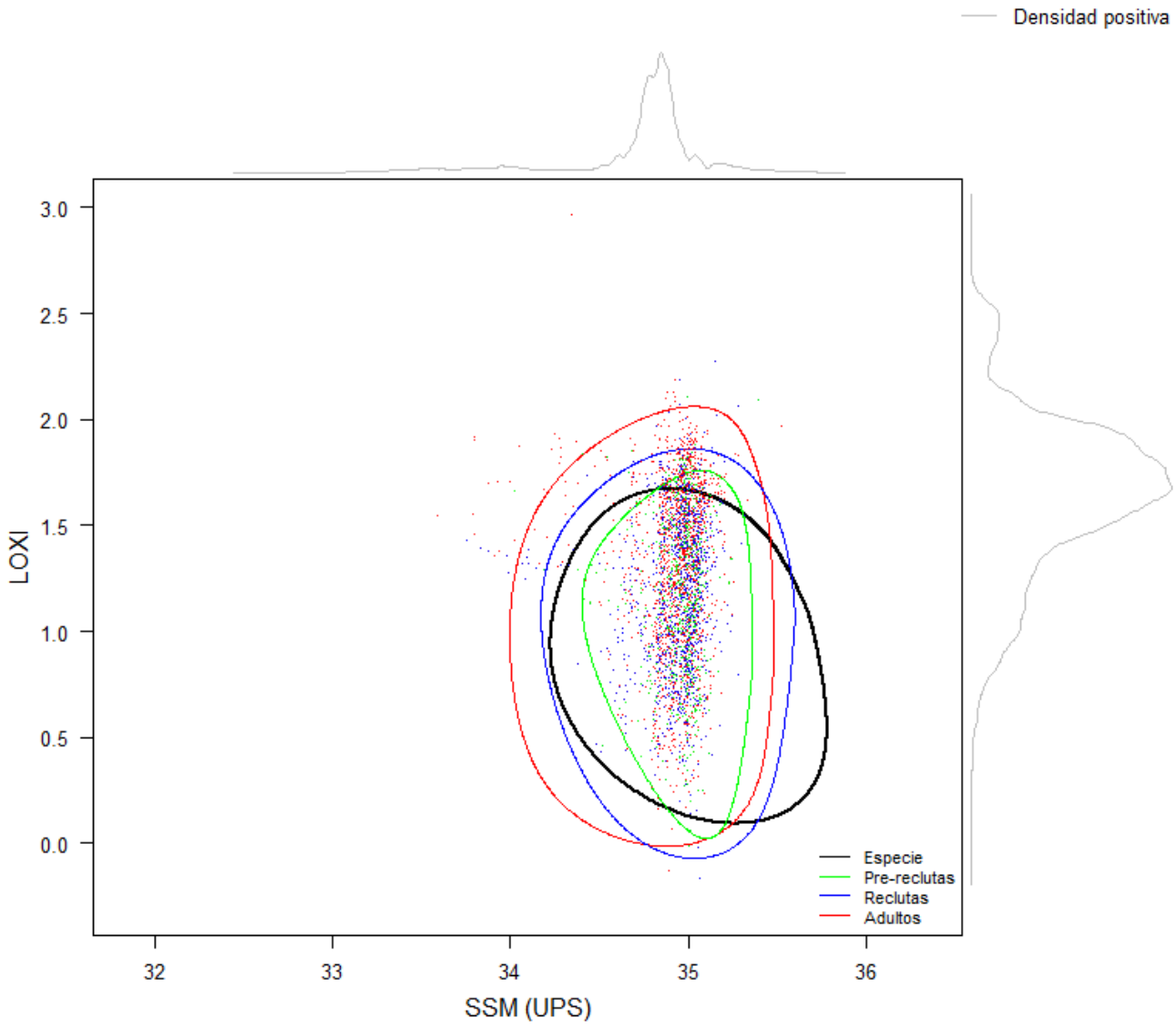


Figura **C-10**.: Traslape de nichos ecológicos de anchoveta con la interacción SSM - LOXI y con inclusión de densidades de los datos para el análisis por estadios de desarrollo. Se extrajeron los límites del nicho ecológico (de la Figura **C-9**) sobre probabilidades mayores e iguales a 0,5 del modelo especie_4 (nicho para la anchoveta) y de los modelos para los estadios pre-recluta (preReclutas_4), recluta (reclutas_4) y adulto (adultos_4). Luego se adicionaron los puntos de los datos de los modelos (preReclutas_4, reclutas_4 y adultos_4) sobre los cuales se encontró anchoveta. Las líneas sobre los ejes de las variables SSM y LOXI, indican la densidad de los datos del modelo especie_4 sobre el cual se encontró anchoveta ("Densidad positiva").

C.6 Interacción: logaritmo de la concentración de clorofila-a superficial (LCL) y el logaritmo de la profundidad de la oxiclina (LOXI)

Las Figuras **C-11** y **C-12** muestran los resultados obtenidos con los modelos enfocados en analizar el nicho ecológico de la anchoveta por estadios de desarrollo con interacción de dos variables ambientales, el logaritmo de la concentración de la clorofila-a superficial (LCL) y el logaritmo de la profundidad de la oxiclina (LOXI). Así mismo, la Tabla **C-6** muestra los límites calculados de los nichos para los cuatro modelos (especie_5, preReclutas_5, reclutas_5 y adultos_5) en interacción LCL - LOXI.

Cuadro **C-6**.: Límites de tolerancia de los nichos ecológicos por estadios obtenidos con los modelos en interacción LCL - LOXI.

	Máximo	Mínimo	Máximo	Mínimo
Modelos	LCL	LCL	LOXI	LOXI
especie_5	1,56	-0,63	1,96	-0,11
preReclutas_5	1,23	-0,43	2,39	-0,05
reclutas_5	1,84	-0,43	2,95	-0,19
adultos_5	1,72	-0,45	2,91	-0,20

Los resultados de los cuatro modelos mostraron nichos ecológicos diferentes para cada estadio de desarrollo (ver Figura **C-11**); siendo el estadio de los adultos aquel que presentó un núcleo del nicho más extenso en relación al LOXI, seguido por los reclutas y finalmente por los pre-reclutas. En relación al LCL, también se presentó dicho

patrón, siendo los adultos y los reclutas quienes contenieron el núcleo del nicho de pre-reclutas. Respecto al modelo especie, este presentó un núcleo de nicho con mayor amplitud sobre el LCL, en comparación a lo obtenido por los modelos de cada estadio, sin embargo respecto al LOXI la amplitud de nicho fue menor.

La Figura **C-12** mostró los límites de los nichos para cada modelo. En relación al LOXI los pre-reclutas presentaron la menor amplitud de 2,44 con rango de -0,05 y 2,39 (correspondientes a profundidades entre 0,89 m y 245,47 m), mientras que adultos alcanzaron la amplitud de 3,11 con rango de -0,20 y 2,91 (correspondientes a profundidades entre 0,63 m y 812,83 m), seguido por los reclutas quienes alcanzaron la amplitud de 3,14 con rango de -0,19 y 2,95 (correspondientes a profundidades entre 0,65 m y 891,25 m). El modelo especie presentó la amplitud de 2,07 con rango de -0,11 y 1,96 (correspondientes a profundidades de 0,78 m y 91,20 m). En relación al LCL, los pre-reclutas obtuvieron la menor amplitud de 1,66 con rango de -0,43 y 1,23 (correspondiente al rango de 0,37 y 16,98 mg Chl-a/m3), seguido de los adultos con la amplitud de 2,17 con rango de -0,45 y 1,72 (correspondiente al rango de 0,35 y 52,48 mg Chl-a/m3), y finalmente los reclutas con la amplitud de 2,27 con rango de -0,43 y 1,84 (correspondiente al rango de 0,37 y 69,18 mg Chl-a/m3). En relación al modelo especie, este presentó la amplitud de 2,19 con rango de -0,63 y 1,56, correspondientes a profundidades de la oxiclina entre 0,23 m y 36,31 m.

Los puntos de los datos de los modelos de estadios (preReclutas_5, reclutas_5 y adultos_5) sobre los cuales se encontró anchoveta estuvieron contenidos completamente dentro del nicho calculado por el modelo especie_5. Así mismo, este modelo cubrió casi en su totalidad los nichos de los tres estadios de desarrollo. En relación a las líneas de densidad positiva del modelo especie para el LCL, esta tuvo dos picos de máxima densidad, el primero entre -0,2 y 0,7 y el segundo entre -0,8 y -0,4; mientras que en relación a la línea de densidad para el LOXI, esta tuvo la mayor densidad entre 2 y 1.3.

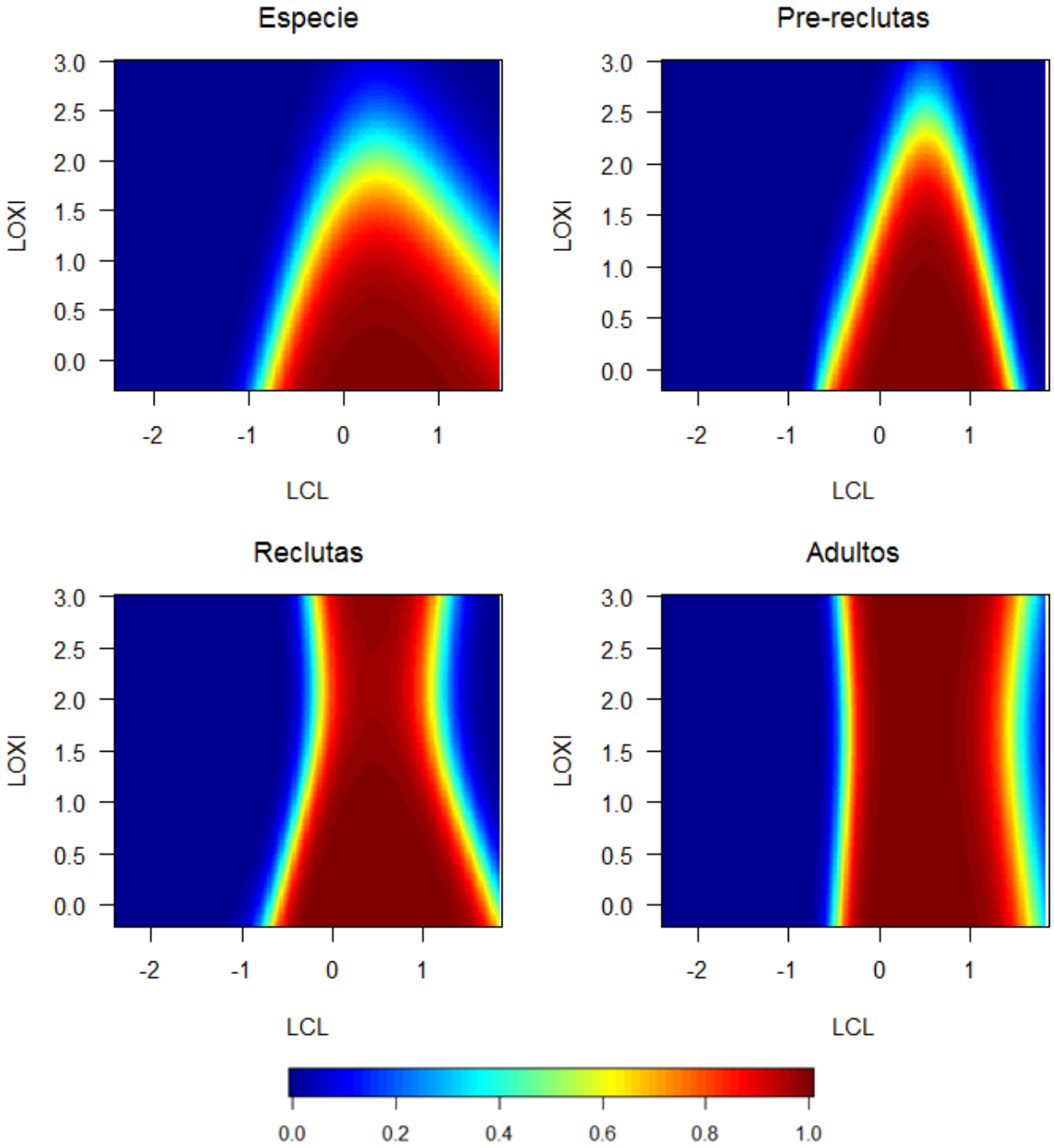


Figura **C-11**.: Caracterización del nicho ecológico de la anchoveta obtenido con la interacción del logaritmo de la concentración de clorofila-a superficial (LCL) y el logaritmo de la profundidad de la oxiclina (LOXI) para el análisis por estadios de desarrollo. Se muestran los resultados de cuatro modelos construidos en la interacción LCL-LOXI acompañados por la escala de colores (barra horizontal) que indica las probabilidades del nicho (de 0 a 1) para el modelo especie_5 que calculó el nicho ecológico para la anchoveta en la costa peruana así como los modelos para tres estadios de desarrollo de la anchoveta: preReclutas_5 para el estadio pre-recluta, reclutas_5 para el estadio recluta y adultos_5 para el estadio adulto (Ver configuración de los modelos en Tabla **3-3**). 152

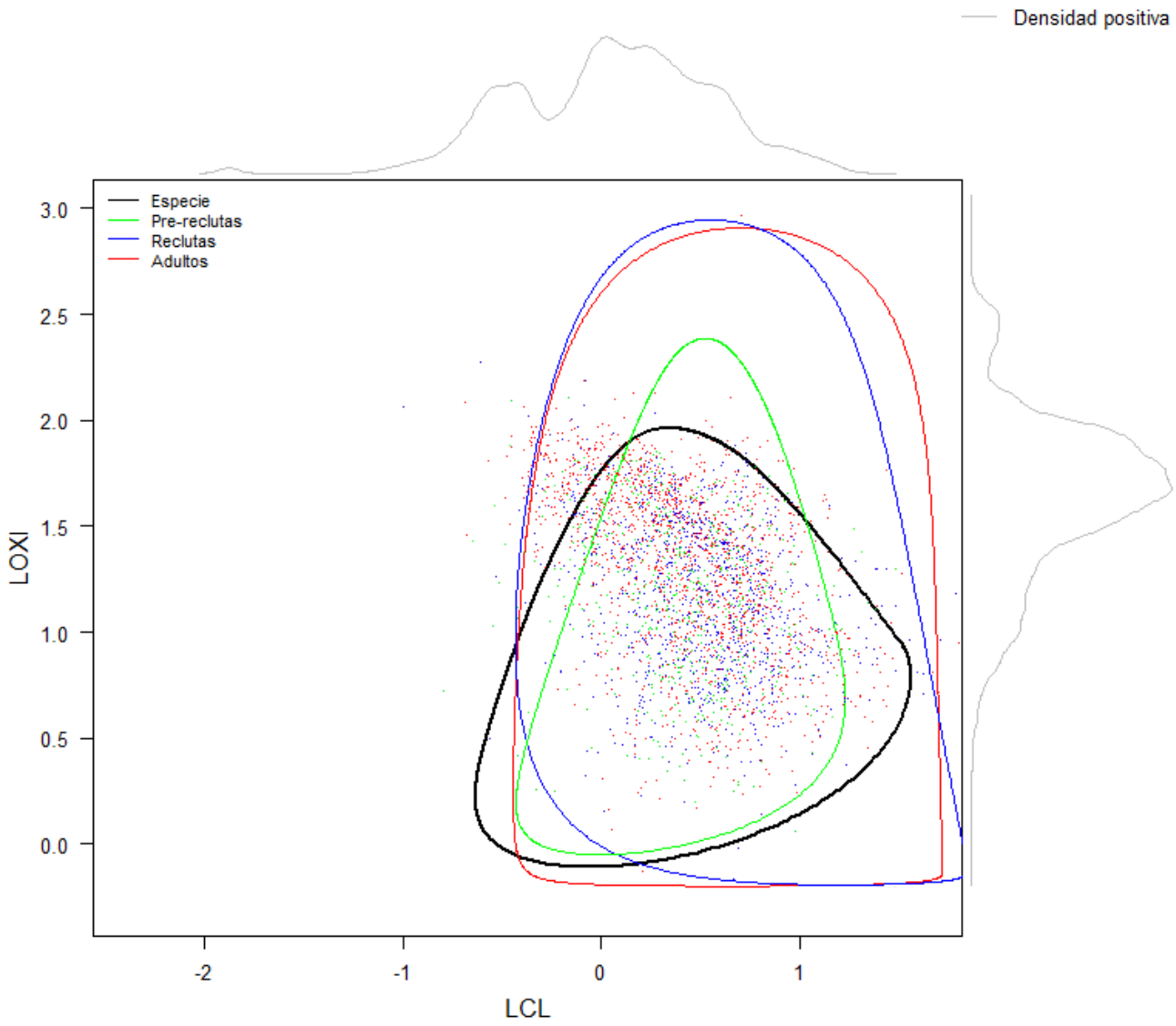


Figura **C-12**.: Traslape de nichos ecológicos de anchoveta con la interacción LCL - LOXI y con inclusión de densidades de los datos para el análisis por estadios de desarrollo. Se extrajeron los límites del nicho ecológico (de la Figura **C-11**) sobre probabilidades mayores e iguales a 0,5 del modelo especie_5 (nicho para la anchoveta) y de los modelos para los estadios pre-recluta (preReclutas_5), recluta (reclutas_5) y adulto (adultos_5). Luego se adicionaron los puntos de los datos de los modelos (preReclutas_5, reclutas_5 y adultos_5) sobre los cuales se encontró anchoveta. Las líneas sobre los ejes de las variables LCL y LOXI, indican la densidad de los datos del modelo especie_5 sobre el cual se encontró anchoveta ("Densidad positiva").

D Anexo: Cuartiles de los porcentajes de cobertura para el nicho ecológico de la anchoveta por stocks

Cuadro **D-1**.: Cuartiles de los porcentajes de cobertura para el nicho ecológico de la anchoveta por stocks.

Stock	Variable	0 %	25 %	50 %	75 %	100 %
Norte		0,00	12,50	48,06	94,07	100,00
Centro	TSM	4,13	69,84	98,74	100,00	100,00
Sur		57,95	85,84	92,32	98,69	100,00
Norte		38,49	58,60	70,32	83,80	98,45
Centro	SSM	38,39	57,74	71,91	79,93	94,95
Sur		33,22	50,50	56,39	61,86	75,34
Norte		3,77	12,82	15,30	17,41	25,86
Centro	CL	1,12	3,85	4,80	6,55	13,44
Sur		2,26	5,58	7,25	9,22	14,22
Norte		46,93	60,54	62,52	64,67	70,68
Centro	OXI	8,50	13,22	13,70	15,11	21,48
Sur		0,08	0,90	2,13	2,85	5,30

E Anexo: Cuartiles de los porcentajes de cobertura para el nicho ecológico de la anchoveta por estadios de desarrollo

Cuadro **E-1**.: Cuartiles de los porcentajes de cobertura para el nicho ecológico de la anchoveta por estadios de desarrollo.

Stock	Variable	0 %	25 %	50 %	75 %	100 %
Pre-reclutas		0,00	0,00	1,25	10,51	35,89
Reclutas	TSM	32,14	62,63	99,78	100,00	100,00
Adultos		35,96	69,79	99,98	100,00	100,00
Pre-reclutas		12,27	25,86	34,02	46,30	71,79
Reclutas	SSM	15,36	31,06	38,71	51,05	76,32
Adultos		21,52	39,72	49,02	62,58	84,63
Pre-reclutas		3,53	11,38	13,63	15,48	22,20
Reclutas	CL	3,70	12,21	14,45	16,67	23,40
Adultos		4,89	16,29	19,05	22,17	35,02
Pre-reclutas		0,01	7,37	10,05	13,81	21,04
Reclutas	OXI	0,21	16,04	18,52	22,08	30,86
Adultos		5,96	40,22	41,92	43,60	48,44

UNIVERSIDAD PERUANA
CAYETANO HEREDIA
ESCUELA DE POSGRADO VICTOR ALZAMORA CASTRO

Declaración del Autor

La presente tesis es un trabajo original y no es el resultado de trabajo en colaboración con otros, excepto cuando así está citado explícitamente en el texto. No ha sido ni enviado ni sometido a evaluación para la obtención de otro grado o diploma que no sea el presente.

Título del trabajo de Investigación: FACTORES DETERMINANTES DE LA VARIABILIDAD ESPACIAL DE ANCHOVETA PERUANA (*Engraulis ringens*) EN EL PACÍFICO SUDORIENTAL.

Nombre del Autor: Doris Criscely Luján Paredes.

Programa: Maestría en Ciencias del Mar

Firma del autor
DNI 70434146

Fecha: 13 de Junio del 2016