



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

DINÁMICA DEL RECLUTAMIENTO DEL CAMARÓN
***HETEROCARPUS REEDI* (DECAPODA, CARIDEA)**
MODULADA POR EL CLIMA Y LA DEPREDACIÓN EN
CHILE.

Tesis presentada a la Facultad de Ciencias Naturales y
Oceanográficas de la Universidad de Concepción para optar al
grado de Magister en Ciencias con Mención en Pesquerías

POR: CAMILA PAZ SAGUA CEPEDA

Profesor Guía: Luis Cubillos Santander

Concepción, Chile 2020

Se autoriza la reproducción total o parcial, con fines académicos, por cualquier medio o procedimiento, incluyendo la cita bibliográfica del documento.

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

Profesor Guía

Dr. Luis Cubillos Santander
Departamento de Oceanografía
Universidad de Concepción

Comisión Evaluadora



Dr.(c) Rubén Alarcón Muñoz
Departamento de Oceanografía
Universidad de Concepción

Dr. Cristian Canales Ramírez
Escuela de Ciencias del Mar
Pontificia Universidad Católica de Valparaíso

A mi hijo Lucas Adrián.



AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi profesor guía Dr. Luis Cubillos, por brindarme su apoyo constante, ser paciente y dedicar tiempo de calidad en nuestras horas de trabajo. Por guiarme en todo momento en este proceso de investigación.

Agradezco también a mi comisión evaluadora, Rubén Alarcón y Cristian Canales, por su buena disposición en todo momento.

A mi familia, amigos y colegas, personitas bellas que me rodean y con quienes comparto mis alegrías, quienes me apoyaron de alguna u otra manera durante esta bonita etapa de crecimiento profesional y personal.

A Jaime por su paciencia infinita y por estar siempre ahí, con su energía y buena disposición.

Sobre todo, agradezco a mi hijo Lucas, el motor de mi vida y por quien hoy estoy en este proceso, por su apañe de siempre, por ser mi compañero de aventuras, y quien hace de mí, una mejor versión.

TABLA DE CONTENIDO

Índice de figuras	vi
Índice de tablas.....	viii
RESUMEN.....	ix
ABSTRACT	xi
INTRODUCCIÓN	1
HIPÓTESIS	6
OBJETIVOS	7
Objetivo general.....	7
Objetivos específicos	7
METODOLOGÍA	8
1. Fuente de datos	8
2. Modelo de depredación merluza-camarón	9
3. Análisis de sensibilidad del reclutamiento	10
4. Modelo de interacciones entre variables	11
5. Diagrama de trayectorias.....	12
RESULTADOS.....	14
DISCUSIÓN	17
REFERENCIAS.....	21
ANEXO.....	39

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Área de estudio correspondiente a las Unidades de Pesquerías Norte y Sur con sus respectivos desembarques. El área de estudio comprenderá desde los 25°S a los 37°S frente a la costa central de Chile. Fuente: Elaboración propia.30
- Figura 2. Indicadores climáticos: Índice de la Corriente de Humboldt (HCI, arriba) e Índice de la Oscilación del Sur (SOI, abajo) durante el periodo 1968-2015. Fuente: Blanco-García, 2004.31
- Figura 3. Series de tiempo normalizadas (anomalías) del **A**: reclutamiento de los stocks, **B**: biomasa desovante del camarón por stock (arriba), por stock y **C**: biomasa 4+ de merluza común en la zona centro-sur (abajo), periodo 1968-2015.32
- Figura 4. Correlación entre los reclutamientos de camarón nailon del stock norte y stock sur.33
- Figura 5. Análisis de sensibilidad. Coeficientes de correlación acumulada desde 5 años (df=3) hasta 46 años para la relación entre el reclutamiento de camarón, la biomasa de merluza común (H) y los indicadores climáticos HCI y SOI en desfase (t-2) durante el periodo 1968-2015. El área gris muestra los valores críticos para el coeficiente de correlación.34
- Figura 6. Diagramas de rutas de las relaciones probadas utilizando SEM, las líneas entre las variables indican las relaciones probadas en el modelo. Las relaciones significativas son negras y las no significativas son grises, se presentan las relaciones positivas mediante flechas continuas y las negativas con flechas discontinuas. Además, se muestran los coeficientes estandarizados, la estandarización de los coeficientes se basa en las desviaciones estándar de las variables, lo que hace que los coeficientes sean comparables y que la desviación estándar de una variable sea

interpretablemente equivalente a la otra (Grace y Bollen, 2005). El modelo global tiene un valor de P de 0.000 (df= 9). Biomasa desovante de camarón (SSBt), tasa de reclutamiento (TRt), biomasa de merluza común (Hake), Índice de la Corriente de Humboldt (HCI), Índice de la Oscilación del Sur (SOI). Los efectos en desfase se etiquetan con “lag” y corresponde al año de formación de las clases anuales.35



ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Coeficientes del índice de selectividad de tamaño de Ursin por edades de camarón nailon (presa, filas) para merluza común (depredador, columnas).	36
Tabla 2. Matriz de correlación (n=46) utilizada como entrada para los modelos de ecuaciones estructurales (SEM) utilizada para describir los efectos en fase o desfase entre la tasa de reclutamiento de camarón (TRt) y las variables ambientales (HCI y SOI), depredación de merluza (Hake), y biomasa desovante de camarón nailon (SSBt). Ver Figura 6 para la nomenclatura.	37
Tabla 3. Predictor lineal de los modelos lineales generalizados (GLM) utilizados para modelar la tasa de reclutamiento del camarón ($y = \log(R_t/SSB_{t-2})$) en función de la biomasa del stock desovante (SSB_{t-2}), y los efectos directos de la merluza (H_t) y/o índices climáticos (HCI, SOI) (n=46, t = año de reclutamiento; t-2 = año de formación de la clase anual o año de desove; AIC = criterio de información de Akaike, ΔAIC , y w_i = peso AIC o probabilidad de que el modelo sea correcto).	38

RESUMEN

El ingreso de nuevos individuos, que en las poblaciones se manifiesta a través del reclutamiento, es uno de los principales mecanismos que interviene en la dinámica de las poblaciones marinas explotadas, llegando a convertirse en la causa de las mayores fluctuaciones experimentadas en muchas poblaciones, donde intervienen una serie de factores tanto ambientales como biológicos.

En este estudio se analizó la dinámica del reclutamiento de camarón nailon (*Heterocarpus reedi* Bahamonde 1955) durante el periodo 1968 y 2015, considerando la influencia de la variabilidad climática y de merluza común (*Merluccius gayi*), como proxy de la predación en el área de su distribución. Se utilizaron series de tiempo del Índice de la Corriente de Humboldt (HCI) e Índice de la Oscilación del Sur (SOI) como variables climáticas, y estimaciones del reclutamiento y biomasa desovante de camarón nailon, además de la biomasa de merluza común. Las desviaciones anuales del reclutamiento de camarón nailon mostraron una mayor sensibilidad a la variabilidad climáticas desde fines de los años 90' en adelante, expresada a través de una correlación acumulada significativa en el tiempo ($p < 0.05$). Modelos lineales generalizados mostraron que la tasa de reclutamiento fue explicada por efectos en fase de las variables climáticas y de la biomasa de merluza común (Dev. Exp (%) = 71.2, $P < 0.05$), efectos que se reflejaron visualmente mediante un diagrama de trayectorias con modelos de ecuaciones estructurales (SEM), donde se observó que la tasa de

reclutamiento está siendo influenciado por la mayor o menor biomasa de merluza común, ya sea a través del consumo de juveniles en el año de formación de la clase anual o sobre adultos desovantes, en interacción con la variabilidad climática decadal.



ABSTRACT

Climate variability and predation influence the fluctuations in the recruitment of exploited marine populations. This study analyses the dynamics of the recruitment of the nylon shrimp (*Heterocarpus reedi* Bahamonde 1955) over the period 1968 and 2015, considering the influence of climate variability and the biomass of hake (*Merluccius gayi*), as a proxy for predation in its distribution area. We collected the Humboldt Current Index (HCI) and Southern Oscillation Index (SOI) time series as climate variables and estimates of recruitment and spawning biomass of nylon shrimp, as well as biomass of hake. Annual deviations in nylon shrimp recruitment showed increased sensitivity to climate variability from the late 1990s onwards, expressed through a significant cumulative correlation over time ($P < 0.05$). Generalized Linear Models showed that hake and HCI explained the recruitment rate of shrimp by effects during the year of recruitment. A path diagram with structural equation models showed that the recruitment rate was influenced by the biomass of hake, either through the consumption of juveniles in the year of recruitment or on adult spawners, in interaction with decadal climate variability.

INTRODUCCIÓN

En general, las grandes fluctuaciones que experimentan los stocks son influenciadas por la pesca y/o por el ambiente, incidiendo directa o indirectamente en la magnitud del reclutamiento, que se expresa a través del ingreso de juveniles a la fracción explotable (Hsieh et al., 2006; Gómez et al., 2012); principalmente las fases pre-reclutas son las que se muestran altamente sensible ante factores favorables y desfavorables del medio (Perry et al., 2010a; Planque et al., 2010; Hidalgo et al., 2011). Estas fluctuaciones forman parte de la variabilidad en los ecosistemas, siendo una característica inherente, que no solo se debe al forzamiento climático y antropogénico (pesca), sino que también a la dinámica interna de estos, debido a las interacciones como lo es la interacción de depredador-presa (Ottersen and Stenseth, 2001; Worm y Myers, 2003; Ciannelli et al., 2005; Drinkwater et al., 2010; Lindegren et al., 2013; Travers-Trolet et al., 2014).

En el ambiente, la variabilidad climática ocurre en diferentes escalas de tiempo, desde el ciclo estacional, pasando por la interanual con períodos irregulares de 1 a 3 años asociados a El Niño-Oscilación del Sur (ENSO), la variabilidad aperiódica decadal entre 5 a 50 años y períodos centenarios y de más largo plazo (Chávez et al., 2003, Overland et al., 2010; Perry et al., 2010b). Existe evidencia que esta variabilidad influye en el estado y funcionamiento de los ecosistemas marinos y está estrechamente relacionada con la distribución, migración y abundancia de las poblaciones

(Lehodey et al., 2006). Asimismo, se ha demostrado que la explotación pesquera y otras actividades humanas tienen un impacto en las especies explotadas y no explotadas (Hsieh et al., 2006; Planque et al., 2010), pudiendo modificar la estructura, dimensión y funcionamiento de los ecosistemas (Cury et al., 2000).

En el ecosistema de surgencia del Sistema de Corrientes de Humboldt se han registrado cambios estacionales y decadales en poblaciones de peces pelágicos pequeños como la anchoveta (*Engraulis ringens*) y la sardina española (*Sardinops sagax*), las cuales demuestran el impacto casi inmediato del ambiente y sincronía en un amplio rango latitudinal (Alheit y Niquen 2004, Cubillos et al., 2007b; Yáñez et al., 2008). Se destaca que en la zona centro-sur, la variabilidad interanual ENOS influye en poblaciones de peces pelágicos, por ejemplo, sobre el reclutamiento de la sardina común (Gómez et al., 2012). El Niño y La Niña modifican considerablemente el ambiente nerítico, observándose que en años fríos (La Niña) ocurre un aumento en el reclutamiento de sardina común producto de un incremento en la producción biológica (Parada et al., 2013). A su vez, las condiciones climáticas inciden en cambios faunísticos en el plancton, zooplancton y depredadores, principalmente en el ecosistema pelágico (Chávez et al., 2003; Alheit y Niquen, 2004; van der Lingen et al., 2009; Ayón et al., 2011; Xu et al., 2019), cuya mayor o menor predación tendrían un efecto directo sobre el sistema bentónico y demersal (Cury et al., 2000). No obstante, pocos son los estudios orientados a evaluar el rol de la

influencia del clima en crustáceos bentónicos que se distribuyen en aguas profundas sobre la plataforma continental y talud superior.

En Chile, por ejemplo, el camarón nailon *Heterocarpus reedi* es una de las principales especies de crustáceos decápodos demersales que se explotan comercialmente, junto al langostino colorado *Pleuroncodes monodon* y el langostino amarillo *Cervimunida johni* (Canales et al., 2016a). La pesca del camarón nailon comenzó en la década de 1950, y los desembarques mostraron fluctuaciones importantes. El desembarque más alto fue cercano a 11 mil toneladas en el año 1966, mientras que los desembarques más bajos ocurrieron en la década de los 90's con 4 mil toneladas anuales en promedio (Figura 1). Estas fluctuaciones se deben a la regulación pesquera a través de cuotas de captura que comenzó en 1995, año en el cual la pesquería de camarón nailon se declaró en estado de plena explotación (Wehrtmann et al., 2012; Zilleruelo et al., 2018).

El camarón nailon habita sobre la plataforma y talud continental a lo largo de las costas frente a Chile, entre 200 y 500 m de profundidad, asociado a la Corriente Subsuperficial de Perú-Chile que fluye hacia el polo, y a la mezcla de masas de aguas entre el Agua Intermedia Antártica (aguas oxigenadas y frías, 11-12 °C) y el Agua Subsuperficial Ecuatorial ($O_2 < 1 \text{ ml L}^{-1}$, 12-13 °C, 35 psu) (Bahamonde y Henríquez, 1970; Arana, 2012; Silva, 2012). Al sur de su distribución, la descarga de ríos y los eventos de afloramiento determinan la disponibilidad de materia orgánica que podría favorecer a la alimentación de adultos. Asimismo, la circulación hacia el norte de la Corriente de Humboldt podría explicar la presencia de juveniles

en el norte de su actual distribución a través de procesos de supervivencia y reclutamiento por dispersión larval o de juveniles (Canales et al., 2016a). Canales et al. (2016a) sugirieron que es probable que la población de camarones esté constituida por una estructura de metapoblación con al menos dos subunidades localizadas al norte y sur de los 32°S, y cuya conectividad se explicaría por la deriva de larvas.

La pesquería del camarón se ubica entre los 25°S y los 37°10'S, con dos unidades de stock (Montenegro y Branco, 2016; Canales et al., 2016c): un stock norte entre 25°S y 32°S y otro stock sur desde 32°S a 37°10'S (Figura 1). En la pesquería participa una flota de pequeños arrastreros industriales sobre el talud y la plataforma continental. Los datos disponibles han permitido evaluar este recurso desde el año 1940 hasta el 2015 a través de modelos de evaluación de stock estructurados por longitud (Canales et al., 2016c). Se cuenta con índices de biomasa que provienen de la evaluación de biomasa por el método de área barrida, las que muestran una tendencia al aumento al sur de 32°S a partir del 2006 (Acuña et al., 2012). De acuerdo con Canales et al., (2016b) las tendencias positivas en la biomasa podrían estar influenciadas por la reducción en los niveles de explotación, el cierre de algunas zonas de pesca desde 2000 y el agotamiento de la merluza chilena (*Merluccius gayi*) después de 2003. La merluza común es uno de los predadores más abundantes e importantes del sistema demersal en el que habitan camarones y langostinos (Arana y Williams, 1970; Cubillos et al., 2007a; Arancibia y Neira, 2008), y podría ser un factor

adicional que influye en la variabilidad del reclutamiento de camarón nailon a largo plazo.

De acuerdo a lo expuesto, comprender y tener en cuenta estas fuentes de variabilidad y sus interacciones constituyen un desafío para la gestión pesquera moderna. En este contexto, el objetivo de este trabajo fue evaluar la hipótesis de que los cambios observados en el reclutamiento y la biomasa del camarón nailon podrían estar influenciados por su propia dinámica poblacional y la interacción trófica con la merluza común en un ambiente cambiante.



HIPÓTESIS

¿Qué influye en la dinámica de reclutamiento del camarón nailon?

Las poblaciones marinas fluctúan en una miríada de escalas de tiempo, debido a una combinación de variabilidad climática (principalmente temperatura, corrientes, producción primaria y secundaria), su propia dinámica poblacional y las interacciones tróficas con otras especies (Lehodey et al., 2006).

En este contexto, se quiere probar si el reclutamiento del camarón nailon está influenciado por la variabilidad climática a través de la supervivencia de huevos y larvas durante el desove y fase pre-recluta; y si la biomasa de merluza impacta por predación directamente a la biomasa de reclutas de camarón.

Se plantean las siguientes hipótesis de trabajo:

- A) La variabilidad climática ejerce un efecto en desfase sobre el éxito del reclutamiento, modulado por la relación merluza-camarón.
- B) La variabilidad climática ejerce un efecto en fase sobre el éxito del reclutamiento, modulado por la propia dinámica poblacional (relación stock-recluta).

OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar efectos en fase y en desfase generados por la variabilidad climática sobre el éxito del reclutamiento del camarón nailon, y su interacción con la influencia de merluza común como predador principal.



Objetivos específicos

1. Analizar la sensibilidad del reclutamiento y la biomasa de camarón a las variables climáticas y predación.
2. Evaluar los efectos en fase y en desfase de las variables climáticas y la biomasa del predador sobre el reclutamiento de camarón.
3. Analizar la dinámica del reclutamiento en función de las variables climáticas y predación por merluza.

METODOLOGÍA

1. Fuente de datos

Se obtuvieron series temporales de biomasa desovante y reclutamiento de camarón por unidades de pesquería norte y sur, a partir de las estimaciones realizadas por Canales et al. (2016c). Para el análisis, se descartaron las estimaciones de biomasa desovante y reclutamiento de los años 1945 a 1960, debido a que esas primeras estimaciones no dan cuenta de la variabilidad sino más bien del reclutamiento esperado. Además, uno de los índices climáticos comenzó en 1968 condicionando el periodo de estudio (ver más adelante).

Se destaca que las variaciones del reclutamiento en ambos stocks son idénticas con leves diferencias en la serie de tiempo, y este aspecto se debe a que el modelo de evaluación de stock considera que el reclutamiento de camarón es función de una misma señal y segregada espacialmente mediante una proporción que define la conectividad entre zonas (Canales et al., 2016c) (Figura 4). Considerando lo anterior, se utilizó una única serie de reclutamiento para los análisis, que comprende la sumatoria de los reclutamientos estimados para la unidad de pesquería norte y sur.

Se usaron dos índices climáticos para estudiar la influencia de la variabilidad ambiental en el reclutamiento de camarón, el Índice de la Corriente de Humboldt (HCI) (Blanco-García, 2004) y el Índice de Oscilación del Sur (SOI). El HCI mide la circulación atmosférica entre

Rapa Nui (27°6'16,8''S, 109°21'37,7''S) y Antofagasta (23°38'39''S, 70°24'39''S) y es un índice de la variabilidad climática decadal del Sistema de Corrientes de Humboldt (<http://www.bluewater.cl/HCI/hci.html>). El SOI es un índice estandarizado basado en las diferencias de presión observadas a nivel del mar entre Tahití y Darwin, Australia (<https://www.ncdc.noaa.gov/teleconnections/enso/indicators/soi/>), que mide la circulación atmosférica de Walker. Estos indicadores permiten detectar cambios decadales e interanuales en el clima que podrían reestructurar el ecosistema, lo que está asociado con periodos duraderos de anomalías de temperatura cálida o fría, relacionada con el acercamiento o retirada de las aguas cálidas oceánicas subtropicales a la costa de Chile (Alheit y Niquen, 2004).



2. Modelo de depredación merluza-camarón

Se utiliza la biomasa de merluza común como proxy de depredación. Para ello y con el objeto de contar con un índice de biomasa de merluza común que refleje la incidencia de depredación sobre el camarón nailon, se consideró las estimaciones de biomasa de merluza común por edad comunicadas por Tascheri et al. (2017) que cubren el período 1968-2015. La selección de edades de merluza común que depreda sobre el camarón se obtuvo a partir de la relación entre el peso del depredador y el peso de la presa utilizando el índice de selección por tamaños de Ursin (1973). Para ello, se utilizó datos de contenido estomacal de merluza común

documentada por Arancibia et al. (1998), donde la selectividad de presas por tamaño se calculó mediante la siguiente expresión:

$$\alpha_3 (j_x, i_s) = \exp \left[- \frac{\left(\ln \left(\frac{W_{x,j}}{W_{s,i}} \right) - \eta \right)^2}{2\sigma^2} \right]$$

donde $W_{x,j}$ es el peso promedio del depredador x a la edad j , $W_{s,i}$ es el peso promedio de la presa s a la edad i . Se obtuvo el peso promedio a la edad de merluza común de Tascheri et al. (2017), y el peso promedio a la edad del camarón nailon a partir de los parámetros de crecimiento de von Bertalanffy ($L_\infty = 47.8$ mm, $K = 0.19$ año⁻¹) y los coeficientes de talla-peso ($a = 0.0004$, $b = 3.034$). La constante η representa la razón de pesos promedio entre la presa y el depredador (del contenido del estómago), y σ representa la amplitud del tamaño de las presas en la dieta del depredador. Una vez obtenido este índice, se analizó el rango de edades de la merluza común que están incidiendo en la selectividad por tamaño de camarón.

3. Análisis de sensibilidad del reclutamiento

Las series de tiempo de las variables analizadas, fueron normalizadas, removiéndose la media y dividiendo por la desviación estándar. A partir de estas series, con el fin de detectar la sensibilidad del reclutamiento de camarón a los índices climáticos HCI y SOI, y a la biomasa de merluza (H)

al momento de formación de las clases anuales (dos años antes), se calcularon correlaciones acumuladas en el tiempo. El análisis de correlación acumulada comenzó con los primeros 5 años de la serie (1968-1972) para posteriormente agregar un año secuencialmente hasta completar la totalidad de los años disponibles (1968-2015, n=48) (Cahuín et al., 2013). Los coeficientes de correlación críticos para la correlación acumulada disminuyen con la adición de cada año, y fueron calculados con el fin de identificar la significancia de la correlación acumulada en el tiempo, partiendo desde $r = \pm 0.878$ ($P = 0.025$, $df = 3$ años) hasta $r = \pm 0.288$ ($P = 0.025$, $df = 46$ años).



4. Modelo de interacciones entre variables

Para modelar la tasa de reclutamiento de camarón en función del stock desovante, las variables climáticas y la biomasa de merluza común, se utilizó Modelos Lineales Generalizados (GLM). Los modelos GLM generalizan la relación lineal al permitir que el modelo lineal esté relacionado con la variable respuesta a través de una función enlace y al permitir que la magnitud de la varianza de cada medición sea una función de su valor predicho (McCullagh y Nelder, 1989). Para ajustar GLM, se utilizó el paquete MASS de Venables y Ripley (2002) en R (R Core Team, 2019).

Un modelo GLM general se expresa por:

$$E(Y) = \mu = g^{-1}(X\beta)$$

donde $E(Y)$ es el valor esperado de Y ; $X\beta$ es el predictor lineal, una combinación lineal de parámetros desconocidos β ; y g es la función de enlace. Se utilizó la tasa de reclutamiento $\log(R_t/S_{t-ar})$ como variable dependiente, donde R_t es el reclutamiento en el año t , S_{t-ar} es la biomasa de desove en el año $t-ar$, y ar es la edad de reclutamiento ($ar = 2$). La biomasa desovante fue la sumatoria de la biomasa de la unidad de stock norte y sur; i.e., $S_t = S_{t,norte} + S_{t,sur}$ (Canales et al., 2016c). Se analizó efectos en fase o en desfase de las variables climáticas y la biomasa de merluza. Se considera un efecto en fase cuando una variable actúa en el año del reclutamiento y en desfase cuando una variable actúa dos años antes del reclutamiento, i.e., en el año de formación de la clase anual, considerando que el reclutamiento ocurre cuando los ejemplares alcanzan cerca de dos años de edad a una talla promedio de 17 mm LC (Canales et al., 2016c).

Se consideraron nueve modelos diferenciados en la combinación de variables predictoras, seleccionando el mejor modelo mediante la aplicación del criterio de información Akaike (AIC) (Akaike, 1973) y ponderado de acuerdo con Buckland et al. (1997).

5. Diagrama de trayectorias

La modelación de ecuaciones estructurales (SEM) permitió comprender la relación en fase o en desfase entre el reclutamiento de camarón nailon, los

índices climáticos y la biomasa de merluza como proxy de la predación. SEM es un enfoque estadístico para parametrizar y probar modelos causales que describen las relaciones hipotéticas entre múltiples variables, para resolver un conjunto de ecuaciones implicadas en un diagrama de trayectorias (Grace y Bollen, 2005; Grace et al., 2010). Debido a que SEM, basado en la máxima verosimilitud utiliza una matriz de correlación, supone que todas las relaciones son lineales y aditivas (Grace y Bollen, 2005). Al igual que los modelos GLM, la tasa de reclutamiento podría estar relacionada con los efectos de la variabilidad climática y depredación en fase ($\text{lag} = 0$, o efectos directos), o en desfase ($\text{lag} = 2$) durante el año de formación de las clases anuales (stock parental).



RESULTADOS

En el periodo de estudio, el Índice de la Corriente de Humboldt (HCI) mostró valores positivos en los periodos 1969-1978 y 1996-2015, asociado a un fortalecimiento del Anticiclón del Pacífico (Figura 2). Entre 1979 y 1995, el índice permaneció con valores negativos, lo que implica un periodo con condiciones más cálidas. A su vez, el Índice de Oscilación del Sur (SOI) muestra alta variabilidad interanual con eventos de El Niño que se expresaron con valores negativos del SOI en los años 1972, 1977-1980, 1982-84, 1986-87, 1990-95, 1997-98, 2002-06, 2009, 2012, 2014 y 2015 (Figura 2). Asimismo, se identifican los eventos La Niña (valores positivos de SOI) en los años 1970, 1973-76, 1981, 1985, 1988-89, 1996, 1999-2001, 2007-08, 2010-11 y 2013. Cabe destacar, la duración de un periodo en que prevalecen valores negativos entre 1977 y 1997, es consistente con igual periodo identificado en el HCI (Figura 2).

Valores normalizados de los reclutamientos en ambos stocks se muestran similares entre sí, presentando fluctuaciones negativas para el periodo que va desde 1976 a 1998, para posteriormente mantenerse en valores positivos (Figura 3A). Sin embargo, se observan fluctuaciones en la biomasa desovante del stock norte que difiere con la del stock sur, mostrándose esta última, más fluctuante a lo largo del periodo donde prevalecen los valores negativos para años similares a los observados en los reclutamientos (1976-1998) (Figura 3B).

La biomasa de merluza, tiende a un aumento sostenido desde 1970 hasta mitad de los años 90, para disminuir drásticamente desde el 2003 al 2004 y, mantenerse en valores bajos desde 2005 a 2015 (Figura 3C). De esta manera, se observan tendencias opuestas entre la biomasa desovante del camarón y la biomasa de merluza común.

Junto con lo anterior, los parámetros de selectividad de tamaños de Ursin fueron $\eta = 7.54$ y $\sigma = 1.85$, a partir de los cuales se calcularon los coeficientes por edades de la merluza (predador) y camarón (presa), teniendo que la fracción de camarón que va de 0 a 3 años, es depredada por todas las edades de merluza común. No obstante, a partir de la edad 2+ se observa una mayor selectividad por merluzas de más de 4 años (Tabla 1).

El análisis de sensibilidad del reclutamiento a través de los coeficientes de correlación acumulados, respecto de los índices climáticos y biomasa de merluza común se muestran en la Figura 5. Se observó que el reclutamiento no fue sensible a la variabilidad representada por SOI en todo el periodo de estudio, no obstante, en HCI, la sensibilidad comenzó a ser significativa y positiva principalmente entre los años 1981-1987 y 1994-2013. La sensibilidad del reclutamiento de camarón respecto de los cambios en la biomasa de merluza común, mostró una correlación negativa y significativa en los periodos 1973-1975, 1978-1988, 1991-1994, y desde 2005 hasta 2013.

De un total de nueve modelos GLM, los modelos que consideraron la biomasa desovante de camarón y la biomasa de merluza en el año de reclutamiento, junto con el indicador climático (HCI o SOI) en el año de formación de la clase anual (desfase) y reclutamiento (fase), explicaron

mejor las variaciones en la tasa de reclutamiento de camarón nailon durante el periodo de estudio (Tabla 3). Los modelos M4, M5 y M6 que incluyen los efectos de merluza sobre el año de reclutamiento sumado a efectos en fase del HCI, fueron los modelos que mejor representaron la variación en el reclutamiento de camarón. No obstante, de los modelos seleccionados, el modelo con más bajo AIC fue el modelo M6, que considera efectos negativos de la biomasa de merluza común directamente sobre la tasa de reclutamiento, y en menor medida efectos en fase del HCI sobre el año de reclutamiento (Tabla 4). El modelo M6 tiene una probabilidad de 0.51 de ser correcto.

El análisis SEM se basó en la correlación lineal entre variables (Tabla 2), y mostraron que la biomasa de merluza (Hake) tuvo efectos negativos y significativos sobre la tasa de reclutamiento (TR_t) y la biomasa desovante de camarón en el año de reclutamiento (SSB_t) y de formación de las clases anuales ($Hake.lag - SSB_t.lag$). En menor grado pero significativo, se observa un efecto en desfase del Índice de la Corriente de Humboldt, y una interacción poco significativa entre SOI y la tasa de reclutamiento (Figura 6).

DISCUSIÓN

El desafío para la gestión pesquera moderna es comprender y tener en cuenta las variables ambientales y sus interacciones con las poblaciones explotadas, llevando a una visión más holística de los procesos que inciden en la dinámica de las poblaciones marinas explotadas. En este estudio se encontró que el reclutamiento del camarón nailon está siendo influenciado por la mayor o menor biomasa de merluza común, ya sea a través del consumo de adultos desovantes durante el año de formación de la clase anual (en desfase) o sobre reclutas y adultos desovantes durante el reclutamiento (en fase), en interacción con la variabilidad climática reflejada a través del HCI asociada a una tendencia decadal.

Se destaca la baja influencia de la propia biomasa desovante sobre la tasa de reclutamiento (en una relación stock-recluta), y la baja significancia del indicador climáticos SOI sobre biomasa desovante de camarón en el año de formación de la clase anual y la tasa de reclutamiento, tanto en el diagrama de trayectorias (SEM) como en los modelos GLM. Los cambios interanuales entre los indicadores climáticos permiten dar cuenta de la estrecha relación entre estos índices, con valores negativos de HCI (periodos de condiciones cálidas) en paralelo de valores altamente variables y negativos existentes para SOI (fase El Niño). No obstante, HCI solo se manifiesta como una tendencia decadal en las condiciones ambientales imperantes mientras que SOI representa la variación interanual ENOS (El Niño-Oscilación del Sur) (Blanco-García, 2004).

Se debe considerar que las variables climáticas aquí analizadas indican cambios de gran escala a nivel atmosférico y en el clima del océano a través de la interacción océano-atmosfera. Sin embargo, es probable que la influencia climática involucre alteración en los patrones de circulación de la Corriente Subsuperficial de Perú-Chile y la distribución de las propiedades físicas asociadas con la mezcla de las masas de agua presentes; i.e., Ecuatorial Subsuperficial e Intermedia Antártica (Silva y Neshyba, 1979; Silva, 2012). Estas masas de agua se intensifican o debilitan ya sea durante eventos El Niño o la Niña, e influyen en la dinámica subsuperficial donde habita el camarón nailon (Hormazabal et al., 2013). No obstante, se desconoce la influencia a nivel del hábitat del camarón nailon en el talud continental.

De los modelos GLM, se obtiene que el indicador del Índice de la Corriente de Humboldt (HCI) en conjunto con la biomasa desovante de camarón explicarían más del 55% de las desviaciones en la tasa de reclutamiento, esta explicación aumenta a más del 70% cuando se incorpora la interacción con la biomasa de merluza común en el año de reclutamiento.

El análisis de sensibilidad del reclutamiento mostró que la merluza común presentó una mayor significancia, que se expresó a través de una correlación negativa en los periodos 1973-1975, 1977-1986, y desde 2005 hasta 2011. Estos resultados son consistentes con lo planteado por Canales et al. (2016c) en términos que el aumento (disminución) en la biomasa de camarón podrían ser moduladas en parte por el agotamiento (aumento) de merluza común. La biomasa de merluza común presentó una tendencia al aumento desde los primeros años de la serie, con aumentos importantes en

los años 1972-1977, 1980-1984, 1991-1996, y 1998-2000 (Tascheri et al., 2017), periodos coincidentes con los años de mayor asociación entre merluza y el reclutamiento de camarón nailon. Tendencias opuestas entre las biomásas de merluza común y las biomásas desovante de camarón nailon son similares a lo encontrado por Worm y Myers (2003) en el océano Atlántico norte, quienes demuestran que la abundancia de camarón del norte (*Pandalus borealis*) se relacionó negativamente con las poblaciones del bacalao del Atlántico (*Gadus morhua*). Estos autores encontraron que el bacalao se correlacionó con la temperatura, y se encontró que cambios en las poblaciones de depredadores pueden tener fuertes efectos sobre las poblaciones de presas en las redes alimentarias oceánicas, y que la intensidad de estas interacciones puede ser sensible a los cambios de temperatura media del océano (Worm y Myers, 2003). Björnsson et al. (2011) encontraron que la actividad migratoria estacional de *G. morhua* inmaduro se vio afectada tanto por la ubicación del stock local de camarones como por las diferencias estacionales y espaciales de temperatura.

Se destaca que la incidencia de camarón en la dieta de merluza es por lo general baja (Arancibia et al., 1998; Cubillos et al., 2003). No obstante, los coeficientes de selectividad por tamaño indicaron que merluza común de 2 y más años edad podrían depredar preferentemente sobre camarón nailon de 1 a 3 años de edad (pre-reclutas, reclutas e individuos desovantes de camarón, según lo reportado por Canales et al., 1999). Estos resultados presentan analogía con lo encontrado por Cubillos et al. (2007a), quienes concluyen mediante el mismo análisis, que merluzas de más de 4 años

depredan sobre langostino colorado (*Pleuroncodes monodon*) y langostino amarillo (*Cervimunida johni*) de más de 2 años. Se destaca que después de 2003, la biomasa de merluza común disminuyó significativamente y además se registró una juvenilización de la estructura etaria, sustentada por ejemplares de 2 a 5 años de edad; además de una disminución en la talla de madurez (Arancibia et al., 2008; Lillo et al., 2015). Estos cambios demográficos en el predador, pudieron relajar probables efectos por predación favoreciendo al reclutamiento de camarón nailon.

Con lo anterior, estudios de la fauna acompañante de los cruceros de evaluación directa de merluza común, señalan al camarón nailon como una de las principales especies dentro del grupo faunístico del ensamble demersal (Sagua, 2015; Lillo et al., 2015), lo mismo ocurre en los cruceros de evaluación directa de camarón, donde merluza común y langostinos, conforman las principales especies asociadas a las capturas, siendo la primera quien presenta la mayor recurrencia en las capturas a lo largo de todo el área de muestreo (Acuña et al., 2002; Arana et al., 2006; Acuña et al., 2012; Acuña et al., 2019).

Lo anterior, sugiere que la interacción en las componentes biológicas en hábitats más profundos, tendría una mayor incidencia en los procesos biológicos de las especies que lo componen, más que las condiciones ambientales imperantes durante esos procesos.

Finalmente, se concluye que el reclutamiento de camarón nailon está influenciado por merluza común, ya sea a través del consumo de juveniles en el año de reclutamiento o de adultos desovantes, en interacción con la variabilidad climática de la década.

REFERENCIAS

Acuña, E., Haye, P., Segovia, N., Arancibia, H., Sagua, C., Zúñiga, A., Alarcón, R., Cortés, A., Cid, L. y Petitgas, P. (2019). Evaluación directa de camarón nailon entre la II y VIII Regiones, año 2018. Informe Final. Convenio de Desempeño 2018-2019, 270 pp.

Acuña, E., Alarcón, R., Cortés, A., Arancibia, H., Cubillos, L. y Cid, L. (2012). Evaluación directa de camarón nailon entre la II y VIII regiones, año 2011. Informe Final. Proyecto FIP 2011-02, 300 pp.

Acuña, E., Arancibia, H., Cid, L., Alarcón, R., Cubillos, L., Sepúlveda, A., Bodini, A., Bennett, X., Cabrera, M., Villarroel, J.C., León, R., Wiff, R., Grau, R., Andrade, M., Casas, L., Rivera, D., Poblete, L. y Vásquez, G. (2002). Evaluación directa de camarón nailon entre la II y VIII Regiones, año 2001. Informe Final. Proyecto FIP N° 2001-05, 209 pp.

Akaike, H. (1973). Information theory and an extension of the maximum likelihood principle, in: Petrov, B., Csaki, F. (Eds.), *Second International Symposium on Information Theory*. Akademiai Kiado, pp. 267–281.

Alheit, J. y Niquen, M. (2004). Regime shifts in the Humboldt Current ecosystem. *Progress in Oceanography*, 60, 201–222.

Arana, P. (2012). *Recursos pesqueros del mar de Chile*. Escuela de Ciencias del Mar, Pontificia Universidad de Valparaíso.

Arana, P., Ahumada, M., Guerrero, A., Melo, T., Queirolo, D., Barbieri, M.A., Bahamonde, R., Canales, C. y Quiroz, J.C. (2006). Evaluación

directa de camarón nailon y gamba entre la II y VIII Regiones, año 2005. Informe Final. Proyecto FIP N° 2005-08, 368 pp.

Arana, P. y Williams, S. (1970). Contribución al conocimiento del régimen alimentario de la merluza (*Merluccius gayi*). *Investigaciones Marinas*, 1(7), 139-154.

Arancibia, H., Catrileo, M. y Farías, B. (1998). Evaluación de la demanda de alimento en merluza común y análisis de su impacto en pre-reclutas. Informe Final. Proyecto FIP N° 95-17, 93 pp.

Arancibia, H. y Neira, S. (2008). Overview of the chilean hake (*Merluccius gayi*) stock, a biomass forecast, and the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) predator-prey relationship off Central Chile. *CalCOFI Reports*, 49, 104-115.

Ayón, P., Swartzman, G., Espinoza, P. y Bertrand, A. (2011). Long-term changes in zooplankton size distribution in the Peruvian Humboldt Current System: conditions favouring sardine or anchovy. *Marine Ecology Progress Series*, 422, 211-222.

Bahamonde, N. y Henríquez, G. (1970). Sinopsis de datos biológicos sobre el camarón nailon *Heterocarpus reedi*, Bahamonde 1955. En: Mistakidis, M. N. (Ed.). Proceedings of the World Scientific Conference on the Biology and Culture of Shrimps and Prawns, *FAO Fishing Report*, 57(4), 1607-1627.

Björnsson, B., Reynisson, P., Solmundsson, J. y Valdimarsson, H. (2011). Seasonal changes in migratory and predatory activity of two species of gadoid preying on inshore northern shrimp *pandalus borealis*. *Journal of Fish Biology*, 78, 1110–1131.

Blanco-García, J.L. (2004). Inter-Annual to Inter-Decadal Variability of Upwelling and Anchovy Population off Northern Chile. A Dissertation submitted to the Faculty of Old Dominion University as Requirement for the Degree of Doctor of Philosophy in Oceanography. Old Dominion University, December 2004.

Buckland, S.T., Burnham, K.P. y Augustin, N.H. (1997). Model selection: An integral part of inference. *Biometrics*, 53, 603–618.

Cahuín, S., Cubillos, L., Escribano, R., Blanco, J.L., Ñiquen, M. y Serra, R. (2013). Sensitivity of recruitment rates anchovy (*Engraulis ringens*) to environmental changes in Southern Peru—Northern Chile. *Environmental Development*, 7, 88-101.

Canales, C., Company, J. y Arana, P. (2016a). Population structure of nylon shrimp *Heterocarpus reedi* (Crustacea: Caridea) and its relationship with environmental variables off Chile. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 44(1), 144-154.

Canales, C., Company, J. y Arana, P. (2016b). Spatio-temporal modelling of the maturity, sex ratio, and physical condition of nylon shrimp *Heterocarpus reedi* (Decapoda, Caridea), off Central Chile. *Fisheries Research*, 179, 1-9.

Canales, C., Company, J. y Arana, P. (2016c). Using a length-based stock assessment model to evaluate population structure hypotheses of nylon shrimp *Heterocarpus reedi* (Decapoda, Caridea) exploited off Central Chile. *Fisheries Research*, 183, 360-370.

Canales, C., Montenegro, C., Peñailillo, T., Pool, H y Vicencio, C. (1999). Evaluación Indirecta del stock de camarón nailon en el litoral de la II a VIII Regiones. Informe Final. FIP N° 97-24, 304 pp.

Chávez, F.P., Ryan, J., Lluch-Cota, S.E. y Ñiquen C.M. (2003). From anchovies to sardines and back—multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science*, 299, 217–221.

Ciannelli, L., Hjermann, D. Ø., Lehodey, P., Ottersen, G., Duffy-Anderson, J. y Stenseth, N. (2005). Aquatic food webs: An ecosystem approach, in: Belgrano, A., Scharler, U., Dunne, J., Ulanowicz, R. (Eds.). Oxford University Press, pp. 143–169.

Cubillos, L., Alarcón, C. y Arancibia, H. (2007a). Selectividad por tamaño de las presas en merluza común (*Merluccius gayi gayi*), zona centro-sur de Chile (1992-1997). *Investigaciones Marinas*, 35(1), 55-59.

Cubillos, L., Serra, R. y Fréon, P. (2007b). Synchronous pattern of fluctuation in three anchovy fisheries in the Humboldt Current System. *Aquatic Living Resources*, 20, 69-75.

Cubillos, A., Rebolledo, H. y Hernández, A. (2003). Prey composition and estimation of Q/B for the Chilean hake, *Merluccius gayi* (Gadiformes, Merluccidae), in the central-south area off Chile (34° - 40°S). *Fishery and Marine Research*, 50(3), 271-286.

Cury, P., Bakun, A., Crawford, R., Jarre, A., Quiñones, R., Shannon, L. y Verheye, H. (2000). Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 57, 603-618.

Drinkwater, K.F., Beaugrand, G., Kaeriyama, M., Kim, S., Ottersen, G., Perry, R.I., Pörtner, H.O., Polovina, J. y Takasuka, A. (2010). On the processes linking climate to ecosystem changes. *Journal of Marine Systems*, 79, 374–388.

Gómez, F., Montecinos, A., Hormazabal, S., Cubillos, L., Correa-Ramírez, M. y Chávez, F. (2012). Impact of spring upwelling variability off southern central Chile on common sardine (*Strangomera bentincki*) recruitment. *Fisheries Oceanography*, 21(6), 405-414.

Grace, J.B., Anderson, M., Olf, H. y Scheiner, S. (2010). On the specification of structural equation models for ecological systems. *Ecological Monography*, 80(1), 67-78.

Grace, J. y Bollen, K. (2005). Interpreting the Results from Multiple Regression and Structural Equation Models. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 283-313.

Hidalgo, M., Rouyer, T., Molinero, J.C., Massuti, E., Moranta, J., Guijarro, B. y Stenseth, N. (2011). Synergistic effects of fishing-induced demographic changes and climate variation on fish population dynamics. *Marine Ecology Progress Series*, 426, 1–12.

Hormazabal, S., Combes, V., Morales, C. E., Correa-Ramirez, M. A., Di Lorenzo, E. y Nuñez, S. (2013). Intrathermocline eddies in the coastal transition zone off central Chile (31–41°S), *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 118, 4811– 4821.

Hsieh, C.H., Reiss, C.S., Hunter, J.R., Beddington, J.R., May, R.M. y Sugihara, G. (2006). Fishing elevates variability in the abundance of exploited species. *Nature*, 443, 859–862.

Lehodey, P., Alheit, J., Barange, M., Baumgartner, T., Beaugrand, G., Drinkwater, K., Fromentin, J.M., Hare, S.R., Ottersen, G., Perry, R.I., Roy, C., van der Lingen, C.D. y Werner, F. (2006). Climate variability, fish and fisheries. *Journal of Climate*, 19, 5009–5030.

Lillo, S., Legua, J., Olivares, J., Saavedra, J.C., Molina, E., Rojas, M., Angulo, J., Valenzuela, V., Núñez, S. y Vásquez, S. (2015). Evaluación directa de merluza común. Informe Final. Convenio de Desempeño 2014: 2014, 62 pp + anexos.

Lindgren, M., Checkley, D.M., Rouyer, T., MacCall, A.D. y Stenseth, N.C. (2013). Climate, fishing, and fluctuations of sardine and anchovy in the California current. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110, 13672–13677.

McCullagh, P. y Nelder, J.A. (1989). *Generalized Linear Models*, Monograph on Statistics and Applied Probability 37. Chapman & Hall, London.

Montenegro, C. y Branco, M. (2016). Bayesian state-space approach to biomass dynamic models with skewed and heavy-tailed error distributions. *Fisheries Research* 181, 48–62.

Ottersen, G. y Stenseth, N.C. (2001). Atlantic climate governs oceanographic and ecological variability in the barents sea. *Limnology and Oceanography*, 46, 1774–1780.

Overland, J.E., Alheit, J., Bakun, A., Hurrell, J. y Mackas, D. (2010). Climate controls on marine ecosystems and fish populations. *Journal of Marine Systems*, 79, 305-315.

Parada, C, Yannicelli, B., Hormazábal, S., Vásquez, S., Porobic, J., Ernst, B., Gatica, C., Arteaga, M., Montecinos, A., Núñez, S. y Gretchina, A. (2013). Variabilidad ambiental y recursos pesqueros en el Pacífico suroriental: estado de la investigación y desafíos para el manejo pesquero. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 41(1), 1-28.

Perry, R., Barange, M. y Ommer, R. (2010a). Global changes in marine systems: A social-ecological approach. *Progress in Oceanography*, 87, 331-337.

Perry, R., Cury, P., Brander, K., Jennings, S., Möllman, C. y Planque, B. (2010b). Sensitivity of marine systems to climate and fishing: Concepts, issues and management responses. *Journal of Marine Systems*, 79, 427–435.

Planque, B., Fromentin, J.M., Cury, P., Drinkwater, K.F., Jennings, S., Perry, I. y Kifani, S. (2010). How does fishing alter marine populations and ecosystems sensitivity to climate? *Journal of Marine Systems*, 79, 403–417.

Sagua, C. (2015). Análisis espacial y temporal de la fauna acompañante presente en los cruceros de investigación de langostinos y merluza común en la zona central de Chile (años 2005-2008). Seminario para optar al Título de Biólogo Marino. Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, 68 p.

Silva, N. (2012). Ambiente acuático. In: P. Arana (ed.). *Recursos pesqueros del mar de Chile*. Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, 39-52 pp.

Silva, N. y Neshyba, S. (1979). On the southernmost extension of the Peru-Chile undercurrent. *Deep Sea Research Part A*, 26(12), 1387– 1393.

Tascheri, R., Gálvez, P. y Sateler, J. (2017). Informe de Estatus Convenio de Desempeño 2015. Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales al año 2016: Merluza común, 2016. Subsecretaría de Economía y EMT/IFOP. 106 pp + Anexos.

Travers-Trolet, M., Shin, Y.-J., Shannon, L.J., Moloney, C.L. y Field, J.G. (2014). Combined fishing and climate forcing in the southern benguela upwelling ecosystem: An end-to-end modelling approach reveals dampened effects. *PLOS ONE*, 9, 1–9.

Ursin, E. (1973). On the prey size preference of cod and dab. *Meddr. Danm. Fisk.-og Havunders*, 7, 85-98.

van der Lingen, C., Bertrand, A., Bode, A., Brodeur, R., Cubillos, L., Espinoza, P., Friedland, K., Garrido, S., Irigoien, X., Miller, T., Möllmann, C., Rodriguez-Sanchez, R., Tanaka, H. y Temming, A. (2009). Trophic dynamics. In: *Climate Changes and Small Pelagic Fish*. Checkley D, Alheit J, Oozeki Y & C Roy (eds) Cambridge: Cambridge University Press, pp. 112–157.

Venables, W. y Ripley, B. (2004). *Modern applied statistics with s*, 4th edn. ed. Springer, New York.

Wehrtmann, I., Arana, P., Barriga, E., Gracia, A. y Pezzuto, P. (2012). Deep-water shrimp fisheries in Latin America: a review. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 40(3), 497-535.

Worm, B. y Myers, R. 2003. Meta-analysis of cod-shrimp interactions reveals top-down control in oceanic food webs. *Ecological Society of America*, 84(1), 162-173.

Xu, Y., Fu, C., Peña, A., Hourston, R., Thomson, R., Robinson, C., Cleary, J., Daniel, K. y Thompson, M. (2019). Variability of pacific herring (*Clupea pallasii*) spawn abundance under climate change off the west coast of Canada over the past six decades. *Journal of Marine Systems*, 200, 103229.

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

Zilleruelo, M., Bravo, C., Párraga, D. y Jiménez, Ma. (2018). Informe Final Convenio de Desempeño 2017. Programa de Seguimiento de las Pesquerías de Crustáceos Demersales 2017: Crustáceos Demersales, 2017. Subsecretaría de Economía y EMT/IFOP. 119 pp + anexos.

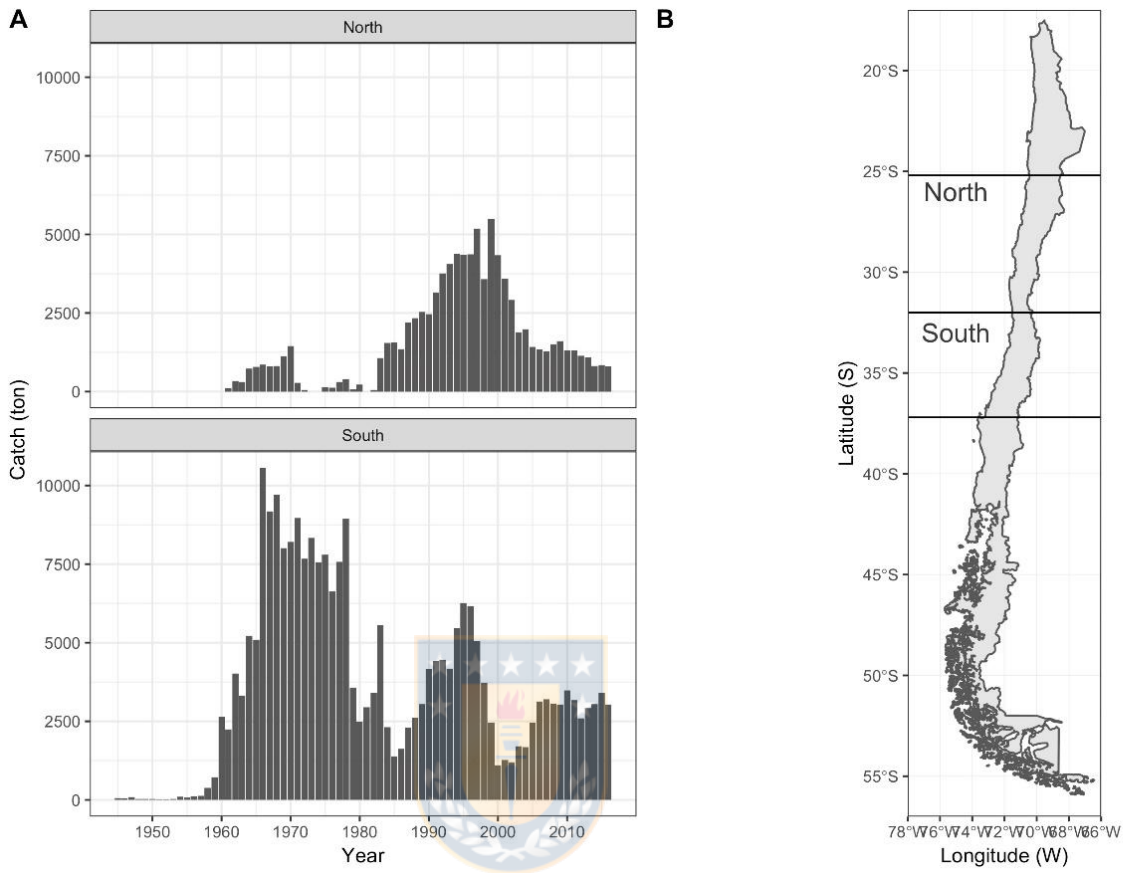


Figura 1. Área de estudio correspondiente a las Unidades de Pesquerías Norte y Sur con sus respectivos desembarques. El área de estudio comprenderá desde los 25°S a los 37°S frente a la costa central de Chile. Fuente: Elaboración propia.

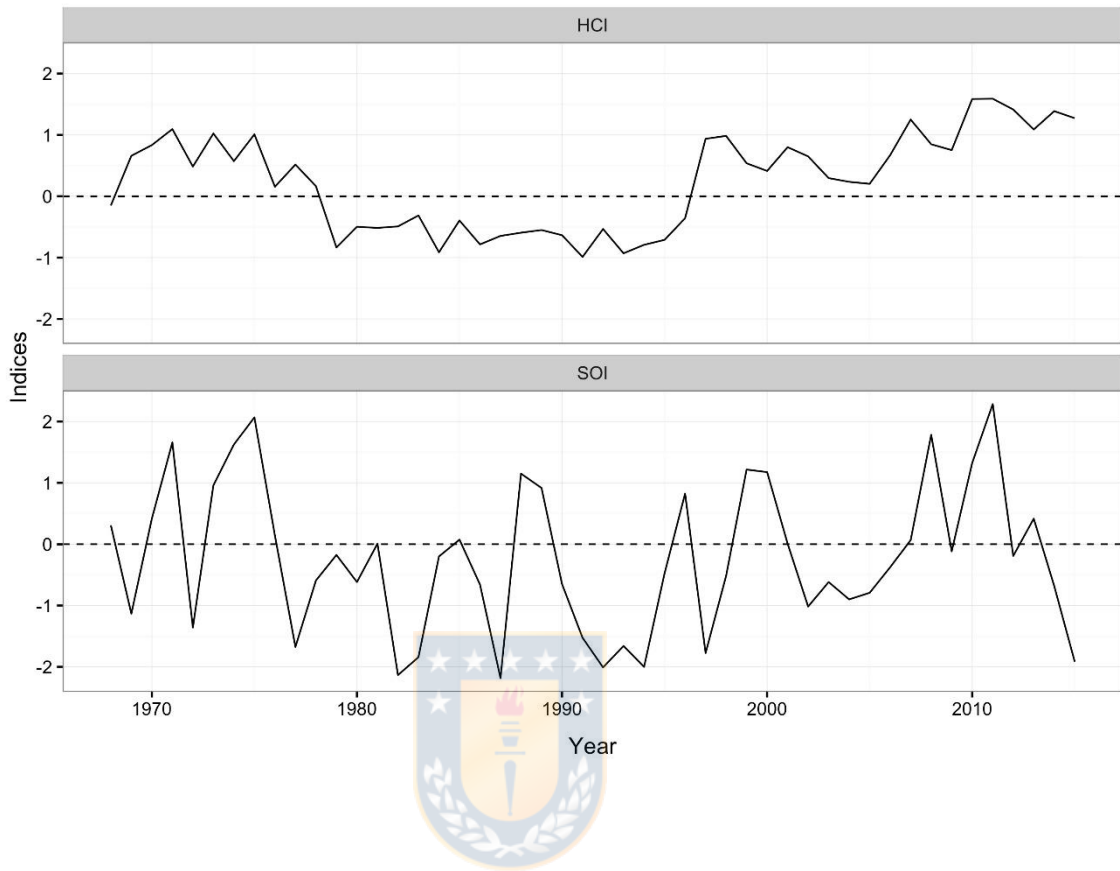


Figura 2. Indicadores climáticos: Índice de la Corriente de Humboldt (HCI, arriba) e Índice de la Oscilación del Sur (SOI, abajo) durante el periodo 1968-2015. Fuente: Blanco-García, 2004.

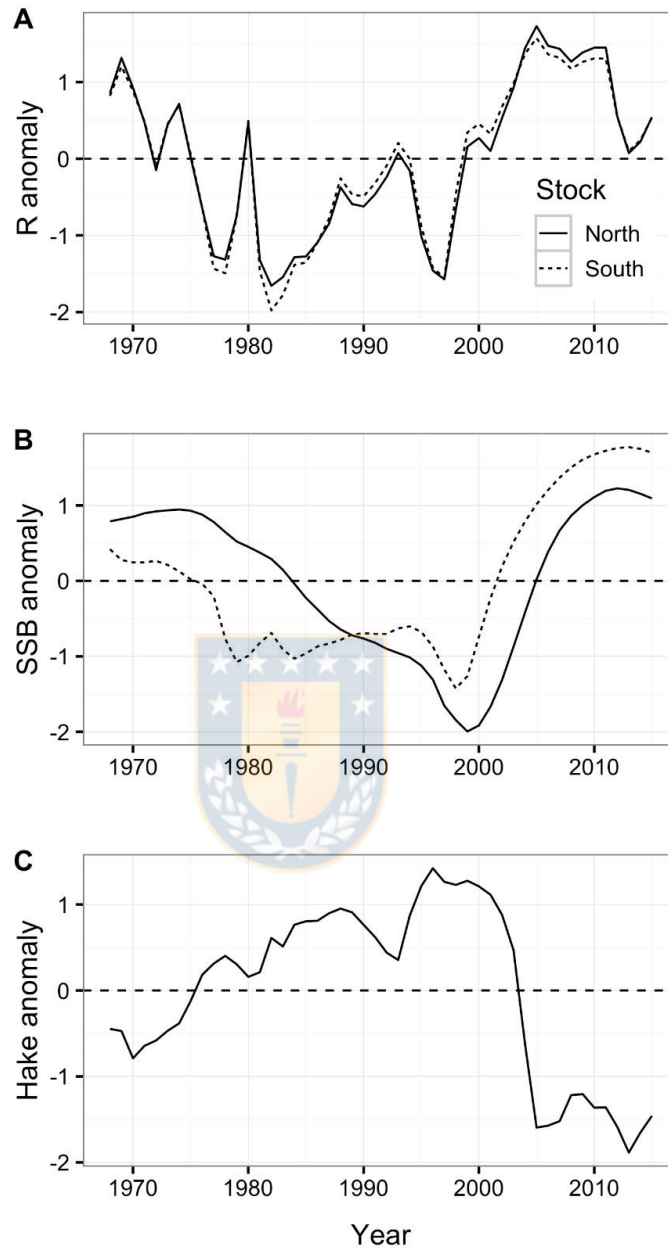


Figura 3. Series de tiempo normalizadas (anomalías) del **A**: reclutamiento de los stocks, **B**: biomasa desovante del camarón por stock (arriba), por stock y **C**: biomasa 4+ de merluza común en la zona centro-sur (abajo), periodo 1968-2015.

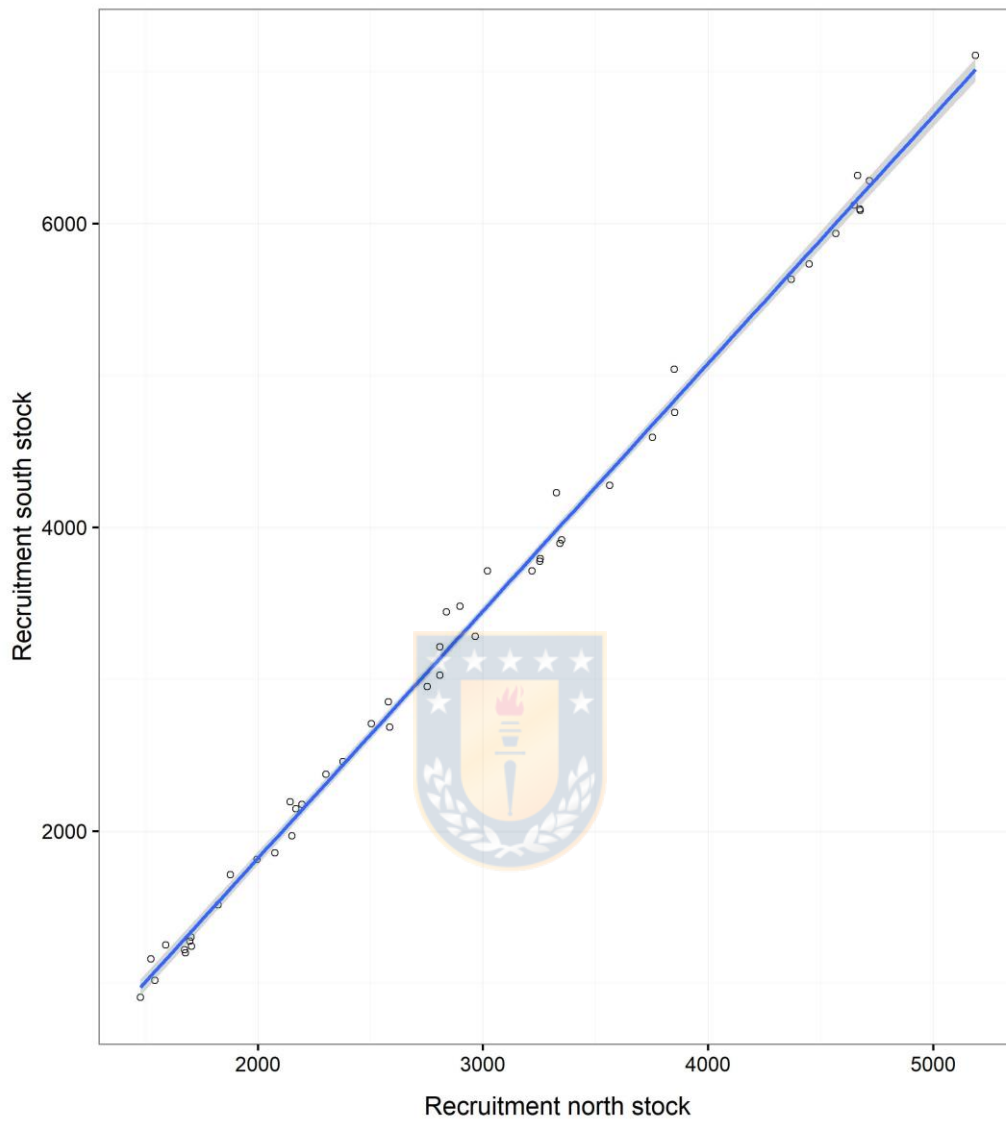


Figura 4. Correlación entre los reclutamientos de camarón nailon del stock norte y stock sur.

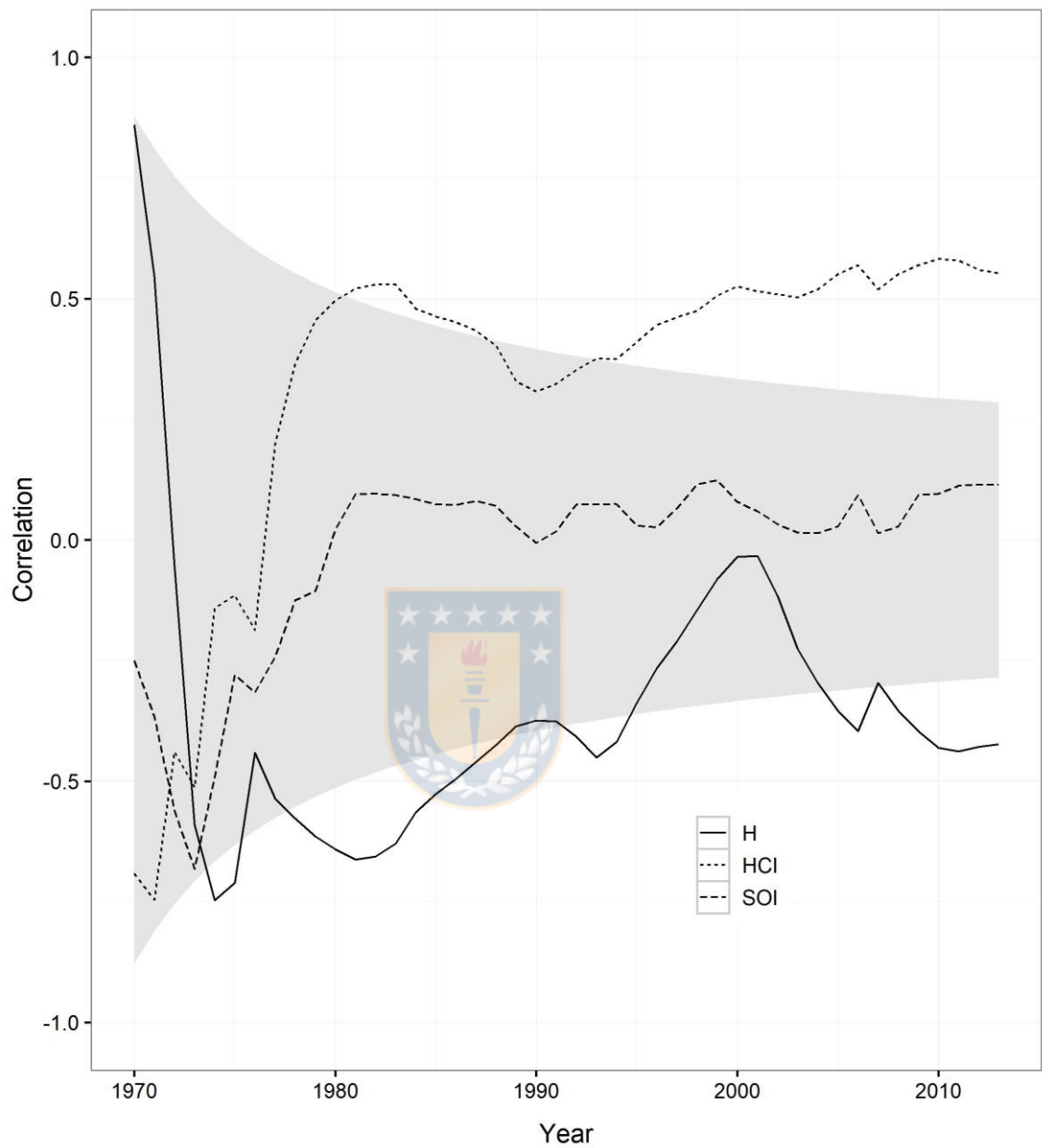


Figura 5. Análisis de sensibilidad. Coeficientes de correlación acumulada desde 5 años ($df=3$) hasta 46 años para la relación entre el reclutamiento de camarón, la biomasa de merluza común (H) y los indicadores climáticos HCl y SOI en desfase ($t-2$) durante el periodo 1968-2015. El área gris muestra los valores críticos para el coeficiente de correlación.

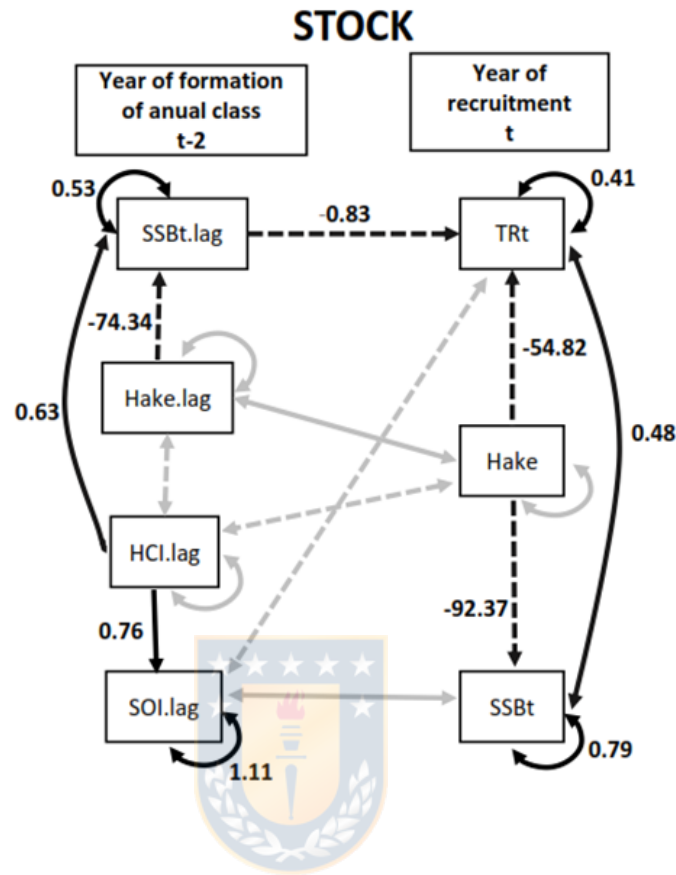


Figura 6. Diagramas de rutas de las relaciones probadas utilizando SEM, las líneas entre las variables indican las relaciones probadas en el modelo. Las relaciones significativas son negras y las no significativas son grises, se presentan las relaciones positivas mediante flechas continuas y las negativas con flechas discontinuas. Además, se muestran los coeficientes estandarizados, la estandarización de los coeficientes se basa en las desviaciones estándar de las variables, lo que hace que los coeficientes sean comparables y que la desviación estándar de una variable sea interpretablemente equivalente a la otra (Grace y Bollen, 2005). El modelo global tiene un valor de P de 0.000 (df= 9). Biomasa desovante de camarón (SSBt), tasa de reclutamiento (TRt), biomasa de merluza común (Hake), Índice de la Corriente de Humboldt (HCI), Índice de la Oscilación del Sur (SOI). Los efectos en desfase se etiquetan con “lag” y corresponde al año de formación de las clases anuales.

Tabla 1. Coeficientes del índice de selectividad de tamaño de Ursin por edades de camarón nailon (presa, filas) para merluza común (depredador, columnas).

Age of prey (shrimp)	Average weight (gr)	Age of predator (hake)												
		W _{s,j}	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
0.5	0.03	0.458	0.987	0.919	0.735	0.574	0.455	0.369	0.307	0.261	0.227	0.200	0.180	0.164
1	0.24	0.069	0.471	0.808	0.962	0.999	0.982	0.941	0.893	0.847	0.804	0.766	0.733	0.704
2	1.5	0.004	0.086	0.259	0.447	0.606	0.727	0.814	0.875	0.918	0.947	0.967	0.980	0.988
3	4.0	0.001	0.023	0.096	0.201	0.313	0.418	0.508	0.583	0.645	0.695	0.736	0.769	0.796
4	7.4	0	0.009	0.044	0.104	0.178	0.254	0.326	0.390	0.446	0.494	0.536	0.571	0.600
5	11.3	0	0.004	0.024	0.062	0.113	0.168	0.224	0.276	0.323	0.365	0.402	0.434	0.462
6	15.5	0	0.002	0.015	0.041	0.078	0.120	0.164	0.207	0.246	0.283	0.315	0.343	0.369
7	19.6	0	0.002	0.010	0.029	0.058	0.091	0.128	0.163	0.197	0.228	0.257	0.282	0.305
8	23.6	0	0.001	0.007	0.022	0.045	0.073	0.104	0.134	0.164	0.192	0.217	0.240	0.260
9	27.2	0	0.001	0.006	0.018	0.037	0.061	0.088	0.115	0.141	0.166	0.189	0.210	0.228
Average weight (gr)	W _{x,j}	6.4	47.4	136.9	273.4	448.3	650.7	869.9	1096.8	1323.7	1544.9	1756.5	1955.5	2140.5

Tabla 2. Matriz de correlación (n=46) utilizada como entrada para los modelos de ecuaciones estructurales (SEM) utilizada para describir los efectos en fase o desfase entre la tasa de reclutamiento de camarón (TRt) y las variables ambientales (HCI y SOI), depredación de merluza (Hake), y biomasa desovante de camarón nailon (SSBt). Ver Figura 6 para la nomenclatura.

	SOI.lag	HCI.lag	SSBt.lag	Hake.lag	SSBt	Hake	TRt
SOI.lag	1.000						
HCI.lag	0.469	1.000					
SSBt.lag	0.389	0.647	1.000				
Hake.lag	-0.237	-0.513	-0.894	1.000			
SSB	0.388	0.702	0.952	-0.900	1.000		
Hake	-0.306	-0.604	-0.804	0.854	-0.899	1.000	
TRt	-0.192	-0.057	-0.617	0.563	-0.411	0.255	1.000



Tabla 3. Predictor lineal de los modelos lineales generalizados (GLM) utilizados para modelar la tasa de reclutamiento del camarón ($y=\log(R_t/SSB_{t-2})$) en función de la biomasa del stock desovante (SSB_{t-2}), y los efectos directos de la merluza (H_t) y/o índices climáticos (HCI, SOI) ($n=46$, t = año de reclutamiento; $t-2$ = año de formación de la clase anual o año de desove; AIC = criterio de información de Akaike, ΔAIC , y w_i = peso AIC o probabilidad de que el modelo sea correcto).

Models $y=\log(R_t/SSB_{t-2})$	Deviance Explained (%)	Stock			
		AIC	ΔAIC	w_i	
M1	5.950 - 0.021(SSB_{t-2})	38.1	72.9	30.51	0.00
M2	7.515 - 0.039(SSB_{t-2}) + -2.208(H_t)	54.7	60.6	18.46	0.00
M3	6.296 - 0.034(SSB_{t-2}) + 0.494(HCI_{t-2})	58.3	56.8	14.62	0.00
M4	7.538 - 0.047(SSB_{t-2}) + -1.820(H_t) + 0.426(HCI_{t-2})	69.1	44.9	3.12	0.11
M5	7.564 - 0.048(SSB_{t-2}) + -1.861(H_t) + 0.434(HCI_{t-1})	70.8	42.4	0.60	0.38
M6	7.540 - 0.047(SSB_{t-2}) + -1.187(H_t) + 0.418(HCI_t)	71.2	41.8	0.00	0.51
M7	7.552 - 0.040(SSB_{t-2}) + -2.212(H_t) + 0.033(SOI_{t-2})	55.0	62.3	20.52	0.00
M8	7.634 - 0.042(SSB_{t-2}) + -2.267(H_t) + 0.081(SOI_{t-1})	56.7	60.5	18.71	0.00
M9	7.628 - 0.042(SSB_{t-2}) + -2.233(H_t) + 0.126(SOI_t)	60.1	56.8	14.96	0.00

ANEXO

The recruitment dynamics of the nylon shrimp *Heterocarpus reedi*, effects of climate and predation off Chile

Camila Sagua¹, Luis A. Cubillos^{1,2,*}, Cristian M. Canales³, Rubén Alarcón-Muñoz⁴

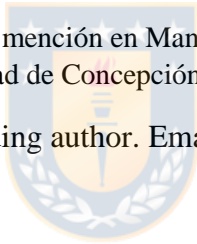
1 Magister en Ciencias con mención Pesquerías, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

2 Centro de Investigación Oceanográfica COPAS Sur-Austral, Lab. EPOMAR y Departamento de Oceanografía, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile.

3 Escuela de Ciencias del Mar, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, Chile.

4 Doctorado en Ciencias con mención en Manejo de Recursos Acuáticos Renovables, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

* Corresponding author. Email: lucubillos@udec.cl



Abstract

Climate variability and predation influence the fluctuations in the recruitment of exploited marine populations. This study analyses the dynamics of the recruitment of the nylon shrimp (*Heterocarpus reedi* Bahamonde 1955) over the period 1968 and 2015, considering the influence of climate variability and the biomass of hake (*Merluccius gayi*), as a proxy for predation in its distribution area. We collected the Humboldt Current Index (HCI) and Southern Oscillation Index time series as climate variables and estimates of recruitment and spawning biomass of nylon shrimp, as well as biomass of hake. Annual deviations in nylon shrimp recruitment showed increased sensitivity to climate variability from the late 1990s onwards, expressed through a significant cumulative correlation over time ($P < 0.05$). Generalized Linear Models showed that hake and HCI explained the recruitment rate of shrimp by effects during the year of recruitment. A path diagram with structural equation models showed that the recruitment rate was influenced by the biomass of hake, either through the consumption of juveniles in the year of recruitment or on adult spawners, in interaction with decadal climate variability.

Key words: Recruitment, shrimp, climate, predation, sensitivity, trawl fishery

Introduction

In general, fishing and/or the environment influence the large fluctuations experienced by the stocks, directly or indirectly affecting the magnitude of recruitment, which expresses through the entry of juveniles into the exploitable fraction (Hsieh et al., 2006). Likewise, the pre-recruitment phases can be sensitive to favorable or unfavorable environmental factors (Hidalgo et al., 2011; Perry et al., 2010; Planque et al., 2010). Fluctuations in recruitment are caused not only by climate forcing and fishing but also due to ecological interactions such as predator-prey (Ciannelli et al., 2005; Lindegren et al., 2013; Ottersen and Stenseth, 2001; Travers-Trolet et al., 2014), and particularly the shrimp-gadoid relationships (Björnsson et al., 2017, 2011; Drinkwater et al., 2010; Worm and Myers, 2003).

Climate variability occurs on different time scales, from the seasonal, interannual cycle with irregular periods of 1 to 3 years associated with El Niño-Southern Oscillation (ENSO), aperiodic decadal variability between 5 to 50 years to centennial and longer-term periods (Chavez et al., 2003; Overland et al., 2010; Perry et al., 2010). There is evidence that this variability influences the status and functioning of marine ecosystems and is closely related to population distribution, migration, and abundance (Lehodey et al., 2006). It has also been shown that fishing and other human activities have an impact on exploited and unexploited species (Hsieh et al., 2006; Planque et al., 2010), and can modify the structure, size, and functioning of ecosystems (Cury et al., 2000).

In the upwelling ecosystem of the Humboldt Current System, there have been seasonal and decadal changes in populations of small pelagic fish such as anchovy (*Engraulis ringens*) and sardine (*Sardinops sagax*), which demonstrate the almost immediate impact of the environment and synchronous pattern over a wide latitudinal range (Alheit and Niquen, 2004; Cubillos et al., 2007; Yañez et al., 2008). In the central-southern zone, the inter-annual variability of ENSO influences pelagic fish populations, for example, on the recruitment of the common sardine *Strangomera bentincki* (Gómez et al., 2012). El Niño and La Niña considerably modify the neritic environment, and we

observed that in cold years (La Niña) there is an increase in the recruitment of typical sardines as a result of an increase in biological production (Parada et al., 2013). In turn, climatic conditions influence faunal changes in plankton, zooplankton, and predators, mainly in the pelagic ecosystem (Alheit and Niquen, 2004; Ayón et al., 2011; Chavez et al., 2003; van der Lingen et al., 2009; Xu et al., 2019), whose greater or lesser predation would have a direct effect on the benthic and demersal system (Cury et al., 2000). However, few studies have aimed at assessing the role of climate influence on benthic crustaceans distributed in deep waters over the continental platform and upper slope in the Humboldt Current System.

Nylon shrimp (*Heterocarpus reedi*) inhabits the continental platform and slope along the coast of Chile, between 200 and 500 m deep, associated with the Peru-Chile Subsurface Current flowing towards the pole, and the mixing of water masses between the Antarctic Intermediate Water (oxygenated and cold water, 11-12 °C) and the Equatorial Subsurface Water ($O_2 < 1 \text{ ml L}^{-1}$, 12-13 °C, 35 psu) (Arana, 2012; Bahamonde and Henríquez, 1970; Silva, 2012). South of its distribution, river discharges, and upwelling events determine the availability of organic matter that could favor adult feeding. Likewise, the northward circulation of the Humboldt Current may explain the presence of juveniles in the north of its current distribution through processes of survival and recruitment by larval or juvenile dispersal (Canales et al., 2016a). Canales et al. (2016a) suggested that the shrimp population is likely to be a metapopulation structure with at least two subunits located north and south of 32°S, and whose connectivity would be explained by larval drift.

The shrimp fishery is located between 25°S and 37°10'S, with two fishery units (Canales et al., 2016a; 2016b; 2016c; Montenegro and Branco, 2016): a northern fishery unit between 25°S and 32°S and a southern fishery unit from 32°S to 37°10'S (Fig. 1). The fishery involves a fleet of small industrial trawlers on the slope and the continental platform. The available data have made it possible to evaluate this resource from 1940 to 2015 through stock assessment models structured by length (Canales et al., 2016b).

Biomass indices are available from biomass evaluation by the swept area method, which show an increasing trend south of 32°S from 2006 (Acuña et al., 2012). According to (Canales et al., 2016a), positive trends in biomass could be influenced by the reduction in exploitation levels, the closure of some fishing areas since 2000, and by the depletion of Chilean hake (*Merluccius gayi*) after 2003. The Chilean hake is one of the most abundant and important predators of the demersal system in which shrimp and prawns live (Arana and Williams, 1970; Arancibia and Neira, 2008; Cubillos et al., 2007), and it could be an additional factor influencing the variability of long-term recruitment of nylon shrimp.

According to the above, understanding and taking into account these sources of variability and their interactions represent a challenge for modern fisheries management. This work aimed to evaluate the hypothesis that the changes observed in the recruitment and biomass of nylon shrimp could be influenced by their population dynamics and the trophic interaction with hake in a changing environment.

Material and Methods

Source of data and information

We obtained the time series of spawning biomass and shrimp recruitment from Canales et al., (2016b), whom considered data from both the northern and southern fishery units in a spatial stock assessment model. For the analysis, we discarded the estimates of spawning biomass and recruitment for the years 1945 to 1960 because these early estimates do not account for variability but rather for expected recruitment. Besides, one of the climate indices began in 1968, conditioning the study period (see below).

The variations in the recruitment of the northern and southern fishing units are similar, with slight differences in the time series. This is due to the stock assessment model that considered shrimp recruitment to be a function of the same signal and spatially segregated by a proportion that defines connectivity between areas (Canales et al.,

2016b). Therefore, we used the sum of northern and southern recruitment and spawning stock biomass in subsequent analyses.

We used two climate indices to study the influence of environmental variability on shrimp recruitment, the Humboldt Current Index (HCI) (Blanco-García, 2004), and the Southern Oscillation Index (SOI). We obtained the HCI from the website <http://www.bluewater.cl/HCI/hci.html>. This index measures the atmospheric circulation between Rapa Nui (27°6'16.8''S, 109°21'37.7''S) and Antofagasta (23°38'39''S, 70°24'39''S) and it is an index of the decadal climate variability of the Humboldt Current System. The SOI is a standardized index based on observed sea level pressure differences between Tahiti and Darwin, Australia (<https://www.ncdc.noaa.gov/teleconnections/enso/indicators/soi/>), which measures Walker's atmospheric circulation. These indicators make it possible to detect decadal and interannual changes in the climate that could restructure the ecosystem, which is associated with long-lasting periods of hot or cold temperature anomalies, related to the approach or retreat of warm subtropical oceanic waters to the coast of Chile (Alheit and Niquen, 2004).

Hake biomass as a proxy for predation on shrimp

We used hake biomass as a proxy to study the effects of predation on nylon shrimp. To analyze the fraction of the biomass that influences the predation of nylon shrimp, we considered the biomass estimates of Chilean hake by age reported by Tascheri et al. (2017) and covering the period 1968-2015. We obtained the age selection of Chilean hake preying on shrimp from the relationship between predator weight and prey weight using the Ursin size-selection index (Ursin, 1973). For this purpose, we used data on stomach contents of hake documented by Arancibia et al. (1998), where we calculated prey size-selectivity using the following expression:

$$\alpha(jx, is) = \exp\left(-\frac{(\log(W_{x,j}/W_{s,i}) - \eta)^2}{2\sigma^2}\right)$$

where $W_{x,j}$ is the average weight of predator x at age j , $W_{s,i}$ is the average weight of prey s at age i . We obtained the average weight at age of hake from Tascheri et al. (2017), and the average weight at age of shrimp from von Bertalanffy growth parameters ($L_{\infty} = 47.8$ mm, $K = 0.19$ year⁻¹) and length-weight coefficients ($a = 0.0004$, $b = 3.034$). The constant η represents the average weight ratio between prey and predator (from stomach contents), and σ represents the range of prey size in the predator's diet. Once obtained this index, we analyzed the age range of the Chilean hake affecting the size-selectivity of shrimp.

Recruitment sensitivity

We removed the mean from each time series of the variables used and divided it by the standard deviation. We used these anomalies to detect the sensitivity of shrimp recruitment to climatic indices HCI and SOI, and to hake biomass (Hake) at the time of formation of the annual classes (two years earlier). A proxy for increased sensitivity overtime was to calculate cumulative correlations over time. The cumulative correlation analysis began with the first 5 years of the series (1968-1972) and then added one year sequentially until all available years (1968-2015, $n=48$) were completed (Cahuin et al., 2013). The critical correlation coefficients for the cumulative correlation decrease with the addition of each year, which allowed to know the significance of the cumulative correlation in time, starting from $r = \pm 0.878$ ($P = 0.025$, $df = 3$ years) to $r = \pm 0.288$ ($P = 0.025$, $df = 46$ years).

Modeling the shrimp recruitment rate

We used Generalized Linear Model (GLM) to model the shrimp recruitment rate as a function of the spawning stock, climate variables, and common hake biomass. We used the log-recruitment rate $\log(R_t/S_{t-ar})$ as a dependent variable, where R_t is the recruitment at year t , S_{t-ar} is the spawning biomass at year $t - ar$, and ar is the age of recruitment ($ar = 2$). Spawning biomass was the sum of the north and south zones, i.e., $St = S_{t,north} + S_{t,south}$ (Canales et al., 2016b). We analyzed the phase or lagging

effects of climate variables and hake biomass. We consider a phasing effect when a variable acts in the year of recruitment and a lagging effect when a variable acts two years before recruitment, i.e., in the year of formation of the annual class. We utilized GLM with link identity (McCullagh and Nelder, 1989) and the package MASS of Venables and Ripley (2002) and considered nine models differentiated in the combination of predictor variables. The best model was selected by applying the Akaike's information criterion (AIC) (Akaike, 1973) and weighed according to Buckland et al. (1997).

Path diagram

Structural equation modeling (SEM) allowed us to understand the phase or lagging relationship between nylon shrimp recruitment, climate indices, and hake biomass as a proxy for predation. This technique (SEM) is a statistical approach for parameterizing and testing causal models that describe hypothetical relationships between multiple variables, to solve a set of equations involved in a path diagram (Grace et al., 2010; Grace and Bollen, 2005). Because SEM, based on maximum likelihood, uses a correlation matrix, it assumes that all relationships are linear and additive (Grace and Bollen, 2005). As in the GLM models, the recruitment rate could be related to the effects of climate variability and predation in the phase (lag = 0, or direct effects), or in lag (lag = 2) during the year of formation of the annual classes.

Results

During the study period, the Humboldt Current Index (HCI) showed positive values in the periods 1970-1978 and 1997-2015, associated with a strengthening of the Pacific Anticyclone (Fig. 2). Between 1979 and 1996, the index remained negative, implying a period of warmer conditions. In turn, the Southern Oscillation Index (SOI) showed high inter-annual variability with El Niño events expressed with negative values of the SOI in the years 1972, 1977-1980, 1982-84, 1986-87, 1990-95, 1997-98, 2002-06, 2009, 2012, 2014 and 2015 (Fig. 2). It also identifies La Niña events (positive SOI values) in the years 1970, 1973-76, 1981, 1985, 1988-89, 1996, 1999-2001, 2007-08, 2010-11 and

2013. It should be noted that the length of a period in which negative values prevail between 1977 and 1997 is consistent with the same period identified in the HCI (Fig. 2).

Anomalies of recruitment for shrimp showed negative fluctuations for the period from 1976 to 1998, and then remaining at positive values (Fig. 3A). We observe fluctuations in the spawning biomass of the shrimp, where negative values prevail for years similar to those observed in the recruitments (1976-1998) (Fig. 3B). The Chilean hake biomass had a sustained increase from 1970 to mid-90s, dramatically decreasing from 2003 to 2004 and remained at low values from 2005 to 2015. Thus, we observed opposite trends between the spawning biomass of shrimp and the biomass of hake (Fig. 3C).

Along with the above, the Ursin's size-selectivity parameters were $\eta = 7.54$ and $\sigma = 1.85$, from which we computed the coefficients by ages of the hake (predator) and shrimp (prey). According to the results, the fraction of shrimp that goes from 0 to 3 years is depredated by all ages of hake, however, from age 2 + we observe a higher size-selectivity by hake over 4 years (Table 1).

The recruitment was not sensitive to the variability represented by SOI throughout the study period (Fig. 4). However, the sensitivity began to be significant and positive with the HCI, mainly between 1981-1987 and 1994-2013. The sensitivity of shrimp recruitment to changes in the biomass of hake showed a significant negative correlation in the periods 1974-1975, 1978-1988, 1991-1994, and from 2005 to 2013.

Out of nine GLM models, the models that considered shrimp spawning biomass and hake biomass in the year of recruitment, along with the climate indicator (HCI) in the year of annual class formation, better explained the variations in shrimp nylon recruitment (Table 2). The models M5 and M6, which include the Chilean hake direct effects on the year of recruitment plus either delayed or direct effects of the HCI, were the models that best represented the variation in shrimp recruitment. However, of the models selected, the model with the lowest AIC was the M6 model, which considered the negative effects of the Chilean hake biomass directly on the recruitment rate, and to

a lesser extent the indirect effects of the HCI on the year of recruitment (Table 2). The model M6 had a probability of 0.51 of being correct.

The SEM analysis was based on the linear correlation between variables (Table 3) and showed that Chilean hake biomass (Hake) had significant negative effects on shrimp spawning biomass in the year of recruitment, as well as during annual-class formation (Hake.lag). To a lesser extent, we observed a lagged effect of the HCI on the spawning biomass (Fig. 5). There is evidence that the predator (Hake) was negatively and significantly related to the spawning biomass in the year of recruitment, and in the shrimp recruitment rate, in turn, Hake.lag and HCI.lag related to the shrimp spawning biomass with a two-year lag, the first negatively and significantly, and the second positively, but with low significance.

Discussion

The challenge for modern fisheries management is to understand and take into account environmental variables and their interactions with exploited populations, leading to a more holistic view of the processes that influence the dynamics of exploited marine populations. In this study, we found that the recruitment of nylon shrimp is being influenced by the higher or lower biomass of Chilean hake, either through consumption of juveniles in the year of formation of the annual class or on adult spawners, in interaction with the interannual climate variability reflected through decadal variability expressed by the Humboldt Current Index during spawning.

The low influence of the spawning biomass itself on the recruitment rate and the climatic indicators HCI and SOI on shrimp spawning biomass in the year of formation of the year class are highlighted, both in the path diagram (SEM) and in the GLM models. The year-to-year changes between the indicators showed the close relationship between the climate indices and negative values for HCI (periods of warm conditions) compared to existing positive values for SOI (El Niño phase). However, HCI only manifests itself as a decadal trend in the prevailing environmental conditions, while SOI

represents the interannual variation ENSO (El Niño-Southern Oscillation) (Blanco-García, 2004).

The climate variables analyzed here should be considered as indicating large-scale changes at the atmospheric level and in the ocean's climate through ocean-atmosphere interaction. The influence at the habitat level of the nylon shrimp on the continental slope is unknown. However, climatic influence could likely influence the alteration in the circulation patterns of the Peru-Chile Subsurface Current and the distribution of physical properties associated with the mixing of present water mass, i.e., Subsurface Equatorial and Antarctic Intermediate (Silva and Neshyba, 1979; Silva 2012). These water mass intensify or weaken during either El Niño or La Niña events, and influence the subsurface dynamics where the nylon shrimp live (Hormazabal et al., 2013).

The significance of these indices is conditional and increases when the incidence of Chilean hake on spawning biomass in the year of formation, and the recruitment rate is incorporated. Nevertheless, from GLM models, we conclude that Chilean hake would explain significantly the variations in the recruitment rate. Recruitment sensitivity analysis showed that Chilean hake presented more considerable significance, which expressed itself through a significant negative correlation in the periods 1973-1975, 1977-1986, and from 2005 to 2011. These results were consistent with (Canales et al., 2016a) in that the increase (decrease) in shrimp biomass could be modulated in part by the depletion (increase) of Chilean hake. The biomass of common hake showed an increasing trend in the first years of the series, with significant increases in 1972-1977, 1980-1984, 1991-1996, and 1998-2000 (Tascheri et al., 2017). These periods coincide with the years of the highest association between hake and the recruitment of nylon shrimp. Opposing trends between the biomasses of hake and spawning biomasses of nylon shrimp were consistent with findings by Worm and Myers (2003), whom showed that the abundance of northern shrimp (*Pandalus Borealis*) was negatively related to Atlantic cod (*Gadus morhua*) populations. These authors found that cod correlated with temperature, and they found that changes in predator populations can have substantial

effects on prey populations in the ocean food networks and that the intensity of these interactions can be sensitive to changes in mean ocean temperature (Worm and Myers, 2003). Björnsson et al. (2011) found that seasonal migratory activity of immature *G. morhua* was affected both by the location of the local shrimp stock, and the seasonal and spatial differences in temperature.

We found that the incidence of shrimp in the diet of hake is generally low (Arancibia et al., 1998; Cubillos et al., 2003), which could be related to deeper distribution of nylon shrimp. Nevertheless, size selectivity coefficients indicated that common hake from 2 to 4 years of age preys preferentially on 1 to 3-year-old nylon shrimp (shrimp juveniles, recruits, and spawning individuals, as reported by Canales et al. (1999)). These results are consistent with those found by Cubillos et al. (2007b), whom conclude through the same analysis that hakes over 4 years old prey on red squat lobster (*Pleuroncodes monodon*) and yellow squat lobster (*Cervimunida johni*) over 2 years old. It is important to note that after 2003, the biomass of Chilean hake decreased significantly and there was also a juvenilization of the age structure, supported by specimens from 2 to 5 years of age, in addition to a decrease in the size at maturity (Arancibia et al. 2008; Lillo et al., 2015). These demographic changes in the predator could relax probable predation effects favoring the recruitment of nylon shrimp.

With the above, studies of the concurrent fauna in the direct assessment cruises of Chilean hake and squat lobster, point to nylon shrimp as one of the main species within the faunal group of the benthic assembly (Montero et al., 2020; Acuña et al., 2019; Lillo et al., 2015), the same occurs in the direct assessment cruises of shrimp, where common hake and prawns, make up the main species associated with the captures, with the former showing the most significant recurrence in the captures throughout the entire sampling area (Acuña et al., 2012, 2002, 2019; Arana et al., 2006).

The aforementioned suggests that the interaction in the biological components would have a more significant impact on the biological processes of the component species than the prevailing environmental conditions. Finally, we concluded that the recruitment

of nylon shrimp is influenced by Chilean hake, either through the consumption of juveniles in the year of recruitment or on adult spawners, in interaction with decadal climate variability.

Credit authors

Camila Sagua: Conceptualization, Investigation, Data curation, Writing - Original draft preparation. **Luis A. Cubillos:** Project Management, Formal analysis, Methodology, Writing - Reviewing and Editing. **Cristian M. Canales:** Data curation, Formal analysis, Writing - Reviewing and Editing. **Ruben Alarcón-Muñoz:** Formal analysis, Writing-Reviewing and Editing.



Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgements

CS would like to thank to the Dirección de Postgrado of the Universidad de Concepción for a scholarship during postgraduate studies, and LC would like to thank to the COPAS Sur-Austral CONICYT PIA APOYO CTE AFB170006 for partial fundings. All code used to generate this paper, as well as prior versions of this manuscript, are available at: <https://github.com/LuisACubillos/shrimps2020>

References

Acuña, E., Alarcón, R., Cortés, A., Arancibia, H., Cubillos, L., Cid, L., 2012. Evaluación directa de camarón nailon entre la ii y viii regiones, año 2011 (Final Report No. FIP 2011-02). Fondo de Investigación Pesquera y Acuicultura.

Acuña, E., Arancibia, H., Cid, L., Alarcón, R., Cubillos, L., Sepúlveda, A., Bodini, A., Bennett, X., Cabrera, M., Villarreal, J., León, R., Wiff, R., Grau, R., Andrade, M., Casas, L., Rivera, D., Poblete, L., Vásquez, G., 2002. Evaluación directa de camarón nailon entre la ii y viii regiones, año 2001 (Final Report No. FIP 2001-05). Fondo de Investigación Pesquera y Acuicultura.

Acuña, E., Haye, P., Segovia, N., Arancibia, H., Sagua, C., Zuñiga, A., Alarcón, R., Cortés, A., Cid, L., Petigas, P., 2019. Evaluación directa de camarón nailon entre la ii y viii regiones, año 2018 (Final Report). Instituto de Fomento Pesquero.

Akaike, H., 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle, in: Petrov, B., Csaki, F. (Eds.), Second International Symposium on Information Theory. Akademiai Kiado, pp. 267–281.

Alheit, J., Niquen, M., 2004. Regime shifts in the Humboldt current ecosystem. Progress in Oceanography 60, 201–222. doi:<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2004.02.006>

Arana, P.M., 2012. Recursos pesqueros del mar de Chile. Escuela de Ciencias del Mar, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso.

Arana, P.M., Ahumada, M., Guerrero, A., Melo, T., Queirolo, D., Barbieri, M., Bahamonde, N., Canales, C., Quiroz, J., 2006. Evaluación directa de camarón nailon y gamba entre la ii y viii regiones, año 2005 (Final Report No. FIP 2005-08). Fondo de Investigación Pesquera y Acuicultura.

Arana, P., Williams, S., 1970. Contribución al conocimiento del régimen alimentario de la merluza (*Merluccius gayi*). Investigaciones Marinas 1, 139–154.

Arancibia, H., Catrileo, M., Farías, B., 1998. Evaluación de la demanda de alimento en merluza común y análisis de su impacto en pre-reclutas. (Final Report No. FIP 95-17). Fondo de Investigación Pesquera y Acuicultura.

Arancibia, H., Neira, S., 2008. Overview of the Chilean hake (*Merluccius gayi*) stock, a biomass forecast, and the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) predator-prey relationship off central Chile (33°S–39°S). CalCOFI Rep. 49, 104–115.

Ayón, P., Swartzman, G., Espinoza, P., Bertrand, A., 2011. Long-term changes in zooplankton size distribution in the Peruvian Humboldt Current System: Conditions favouring sardine or anchovy. Marine Ecology Progress Series 422, 211–222.

Bahamonde, N., Henríquez, G., 1970. Sinopsis de datos biológicos sobre el camarón nailon *Heterocarpus reedi*, Bahamonde 1955, in: Mistakidis, M.N. (Ed.), Proceedings of the World Scientific Conference on the Biology and Culture of Shrimps and Prawns, FAO Fishing Report. 57(4), pp. 1607–1627.

Björnsson, B., Burgos, J., Sólmundsson, J., Ragnarsson, S., Jónsdóttir, I., Skúladóttir, U., 2017. Effects of cod and haddock abundance on the distribution and abundance of northern shrimp. *Marine Ecology Progress Series* 572, 209–221.

Björnsson, B., Reynisson, P., Solmundsson, J., Valdimarsson, H., 2011. Seasonal changes in migratory and predatory activity of two species of gadoid preying on inshore northern shrimp *pandalus borealis*. *Journal of Fish Biology* 78, 1110–1131.
doi:[10.1111/j.1095-8649.2011.02923.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.02923.x)

Blanco-García, J.L., 2004. Inter-annual to inter-decadal variability of upwelling and anchovy population off northern Chile (PhD thesis). Ocean/Earth/Atmos Sciences, Old Dominion University. doi: <https://doi.org/10.25777/3788-gf67>

Buckland, S.T., Burnham, K.P., Augustin, N.H., 1997. Model selection: An integral part of inference. *Biometrics* 53, 603–618.

Cahuin, S.M., Cubillos, L.A., Escribano, R., Blanco, J.L., Ñiquen, M., Serra, R., 2013. Sensitivity of recruitment rates anchovy (*Engraulis ringens*) to environmental changes in southern Peru-northern Chile. *Environmental Development* 7, 88–101.
doi:<https://doi.org/10.1016/j.envdev.2013.03.004>

Canales, C., Company, J., Arana, P., 2016a. Population structure of nylon shrimp *Heterocarpus reedi* (Crustacea: Caridea) and its relationship with environmental variables off Chile. *Latin American Journal of Aquatic Research* 44, 144–154.
doi:[10.3856/vol44-issue1-fulltext-15](https://doi.org/10.3856/vol44-issue1-fulltext-15)

Canales, C., Company, J.B., Arana, P.M., 2016b. Using a length-based stock assessment model to evaluate population structure hypotheses of nylon shrimp *Heterocarpus reedi* (Decapoda, Caridea) exploited off central Chile. *Fisheries Research* 183, 360–370.
doi:<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2016.06.020>

Canales, C.M., Company, J., Arana, P., 2016c. Spatio-temporal modelling of the maturity, sex ratio, and physical condition of nylon shrimp *Heterocarpus reedi* (Decapoda, Caridea), off central Chile. *Fisheries Research* 179, 1–9.
doi:<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2016.02.001>

Canales, C., Montenegro, C., Peñailillo, T., Pool, H., 1999. Evaluación indirecta del stock de camarón nailon en el litoral de la II a VIII Regiones (Final Report No. FIP 97-24). Fondo de Investigación Pesquera y Acuicultura.

Chavez, F.P., Ryan, J., Lluch-Cota, S.E., C., M. Ñiquen, 2003. From anchovies to sardines and back: Multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science* 299, 217–221.
doi:[10.1126/science.1075880](https://doi.org/10.1126/science.1075880)

Ciannelli, L., Hjermann, D. Ø., Lehodey, P., Ottersen, G., Duffy-Anderson, J., Stenseth, N., 2005. Aquatic food webs: An ecosystem approach, in: Belgrano, A., Scharler, U., Dunne, J., Ulanowicz, R. (Eds.). Oxford University Press, pp. 143–169.

- Cubillos, L.A., Alarcón, C.A., Arancibia, H., 2007. Selectividad por tamaño de las presas en merluza común (*Merluccius gayi gayi*), zona centro-sur de Chile (1992-1997). *Investigaciones Marinas* 35, 55–69.
- Cubillos, L.A., Serra, R., Fréon, P., 2007. Synchronous pattern of fluctuation in three anchovy fisheries in the Humboldt Current System. *Aquat. Living Resour.* 20, 69–75. doi:[10.1051/alr:2007017](https://doi.org/10.1051/alr:2007017)
- Cubillos, L., Rebolledo, H., Hernández, A., 2003. Prey composition and estimation of Q/B for the Chilean hake, *Merluccius gayi* (Gadiformes-Merluccidae), in the central-south area off Chile (34°-40°S). *Archive of Fishery and Marine Research* 50, 271–286.
- Cury, P., Bakun, A., Crawford, R.J.M., Jarre, A., Quiñones, R.A., Shannon, L.J., Verheye, H.M., 2000. Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems. *ICES Journal of Marine Science* 57, 603–618. doi:[10.1006/jmsc.2000.0712](https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0712)
- Drinkwater, K.F., Beaugrand, G., Kaeriyama, M., Kim, S., Ottersen, G., Perry, R.I., Pörtner, H.-O., Polovina, J.J., Takasuka, A., 2010. On the processes linking climate to ecosystem changes. *Journal of Marine Systems* 79, 374–388. doi:<https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.12.014>
- Gómez, F., Montecinos, A., Hormazabal, S., Cubillos, L.A., Correa-Ramirez, M., Chavez, F.P., 2012. Impact of spring upwelling variability off southern-central Chile on common sardine (*Strangomera bentincki*) recruitment. *Fisheries Oceanography* 21, 405–414. doi:[10.1111/j.1365-2419.2012.00632.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2012.00632.x)
- Grace, J.B., Anderson, T.M., Olf, H., Scheiner, S.M., 2010. On the specification of structural equation models for ecological systems. *Ecological Monographs* 80, 67–87. doi:[10.1890/09-0464.1](https://doi.org/10.1890/09-0464.1)
- Grace, J.B., Bollen, K.A., 2005. Interpreting the results from multiple regression and structural equation models. *Bulletin of the Ecological Society of America* 86, 283–295.
- Hidalgo, M., Rouyer, T., Molinero, J., Massutí, E., Moranta, J., Guijarro, B., Stenseth, N.C., 2011. Synergistic effects of fishing-induced demographic changes and climate variation on fish population dynamics. *Marine Ecology Progress Series* 426, 1–12.
- Hormazabal, S., Combes, V., Morales, C.E., Correa-Ramirez, M.A., Di Lorenzo, E., Nuñez, S., 2013. Intrathermocline eddies in the coastal transition zone off central Chile (31–41 °S). *Journal of Geophysical Research: Oceans* 118, 4811–4821. doi:[10.1002/jgrc.20337](https://doi.org/10.1002/jgrc.20337)
- Hsieh, C.-h., Reiss, C.S., Hunter, J.R., Beddington, J.R., May, R.M., Sugihara, G., 2006. Fishing elevates variability in the abundance of exploited species. *Nature* 443, 859–862. doi:[10.1038/nature05232](https://doi.org/10.1038/nature05232)

Lehodey, P., Alheit, J., Barange, M., Baumgartner, T., Beaugrand, G., Drinkwater, K., Fromentin, J.-M., Hare, S.R., Ottersen, G., Perry, R.I., Roy, C., Lingen, C.D. van der, Werner, F., 2006. Climate Variability, Fish, and Fisheries. *Journal of Climate* 19, 5009–5030. doi:[10.1175/JCLI3898.1](https://doi.org/10.1175/JCLI3898.1)

Lillo, S., Legua, J., Olivares, J., Saavedra, J., Molina, E., Rojas, M., Angulo, J., Valenzuela, V., Nuñez, S., Vásquez, S., 2015. Evaluación directa de merluza común, 2014 (Final Report). Instituto de Fomento Pesquero.

Lindegren, M., Checkley, D.M., Rouyer, T., MacCall, A.D., Stenseth, N.C., 2013. Climate, fishing, and fluctuations of sardine and anchovy in the California current. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110, 13672–13677. doi:[10.1073/pnas.1305733110](https://doi.org/10.1073/pnas.1305733110)

McCullagh, P., Nelder, J., 1989. *Generalized linear models*, Monographs on Statistics and Applied Probability 37. Chapman and Hall.

Montenegro, C., Branco, M., 2016. Bayesian state-space approach to biomass dynamic models with skewed and heavy-tailed error distributions. *Fisheries Research* 181, 48–62. doi:<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2016.03.021>

Ottersen, G., Stenseth, N.C., 2001. Atlantic climate governs oceanographic and ecological variability in the barents sea. *Limnology and Oceanography* 46, 1774–1780. doi:[10.4319/lo.2001.46.7.1774](https://doi.org/10.4319/lo.2001.46.7.1774)

Overland, J.E., Alheit, J., Bakun, A., Hurrell, J.W., Mackas, D.L., Miller, A.J., 2010. Climate controls on marine ecosystems and fish populations. *Journal of Marine Systems* 79, 305–315. doi:<https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.12.009>

Parada, C., Yannicelli, B., Hormazábal, S., Vásquez, S., Porobic, J., Ernst, B., Gatica, C., Arteaga, M., Montecinos, A., Nuñez, S., Gretchina, A., 2013. Variabilidad ambiental y recursos pesqueros en el Pacífico suroriental: estado de la investigación y desafíos para el manejo pesquero. *Latin american journal of aquatic research* 41, 1–28.

Perry, R.I., Cury, P., Brander, K., Jennings, S., Möllmann, C., Planque, B., 2010. Sensitivity of marine systems to climate and fishing: Concepts, issues and management responses. *Journal of Marine Systems* 79, 427–435. doi:<https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.12.017>

Planque, B., Fromentin, J.-M., Cury, P., Drinkwater, K.F., Jennings, S., Perry, R.I., Kifani, S., 2010. How does fishing alter marine populations and ecosystems sensitivity to climate? *Journal of Marine Systems* 79, 403–417. doi:<https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.12.018>

Silva, N., 2012. Recursos pesqueros del mar de Chile, in: Arana, P.M. (Ed.), *Escuela de Ciencias del Mar*, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, pp. 39–52.

Silva, N., Neshyba, S., 1979. On the southernmost extension of the Peru-Chile undercurrent. Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers 26, 1387–1393. doi:[https://doi.org/10.1016/0198-0149\(79\)90006-2](https://doi.org/10.1016/0198-0149(79)90006-2)

Tascheri, R., Gálvez, P., Sateler, J., 2017. Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales al año 2016: Merluza común, 2016. Instituto de Fomento Pesquero, Valparaíso, Chile.

Travers-Trolet, M., Shin, Y.-J., Shannon, L.J., Moloney, C.L., Field, J.G., 2014. Combined fishing and climate forcing in the southern benguela upwelling ecosystem: An end-to-end modelling approach reveals dampened effects. PLOS ONE 9, 1–9. doi:[10.1371/journal.pone.0094286](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0094286)

Ursin, E., 1973. On the prey size preference of cod and dab. Medd. Dan. Fisk.-Havunders 7, 85–98.

van der Lingen, C., Bertrand, A., Bode, A., Brodeur, R., Cubillos, L., Espinoza, P., Friedland, K., Garrido, S., Irigoien, X., Miller, T., Möllmann, C., Rodriguez-Sanchez, R., Tanaka, H., Temming, A., 2009. Trophic dynamics, in: Checkley, D., Alheit, J., Oozeki, Y., Roy, C. (Eds.). Cambridge University Press, pp. 112–157.

Venables, W., Ripley, B., 2002. Modern applied statistics with s, 4th edn. ed. Springer, New York.

Worm, B., Myers, R.A., 2003. Meta-analysis of cod-shrimp interactions reveals top-down control in oceanic food webs. Ecology 84, 162–173.

Xu, Y., Fu, C., Peña, A., Hourston, R., Thomson, R., Robinson, C., Cleary, J., Daniel, K., Thompson, M., 2019. Variability of pacific herring (*Clupea pallasii*) spawn abundance under climate change off the west coast of Canada over the past six decades. Journal of Marine Systems 200, 103229. doi:<https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2019.103229>

Yañez, E., Hormazábal, S., Silva, C., Montecinos, A., Barbieri, M.A., Valdenegro, A., Órdenes, A., Gómez, F., 2008. Coupling between the environment and the pelagic resources exploited off northern Chile: Ecosystem indicators and a conceptual model. Latin American Journal of Aquatic Research 36, 159–181. doi:[10.3856/vol36-issue2-fulltext-3](https://doi.org/10.3856/vol36-issue2-fulltext-3)