



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

**Efecto de las interacciones tróficas sobre la estimación
del rendimiento máximo sostenible y del tiempo de
recuperación en stocks de la pesquería demersal
austral ($41^{\circ}28,6'S-57^{\circ}S$)**

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

ANA MARÍA ARRIAGADA MILLÁN
CONCEPCIÓN-CHILE
2020

Profesor Guía: Sergio Neira Alarcón
Departamento de Oceanografía
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción

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

Profesor Guía

Dr. Sergio Neira Alarcón
Departamento de Oceanografía
Universidad de Concepción

Comisión Evaluadora



Dr. Hugo Arancibia Farías
Departamento de Oceanografía
Universidad de Concepción

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

Director del programa

Dr. Luis Cubillos Santander
Departamento de Oceanografía
Universidad de Concepción



A Rafael, mi hijo

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Dr. Sergio Neira por su apoyo y guía durante el desarrollo de esta tesis.

A la comisión evaluadora, Dr. Hugo Arancibia y Dr(c). Rubén Alarcón, por formar parte activa en el desarrollo de este trabajo.

A COPAS Sur Austral CONICYT PIA PFB-31 y CCTE AFB170006 por la beca de estipendio otorgada por dos años.

A Dirección de Postgrado de la Universidad de Concepción por beca de exención de arancel otorgada por dos años.

A mi familia y amigos.

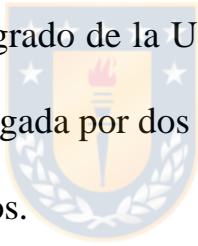


TABLA DE CONTENIDO

ÍNDICE DE FIGURAS	ix
RESUMEN	xi
ABSTRACT	xiv
INTRODUCCIÓN	1
OBJETIVO GENERAL	9
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	9
HIPÓTESIS	10
METODOLOGÍA	11
Área y período de estudio	11
Modelo matemático y grupos funcionales	11
Ajuste del modelo	15
Datos utilizados para la calibración	18
Estimación de RMS y puntos biológicos de referencia	19
Tiempos de recuperación	21
RESULTADOS	23

Ajuste del modelo	23
Efectos tróficos sobre PBRs.....	23
Tiempos de recuperación	26
DISCUSIÓN.....	28
CONCLUSIONES.....	36
REFERENCIAS	37
TABLAS.....	49
FIGURAS	59
ANEXOS	66
Impact of trophic interactions on estimates of maximum sustainable yield in demersal stocks targeted by the Southern Chilean fishery (41°28,6'S- 57°S).....	66



ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Grupos funcionales en el modelo trófico marino de la zona sur-austral de Chile, año 1980.	49
Tabla 2. Modelo trófico marino de la zona sur-austral de Chile, 1980. Los valores en negrita indican estimaciones realizadas por Ecopath. Clave: NT= Nivel trófico, B= Biomasa, P/B= Producción/Biomasa, Q/B= Consumo/Biomasa, EE= Eficiencia ecotrófica, P/Q= Producción/Consumo, Y= Desembarque.	50
Tabla 3. Composición de la dieta de los depredadores en el modelo trófico marino de la zona sur-austral de Chile en el año 1980.	51
Tabla 4. Fuentes de datos de entrada para el modelo trófico marino de la zona sur-austral de Chile. Clave: B= Biomasa, P/B= Producción/Biomasa, Q/B= Consumo/Biomasa, DC= Composición de la dieta, Y= Desembarque.	52
Tabla 5. Series de mortalidad por pesca, desembarques y biomاسas relativas utilizadas para el ajuste del modelo trófico marino de la zona sur de Chile.	53
Tabla 6. Modelo trófico marino de la zona sur-austral de Chile, 2015. Los valores en negrita indican estimaciones realizadas por Ecopath. Clave: NT= Nivel trófico, B= Biomasa, P/B= Producción/Biomasa, Q/B=	

Consumo/Biomasa, EE= Eficiencia ecotrónica, P/Q= Producción/Consumo, Y= Desembarque.	55
Tabla 7. Comparación del modelo ajustado a los datos. Clave: K = número de parámetros, v = número de parámetros de vulnerabilidades, y PP = número de spline points para la anomalía de producción primaria.	56
Tabla 8. Vulnerabilidades estimadas para la parametrización con menor valor AICc (modelo F+v+PP).....	57
Tabla 9. Medianas de F_{RMS} , RMS y B_{RMS} para cada especie objetivo estimadas con (compensatorio) y sin (estacionario) considerar las interacciones tróficas en el ecosistema. Los p-value informados se obtuvieron de la comparación por pares realizada con la prueba no paramétrica de Mann- Whitney.	58

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio, zona sur de Chile ($41^{\circ}28,6'S$ - $57^{\circ}00'S$).	59
Figura 2. Ajuste de Ecosim desde el año 1980 hasta el 2015 a la biomasa y los desembarques en cinco grupos funcionales en el modelo trófico que representa el área de estudio. Puntos representan datos observados y líneas continuas predicciones de Ecosim.....	60
Figura 3. Tasa de producción primaria (PP) relativa al valor ingresado en el modelo Ecopath año 1980.	61
Figura 4. Rendimiento máximo sostenido estimado para especies objetivo en la zona sur-austral de Chile. Las líneas continuas representan predicciones de captura con (negro) y sin (gris) interacciones tróficas. Las líneas discontinuas representan el rango intercuartil de las 30 simulaciones Monte Carlo.....	62
Figura 5. Cambios de biomasa en las especies objetivo ante la captura a largo plazo para la mortalidad por pesca que genera el rendimiento máximo sostenido (F_{RMS}) bajo una estrategia especie-específica y el efecto sobre la biomasa de los otros grupos funcionales del modelo.	63
Figura 6. Razón entre rendimiento máximo sostenido multi-especies y rendimiento máximo sostenido especie-específico en función del nivel trófico de cada especie (calculado a partir de la matriz de composición de la	

dieta). El panel izquierdo es simulando mortalidad por pesca estimada sin interacciones tróficas y el panel derecho corresponde a la mortalidad por pesca estimada considerando interacciones tróficas. La línea continua en ambos paneles corresponde al modelo de regresión lineal para el cuantil 0,5 de 30 simulaciones de Monte Carlo. 64

Figura 7. Proyección de biomasa de cada stock en relación a la biomasa que produce el rendimiento máximo sostenido (B_{RMS}). La línea punteada en 1 corresponde al límite que indica el estado de sobreexplotación y la línea punteada en 0,5 corresponde al límite que indica el estado de agotamiento. Línea roja corresponde a las proyecciones realizadas simulando captura especie-específica y la línea azul corresponde a las proyecciones realizadas simulando estrategia de captura multi-especies. Las sombras alrededor de las líneas indican el rango intercuartil de las simulaciones Monte Carlo. 65

RESUMEN

En Chile, la Ley General de Pesca y Acuicultura N° 20.657 exige que las acciones de gestión (por ejemplo, cuotas anuales de pesca) deben recuperar o mantener la biomasa del stock al nivel que produzca el rendimiento máximo sostenible (RMS), i.e., la captura máxima que puede obtenerse desde un stock a largo plazo. Sin embargo, el RMS es criticado como punto biológico de referencia (PBR), entre otras razones, por no considerar las interacciones tróficas de las especies explotadas. En el sur de Chile ($41^{\circ}28,6'S$ y $57^{\circ}S$) existe una importante pesquería basada en peces demersales interconectados en la trama trófica. Se evalúa si las interacciones tróficas afectan la estimación de PBRs asociados al RMS, i.e., la biomasa al RMS (B_{RMS}) y la mortalidad por pesca al RMS (F_{RMS}). Se construye un modelo trófico que considera los stocks objetivos y sus principales presas y predadores al inicio de la pesquería (año 1980), utilizando datos ecológicos y pesqueros, y el software Ecopath with Ecosim (EwE). El modelo se ajustó a series de tiempo de abundancia relativa para el período 1980 a 2015, utilizando tasas de mortalidad por pesca, parámetros de vulnerabilidad a la predación, y una anomalía de productividad primaria como factores forzantes. El mejor

modelo se utiliza para estimar RMS , B_{RMS} y F_{RMS} bajo una estrategia de pesca especie-específica con y sin considerar las interacciones tróficas entre los grupos funcionales. Además, se estima el RMS que se obtiene para cada especie objetivo bajo una estrategia de captura multi-especies, donde todas las especies objetivo se capturan simultáneamente. Según el criterio de contenido de información de Akaike, el mejor modelo se obtuvo al considerar la mortalidad por pesca, las vulnerabilidades y la anomalía de la producción primaria. En este proceso, se estimó 8 vulnerabilidades y 3 “spline points” de anomalía de producción primaria. El mejor modelo mejora el ajuste general en 227% en comparación con el modelo de línea base. Las simulaciones de la estrategia de pesca especie-específica, considerando las interacciones tróficas, resultaron en mayor productividad (mayor RMS) en comparación con las simulaciones sin interacciones tróficas. Sin embargo, al considerar una estrategia de captura multi-especies, el RMS que se obtiene, para cada una de ellas, disminuye significativamente a medida que aumenta el nivel trófico de las especies objetivo. La inclusión de interacciones tróficas resulta en cambios significativos en las estimaciones de RMS en merluza de cola (*Macruronus magellanicus*), merluza de tres aletas (*Micromesistius australis*) y merluza austral (*Merluccius australis*). En estos casos se produce

un aumento de 50-100% de las capturas estimadas para merluza de cola y merluza de tres aletas, lo que provoca una disminución de casi el 50% de las capturadas estimadas para merluza austral. Se concluye que en la pesquería multi-específica sur-austral basada en stocks demersales, el manejo especie-específico basado en RMS puede no ser un objetivo de manejo óptimo debido a que no es posible alcanzar y mantener el RMS simultáneamente en todas las especies objetivo. Por lo tanto, se sugiere utilizar otro objetivo de gestión.



ABSTRACT

The Chilean Fishing and Aquaculture Law N° 20.657 mandates that management actions (e.g., annual fishing quotas) must maintain or recover stock biomass to the level that produces the maximum sustainable yield (MSY), which is the maximum catch that can be obtained from a stock in the long-term. However, the use of MSY as management objective or biological reference point (BRP) is strongly criticized because, among other flaws, MSY does not consider species interactions. In Southern Chile ($41^{\circ}28,6'$ S to 57° S) there is an important fishery targeting demersal fish stocks, which are interlinked in the food web. This thesis assesses whether including trophic interactions results in differences in MSY-related BRPs for these stocks, i.e., biomass at MSY (B_{MSY}) and fishing mortality at MSY (F_{MSY}). A food web model - that consider target stocks and their main prey and predators at the onset of the fishery (late 1970s)- is built using available fishery and ecological data, and the Ecopath with Ecosim software (EwE). The model is fit to time series of relative abundance for the period 1980 to 2015, using fishing mortality rates, vulnerability to predation parameters and environmental variability as forcing factors. The model that best fit the data

is then used to estimate MSY, B_{MSY} , and F_{MSY} under a single-species fishing strategy with and without considering trophic interactions among functional groups. In addition, an estimation of MSY for each stock is reached using F_{MSY} estimated under a single-species catch strategy (only one species captured) and MSY under a multi-species strategy (all species captured simultaneously). According to the AICc, the best model is obtained when fishing mortality, vulnerabilities and primary production anomaly are considered. In this process, 8 vulnerabilities and 3 spline points of primary production anomaly are estimated. The best model improves overall fit in 227% compared to the base line model. Simulations of single-species fishing strategy considering trophic interactions (with compensation) result in increased productivity (higher MSY) compared to the simulations without trophic interactions. MSY estimates from the multi-species catch strategy decline with trophic levels of target species. Therefore, including trophic interactions results in significant changes in estimates of MSY in Chilean hoki (*Macruronus magellanicus*), Southern blue whiting (*Micromesistius australis*), and Southern hake (*Merluccius australis*). We conclude that in the multi-species fisheries based on demersal stocks of southern Chile, single-species management based on MSY may not be an optimal management

objective because it is not possible to reach and maintain MSY simultaneously in all target species.



INTRODUCCIÓN

Desde la antigüedad la pesca constituye una fuente importante de alimentos y de organización social, contribuyendo en forma importante al bienestar socio-económico de muchos países (FAO, 1995, 1997; Cochrane, 2002). Sin embargo, los recursos pesqueros del mundo están sufriendo los efectos de la explotación intensa y se estima que 31,4% de las poblaciones de peces explotados del mundo están sobreexplotadas, agotadas o en recuperación (FAO, 1997; Cochrane, 2002; FAO, 2016). Desde varias décadas atrás existe consenso respecto que las pesquerías deben manejarse con el objetivo de lograr su sustentabilidad (FAO, 1995). Un concepto ampliamente aplicado en el contexto del uso sostenible de los recursos pesqueros es el rendimiento máximo sostenible, RMS (Schaefer, 1991), que corresponde a la mayor captura que se puede extraer continuamente desde un stock. RMS fue adoptado como principal objetivo de manejo por varias organizaciones intergubernamentales y distintos países tales como la Convención de las Naciones Unidas sobre el Derecho del Mar de 1982, el Acuerdo de las Naciones Unidas sobre Poblaciones de Peces de 1995, el Código de Conducta para la Pesca Responsable de la FAO de 1995 y el Plan

de Aplicación de las Decisiones de la Cumbre sobre el Desarrollo Sostenible de 2002, entre otros. La mayoría de ellos exigen restaurar o mantener la biomasa de los stocks de peces hasta niveles que generen RMS (Urrutia *et al.*, 2015).

De acuerdo con Caddy & Mahon (1995), el manejo pesquero implementado sobre el paradigma mono-específico determina valores o niveles de biomasa a partir de los cuales se establece el estado de la pesquería o de la población. Estos valores se denominan Puntos Biológicos de Referencia (PBRs). Por ejemplo, cuando el objetivo es maximizar la captura, frecuentemente se utiliza RMS como un PBR objetivo junto con el nivel de biomasa y mortalidad por pesca que lo generan (B_{RMS} y F_{RMS} respectivamente). Sin embargo, el concepto de RMS mono-específico es criticado, por no considerar interacciones tróficas de las especies explotadas (Larkin, 1977; Mace, 2001; Punt & Smith, 2001; Guillen *et al.*, 2013). Esto ha sido explorado en la literatura desde perspectivas teóricas (May *et al.*, 1979; Legovic *et al.*, 2010; Kar & Ghosh, 2013) y aplicadas (ICES, 1997; Gislason, 1999; Collie & Gislason, 2001; Collie *et al.*, 2003; Walters *et al.*, 2005; Zhang *et al.*, 2016). El punto central de estos estudios es que si las especies interactúan a través de la trama trófica (como ocurre con cualquier

ecosistema), entonces es necesario considerar dichas interconexiones a través de estrategias de captura para todas las especies simultáneamente (Board, 2006). Esto implica que la estrategia de captura para una especie dentro de un ecosistema donde se captura múltiples especies, no debería determinarse de forma independiente de las especies relacionadas.

De acuerdo a modelos teóricos, en un sistema predador-presa de 2 ó 3 especies, el efecto de las interacciones multiespecíficas sobre PBRs derivados de RMS, obtenidos con modelos mono-específicos, muestra que (i) el rendimiento por recluta y la biomasa desovante por recluta pueden sobreestimarse si no se considera el efecto de la predación sobre la producción del stock, y que (ii) los modelos mono-específicos tienden a subestimar el tiempo de recuperación en los programas de recuperación (ICES, 1997).

Modelos de cadena trófica predicen respuestas compensatorias fuertes para todas las especies. Esto se debe a la suma del impacto negativo de la pesca en los depredadores de las especies explotadas, y al impacto positivo en sus presas (Walters *et al.*, 2005). Legovic *et al.* (2010) y Kar & Ghosh (2013) determinaron que, en cualquier sistema predador-presa, la captura

para alcanzar RMS de la población presa resulta en la extinción de la población del predador. Además, si en una cadena alimentaria con n niveles tróficos se captura al RMS cualquier grupo ubicado en el nivel trófico $k < n$, se producirá la extinción de su predador ubicado en el nivel trófico $k + 1$ y, por lo tanto, del resto de la cadena alimentaria (niveles tróficos $> k$).

El rendimiento de pesca máximo que se obtiene al considerar capturas al nivel de F_{RMS} en el largo plazo para todas las especies objetivo simultáneamente, y sus conexiones tróficas, también llamado RMS multi-especies (Walters *et al.*, 2005; Board, 2006) o RMS ecosistémico (Velasco *et al.*, 2007), puede ser sustancialmente diferente del RMS mono-específico. Esto porque algunos stocks pueden ser más productivos cuando el ecosistema es explotado en múltiples niveles tróficos y se ha reducido la competencia y la predación sobre ellos, mientras que otros grupos pueden ser menos productivos debido a la remoción de su fuente de alimento (Christensen *et al.*, 2005). Una alternativa a estimar PBRs con modelos mono-específicos es estimarlos con modelos que incorporen explícitamente las interacciones tróficas. La ventaja de estos últimos es que pueden predecir (o al menos advertir) respuestas no deseadas del ecosistema ante la explotación pesquera

y que no pueden visualizarse con modelos mono-específicos (Hollowed *et al.*, 2000; Fulton & Smith, 2004; Walters *et al.*, 2005).

Entre los modelos existentes para representar ecosistemas acuáticos que sustentan pesquerías se encuentra el enfoque Ecopath with Ecosim (EwE). EwE es un enfoque de modelamiento ecológico con énfasis en la cuantificación de flujos e interacciones tróficas entre los componentes de un ecosistema, el que fue desarrollado en la década de 1980 por Polovina (1984), y que posteriormente fue refinado y complementado por Christensen & Pauly (1992) y Walters *et al.* (1997). EwE permite estudiar aspectos de un ecosistema tales como (i) identificar y cuantificar los principales flujos de energía en un ecosistema para describir los recursos de los ecosistemas y las interacciones entre las especies, (ii) evaluar los efectos de la pesca o cambios ambientales sobre el ecosistema, (iii) explorar opciones de políticas de manejo mediante la incorporación de consideraciones económicas, sociales y ecológicas de la pesca, (iv) evaluar la ubicación y el impacto de áreas marinas protegidas, y v) predecir la bioacumulación de contaminantes persistentes. Entre sus ventajas destaca la facilidad de uso, marco de parametrización bien estructurado, realismo conceptual balanceado y una representación novedosa de las interacciones predador-presa donde se limita

la vulnerabilidad de una especie presa ante un predador mediante el concepto de “foraging arena” (Christensen & Walters, 2004; Plagányi, 2007; Ahrens *et al.*, 2012). EwE cuenta también con una rutina que permite realizar estimaciones de RMS en un contexto de múltiples especies (Walters *et al.*, 2005).

En Chile, a partir del año 2013, la Ley General de Pesca y Acuicultura (LGPA) tiene como objetivo la conservación y el uso sustentable de los recursos hidrobiológicos, mediante la aplicación del enfoque precautorio y del enfoque ecosistémico en la regulación pesquera y la salvaguarda de los ecosistemas marinos en que existan esos recursos. La LGPA define “enfoque ecosistémico” como aquel que considera la interrelación de las especies predominantes en un área determinada. Además, la LGPA establece que se debe fijar cuotas anuales de captura por especie en un área determinada, que mantengan la pesquería en su RMS o la lleven a ese nivel. Para ello exige que se estimen B_{RMS} y F_{RMS} por stock, así como también los niveles de biomasa límite que definen el agotamiento o colapso (B_{Lim}). En todos los casos, dichos PBRs se estiman en base a información producida por modelos especie-específicos.

La pesquería que tiene por objetivo los peces demersales de la zona sur-austral de Chile (PDA) se inicia a fines de la década de 1970 consolidando su desarrollo en la década de 1980 con la operación de flotas industriales y artesanales (SUBPESCA, 2011). Las principales especies objetivo son merluza austral (*Merluccius australis*), merluza de cola (*Macruronus magellanicus*), merluza de tres aletas (*Micromesistis australis*), congrio dorado (*Genypterus blacodes*) y rayas (*Zearaja chilensis*). Esta pesquería se desarrolla tanto en aguas interiores como exteriores entre los paralelos 41°28,6' S y 57°S. La pesca artesanal opera en las aguas interiores, que comprende hasta las líneas de base rectas, y la pesca industrial opera en aguas exteriores cuyo límite corresponde a la línea imaginaria trazada a una distancia de 80 mn, medidas desde las líneas de base rectas. Las especies que sustentan la PDA exhiben interacciones tróficas, la mayoría presenta una clara tendencia ictiófaga, siendo merluza de cola el principal ítem presa de merluza austral, congrio dorado y merluza de cola (canibalismo)(Payá, 1992; Pool *et al.*, 1997; Arancibia *et al.*, 2010; Neira *et al.*, 2014). Además, existen interacciones técnicas debido a que sobre estas especies opera la flota arrastrera (fábrica, surimera y hielera), la flota espinelera (fábrica y hielera) y la flota artesanal.

Para el año 2018 los stocks de raya, merluza austral, merluza de tres aletas y congrio dorado fueron considerados en estado de sobreexplotación, mientras que el stock de merluza de cola se consideró agotado. Ante esta situación y bajo los supuestos establecidos en la LGPA, estos cinco stocks deben someterse a un programa de recuperación. Dadas las interacciones biológicas y técnicas comentadas más arriba, un sistema de manejo basado en PBRs especie-específicos no parece precautorio para la zona sur-austral y tampoco se hace cargo del enfoque ecosistémico solicitado por la LGPA. Las características de tales recursos y sus pesquerías sugieren la necesidad de avanzar hacia un enfoque ecosistémico, atendiendo tanto el mandato de la LGPA, como la comunidad internacional. En este trabajo se evalúa si las interacciones tróficas afectan la productividad de largo plazo de las especies objetivo en la pesquería de la zona sur-austral de Chile utilizando un modelo de trama trófica con simulaciones de largo plazo en EwE.

OBJETIVO GENERAL

Evaluar el efecto de las interacciones tróficas sobre las estimaciones de los Puntos Biológicos de Referencia asociados al Rendimiento Máximo Sostenible y sobre el tiempo de recuperación de stocks de la pesquería sur-austral.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Modelar la trama trófica del ecosistema que sustenta la pesquería sur-austral entre los $41^{\circ}28,6'S$ y $57^{\circ} S$ mediante Ecopath with Ecosim (EwE).
2. Estimar PBRs asociados al RMS multi-especies para las principales especies objetivo de la pesquería sur-austral y compararlos con aquellos estimados mediante modelos especie-específicos.
3. Comparar tiempos de recuperación de los stocks estimados bajo una estrategia de captura multi-específica con aquellos estimados bajo una estrategia de captura especie-específica.

HIPÓTESIS

Cuando un ecosistema es intensamente explotado (se capturan varias especies en distintos niveles tróficos) puede ocurrir que algunos stocks aumenten su productividad debido a la reducción de la competencia y depredación. Por otro lado, otros stocks pueden ser menos productivos debido a la remoción por pesca de sus fuentes de alimento. Entonces, las interacciones tróficas entre especies objetivo en las pesquerías de peces demersales en la zona sur-austral de Chile y el hecho que se captura múltiples especies en ese ecosistema se plantea que las interacciones tróficas modulan la productividad de largo plazo de los stocks de la zona sur-austral, lo que resulta en dos hipótesis a contrastar:

H₁: Para stocks de peces demersales de la zona sur-austral de Chile los estimados de RMS, calculados en un contexto de múltiples especies, difieren de aquellos estimados en un contexto especie-específico.

H₂: Los tiempos de recuperación para stocks de peces demersales de la zona sur-austral de Chile, estimados en un contexto de múltiples especies, difieren de aquellos estimados en un contexto especie-específico.

METODOLOGÍA

Área y período de estudio

Se construyó un modelo de trama trófica que representa la condición del ecosistema al inicio de la pesquería (año 1980). El área de estudio comprende las aguas interiores y exteriores (hasta 80 mn) entre los paralelos 41°28,6'S y 57°00'S, abarcando un área total de 290 mil km² aproximadamente (Figura 1).



Modelo matemático y grupos funcionales

El modelo abarcó los niveles tróficos presentes en el ecosistema, desde productores primarios e intermedios hasta predadores tope, agrupados en 11 grupos funcionales (Tabla 1). Los grupos funcionales corresponden a especies individuales o grupos de especies que realizan una función similar en el ecosistema, es decir, tienen aproximadamente las mismas tasas de crecimiento, tasas de consumo, dietas, hábitats y predadores (Heymans *et al.*, 2016).

El modelo se focalizó en las interacciones tróficas (predadores y presas) asociadas a las especies objetivo de la zona sur-austral (merluza de cola, merluza de tres aletas, merluza austral, congrio dorado, y rayas).

Se utilizó el software Ecopath with Ecosim, EwE (Polovina & Ow, 1985; Christensen & Pauly, 1992; Walters *et al.*, 1997; Pauly *et al.*, 2000; Walters *et al.*, 2000) como plataforma de modelación. EwE posee dos supuestos básicos: (1) la producción de cada grupo esta balanceada por predación, exportaciones y mortalidades, y (2) cada grupo funcional se presenta en balance de masa. Las expresiones matemáticas son:

$$P_i = Y_i + B_i M2_i + E_i + BA_i + M0_i \quad (1)$$

donde, P_i es la tasa de producción total del grupo i ; Y_i es la captura de i ; $M2_i$ es la mortalidad por predación de i ; B_i es la biomasa total de i ; E_i es la tasa de migración neta; BA_i es la acumulación de biomasa del grupo i ; $M0_i = P_i(1 - EE_i)$ es la tasa de otras mortalidades, independiente de la predación y las capturas. La ecuación (1) puede reordenarse como:

$$B_i \left(\frac{P}{B}\right)_i - \sum_{j=1}^n B_j \left(\frac{Q}{B}\right)_i DC_{ji} - \left(\frac{P}{B}\right)_i B_i(1 - EE_i) - Y_i - E_i - BA_i = 0 \quad (2)$$

donde, $\left(\frac{P}{B}\right)_i$ es la razón producción biomasa, $\left(\frac{Q}{B}\right)_i$ es la razón consumo biomasa y DC_{ji} es la fracción de la presa i en la dieta del predador j .

El balance de masa para cada grupo está dado por:

$$Q = P + R + U \quad (3)$$

donde, Q es consumo, P es producción, R es respiración y U es alimento no asimilado.



La dinámica temporal de la biomasa de cada i está definida por la siguiente ecuación:

$$\frac{dB_i}{dt} = g_i \sum_{j=1}^n c_{ji}(B_i, B_j) - M0_i B_i - F_i B_i - \sum_{j=1}^n c_{ij}(B_i, B_j) \quad (4)$$

donde, $\frac{dB_i}{dt}$ es la tasa de cambio de la biomasa del grupo i en un intervalo de tiempo t ; g_i es la eficiencia neta de crecimiento (P/Q) del grupo i ; $c_{ji}(B_i, B_j)$ es la función que predice el consumo de la presa i por el predador j , y es influenciada por variaciones ambientales; $M0_i$ es otras mortalidades de i ; y F_i es la tasa de mortalidad por pesca de la presa i . Este modelo permite

realizar simulaciones temporales para evaluar el efecto de funciones forzantes sobre la biomasa de uno o más grupos funcionales.

El consumo $c_{ji}(B_i, B_j)$ se calcula aplicando el concepto de “foraging arena”, de manera que B_i se descompone en una parte vulnerable (V_{ij}) y otra invulnerable ($B_i - V_{ij}$). En este sentido, se define la tasa de transferencia (v_{ij}) entre los componentes vulnerables e invulnerables (la máxima tasa instantánea de mortalidad que el consumidor j puede ejercer sobre el recurso i). La expresión es:

$$\frac{dV_{ij}}{dt} = v_{ij}(B_i - V_{ij}) - v_{ij}V_{ij} - a_{ij}V_{ij}B_j \quad (5)$$

donde, a_{ij} es la tasa efectiva de búsqueda del predador j sobre la presa i , y v_{ij} es la vulnerabilidad que representa el grado en que la mortalidad por predación de una presa se verá explicada por el aumento en la biomasa del predador.

En las Tablas 2 y 3 se presenta los parámetros de entrada para cada grupo funcional del modelo, mientras que la fuente de información desde donde se obtuvo los parámetros se presenta en la Tabla 4.

Ajuste del modelo

En EwE las interacciones predador-presa son moderadas por el comportamiento de la presa para limitar la exposición a la predación, de tal manera que los patrones de flujo de biomasa pueden mostrar control de tipo bottom-up o top-down (Walters *et al.*, 2000). Al realizar simulaciones reiteradas, EwE permite ajustar las biomásas predichas por el modelo a datos de series de tiempo mediante la estimación de los parámetros de vulnerabilidad y/o una anomalía de producción primaria. Así se minimiza la diferencia entre las predicciones del modelo y los datos observados.

De acuerdo a Heymans *et al.* (2016), la mejor práctica al ajustar un modelo a datos de series de tiempo es utilizar el método de prueba de hipótesis estadística descrito por Mackinson *et al.* (2009), y refinado por Tomczak *et al.* (2012), Mackinson (2014) y Alexander *et al.* (2015). Este procedimiento, automatizado por Scott *et al.* (2016) e integrado como un complemento en el software EwE, se basa en la estimación de la suma de cuadrados (SS) y el Criterio de Información de Akaike, AIC (Akaike, 1974).

El procedimiento automatizado de ajuste de Scott *et al.* (2016) parametriza y compara las ocho hipótesis alternativas descritas por

Alexander *et al.* (2015). Estas hipótesis son: *i*) línea de base (ejecución del modelo sin pesca y con vulnerabilidades por defecto ($v=2$) y sin anomalía en la producción primaria); *ii*) línea de base y cambios en vulnerabilidades; *iii*) línea de base y cambios en anomalías de producción primaria; *iv*) línea de base y cambios en las vulnerabilidades y anomalías de producción primaria; *v*) pesca (excluyendo cualquier adaptación a series de tiempo para vulnerabilidades o búsquedas de anomalías de producción primaria); *vi*) pesca y cambios en las vulnerabilidades; *vii*) pesca y cambios en las anomalías de la producción primaria; y *viii*) pesca, cambios en las vulnerabilidades y anomalías en la producción primaria.

El número máximo de parámetros que se puede estimar (m) se calcula a partir del número total de series de tiempo utilizadas (i.e., biomasa relativa, mortalidad total, captura y peso promedio) (Christensen *et al.*, 2008). Se asume que las series de tiempo son independientes entre sí, pero que cada dato en una serie de tiempo no es independiente de los otros datos en esa serie (Scott *et al.*, 2016). El procedimiento de ajuste calcula el número total de iteraciones para cada hipótesis considerando todas las combinaciones de número de parámetros estimados (K) en función de m y/o el número máximo

de “spline points”. Por ejemplo, si $m = 3$, entonces para la hipótesis “línea de base y cambios en vulnerabilidades”, el procedimiento calcularía 3 iteraciones donde el valor de K será 1, 2 y 3 en cada una de las iteraciones (Burnham & Anderson, 2004; Scott *et al.*, 2016).

La hipótesis con la que se obtiene el AIC más bajo es la hipótesis con la que se obtiene el mejor ajuste del modelo a los datos, usando el menor número de parámetros. AIC se define como:

$$AIC = n \log(\min SS/n) + 2K \quad (6)$$

donde, n es el número total de observaciones, $\min SS$ es la mínima suma de cuadrados calculada por el algoritmo.

Además, el procedimiento también calcula AICc (Burnham & Anderson, 2004), que corresponde al criterio de información de Akaike con una corrección de segundo orden para tamaños de muestra pequeños. AICc se define como:

$$AICc = AIC + 2K(K - 1)/(n - K - 1) \quad (7)$$

El procedimiento de ajuste calcula estos valores para cada iteración e identifica la mejor opción para la iteración que tiene el valor de AICc más bajo.

Datos utilizados para la calibración

La calibración consideró 5 series de tiempo de mortalidad por pesca para forzar el modelo. Para estimar las SS se utilizaron 5 series de tiempo de capturas y 7 de biomosas relativas (Tabla 5). El procedimiento permitió estimar un máximo de 11 parámetros, los que pueden ser vulnerabilidades o spline points de la producción primaria (hasta la cantidad de años en la serie temporal). Por lo tanto, es posible estimar de 2 a 11 spline points (ya que hay 36 años en las series de tiempo), 11 vulnerabilidades o una combinación de ambos.

Los datos de desembarques fueron obtenidos desde Anuarios Estadísticos del Servicio Nacional de Pesca (SERNAPESCA) en escala temporal anual por recurso explotado y tipo de flota para el período 1980 a 2015. Los desembarques de merluza de cola y merluza austral fueron corregidos según estudios de estimación de sub-reportes existentes para cada stock, lo que permite para obtener la captura total (Arancibia *et al.*, 2017;

Payá *et al.*, 2017). Las series de mortalidad por pesca para el período 1980-2015 fueron obtenidas de las estimaciones realizadas por el Instituto de Fomento Pesquero (IFOP) en la evaluación de estado poblacional año 2016 para los stocks de merluza de tres aletas, raya y congrio dorado (Contreras *et al.*, 2015a, Contreras *et al.*, 2015b, Espíndola *et al.*, 2015). En el caso de los recursos merluza austral y merluza de cola se estimó la mortalidad por pesca anual como las capturas anuales sobre la biomasa estimada por IFOP en la evaluación de estado año 2016 (Payá *et al.*, 2015, Quiroz *et al.*, 2015). Por último, la biomasa de cada recurso se obtuvo de estudios de las evaluaciones directas realizados durante el período 1980-2015 y desde la evaluación indirecta para cada stock realizada por IFOP (Contreras *et al.*, 2015a, Contreras *et al.*, 2015b, Espíndola *et al.*, 2015, Payá *et al.*, 2015, Quiroz *et al.*, 2015).

Estimación de RMS y puntos biológicos de referencia

EWE tiene una rutina incorporada que permite estimar RMS, F_{RMS} y B_{RMS} bajo una estrategia de captura de una especie a la vez (especie-específico) para dos condiciones: i) la biomasa de las especies no objetivo se mantiene estática durante el período de simulación, de manera que no

responde a cambios en biomasa de la especie objetivo (i.e. no considera las interacciones tróficas del ecosistema); y, ii) la biomasa de las especies no objetivo responden dinámicamente a la biomasa cambiante de la especie objetivo (i.e. se considera las interacciones tróficas del ecosistema). Además, para los F_{RMS} estimados en ambos casos, EwE permite estimar RMSs que se puede obtener en cada especie objetivo bajo una estrategia de captura donde todas las especies objetivo son capturadas simultáneamente (RMS multi-especies). Siguiendo a Walters *et al.* (2005), las estimaciones de RMS, F_{RMS} y B_{RMS} fueron obtenidas incrementando los valores de mortalidad por pesca (F , año⁻¹) paso por paso (50 pasos), permitiendo que el ecosistema se equilibrara con cada aumento de F durante 100 años.

Sin embargo, esta rutina carece de las capacidades necesarias para determinar la incertidumbre en torno a las estimaciones de RMS, F_{RMS} y B_{RMS} . Entonces, se utilizó simulaciones Monte Carlo (MC) para estimar los PBRs con incertidumbre. MC es un método ampliamente utilizado para evaluar la incertidumbre en torno a estimaciones (Haddon, 2010). En este caso, se seleccionó aleatoriamente, mediante simulación MC, un conjunto de 30 valores igualmente probables para el parámetro B dentro del coeficiente de variación informado en la fuente de la data (Tabla 4) para cada especie

objetivo de la pesquería. Con estos valores se construyó 30 modelos alternativos, los que fueron utilizados para establecer una distribución de probabilidad para cada PBR estimado.

Tiempos de recuperación

Para estimar el tiempo de recuperación de cada stock, se actualizó el modelo trófico de acuerdo al estado de los stocks para el año 2015. Se modificó los valores de los parámetros B y P/B de las especies objetivo de acuerdo a Contreras & Quiroz (2018a) para congrio dorado, Payá (2018) para merluza de cola, Contreras & Quiroz (2018b) para merluza tres aletas, Quiroz *et al.* (2018) para merluza austral y Pérez *et al.* (2018) para raya. Los parámetros del nuevo modelo que representa el ecosistema en el año 2015 se presentan en la Tabla 6. Se mantuvo la matriz de dieta del modelo de 1980 (Tabla 3) y las vulnerabilidades del modelo ajustado a series de tiempo (Tabla 8).

A partir de este nuevo modelo se simuló capturas al F_{RMS} durante un período de 100 años (estimado considerando las interacciones tróficas en el ecosistema) para cada especie objetivo bajo estrategias de captura especie-

específica y multi-especies. Se registró el tiempo que tomaría a cada stock alcanzar el B_{RMS} asociado a cada F_{RMS} .



RESULTADOS

Ajuste del modelo

El modelo con mejor ajuste (menor AICc) se obtuvo al incluir como forzantes la mortalidad por pesca, los efectos tróficos y las anomalías en la producción primaria (Tabla 7). Se estimó 8 vulnerabilidades y 3 spline points de producción primaria. Con este se modelo mejoró el ajuste 227% sobre el modelo de línea base. En la Figura 2 se muestra el ajuste del modelo a la biomasa y desembarques de especies objetivo en el periodo 1980 a 2015. Las vulnerabilidades estimadas durante la calibración se presentan en la Tabla 8 y la anomalía de producción primaria estimada se muestra en la Figura 3.

El modelo ajustado a las tendencias de biomasa y captura de los distintos grupos funcionales para los que se tuvo series de observaciones se presenta en la Figura 2.

Efectos tróficos sobre PBRs

Los valores de F_{RMS} , B_{RMS} y RMS para las cinco especies objetivo estimados con y sin considerar las interacciones tróficas en el ecosistema se

presentan en la Tabla 9 y Figura 4. En merluza de tres aletas, merluza de cola y merluza austral las estimaciones de PBRs (F_{RMS} , B_{RMS} y RMS) que consideraron las interacciones tróficas entre los grupos funcionales del ecosistema fueron significativamente mayores que las que no las consideraron. Al considerar las interacciones tróficas para el congrio dorado se obtuvo un B_{RMS} respecto de la estimación sin interacciones tróficas, mientras que los valores de F_{RMS} y RMS fueron significativamente mayores. En el grupo rayas no se revelan diferencias significativas entre las estimaciones de PBRs (Tabla 9).

En la Figura 5 se muestra cambios de biomasa en las especies objetivo ante la explotación al F_{RMS} a largo plazo y su efecto sobre la biomasa de los otros grupos funcionales del modelo. En este caso la biomasa de los distintos grupos en el ecosistema fue más sensible a la explotación de merluza de cola, merluza de tres aletas y merluza austral, y menos sensible ante la explotación de congrio dorado y rayas. La disminución en la biomasa de merluza de cola resultó en incremento de la biomasa de congrio dorado y raya, y disminución de la biomasa de merluza austral (Figura 5). La disminución de la biomasa de merluza de tres aletas resultó en disminución en la biomasa del grupo funcional “otros demersales” y aumento en la biomasa de todos los otros

grupos funcionales del sistema (Figura 5). La disminución en la biomasa de merluza austral resultó en la disminución de la biomasa de merluza de tres aletas, “otros demersales” y “peces pelágicos”, y aumento en la biomasa del resto de grupos funcionales (Figura 5).

En la Figura 6 se presenta la razón $RMS_{multi-especies}/RMS_{especie-especifica}$ para cada especie objetivo de acuerdo a su nivel trófico. En el caso de merluza de cola y merluza de tres aletas la estrategia de captura multi-especies resultó en rendimientos hasta 2 veces mayores a los estimados bajo una estrategia especie-específica (Figura 6). En el caso de la merluza austral, que presenta un nivel trófico mayor que el resto de los stocks, el rendimiento obtenido bajo la estrategia multi-especies es hasta 50% menor al estimado en un escenario especie-específico (Figura 6). En el caso de rayas y congrio dorado el rendimiento no varía entre estrategias de captura (Figura 6).

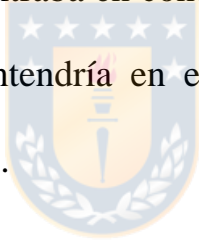
Las simulaciones de MC muestran patrones uniformes y estables en la respuesta de cada stock a la variación en la biomasa inicial (Figura 4). De acuerdo al rango intercuartil, las estimaciones de RMS son más sensibles a los cambios de biomasa inicial para merluza de tres aletas, rayas y merluza

de cola, siendo las estimaciones más precisas para el congrio dorado y la merluza austral (Figura 4).

Tiempos de recuperación

De acuerdo a las simulaciones de capturas al F_{RMS} a largo plazo ninguno de los stocks alcanza el B_{RMS} antes de los 100 años, ya sea bajo una estrategia de captura especie-específica o multi-especies. La Figura 8 muestra la condición de la biomasa proyectada (mediana e intercuartiles) de cada stock en relación a su B_{RMS} , durante 20 años, desde el año 2015. Para merluza de cola se observa que en el año 2015 el stock se encontraba en condición agotado ($B < B_{Lim}$) y no logra recuperarse al nivel límite durante la proyección (Figura 8). Los stocks de raya y merluza de tres aletas también se encontraban en condición de agotados el año 2015, aunque en el caso merluza de tres aletas las proyecciones indican que en 5 años la biomasa se estabilizaría en un nivel que le permitiría alcanzar el estado de sobreexplotado ($B_{Lim} < B < B_{RMS}$). Para el stock de raya las proyecciones indican un escenario diferente, observándose una disminución de la biomasa, que se estabiliza luego de 20 años, aunque siempre en condición de agotado (Figura 8). En el

caso del congrio dorado se observa que el año 2015 el stock se encontraba sobreexplotado ($B_{Lim} < B < B_{RMS}$). Las proyecciones bajo una estrategia de captura especie-específica indican que el stock se mantendría en esa condición en el largo plazo (Figura 8). Sin embargo, las proyecciones bajo una estrategia de captura multi-especies indicarían que antes de 5 años el stock de congrio dorado disminuiría su biomasa hasta alcanzar la condición de agotado ($B < B_{Lim}$) y se mantendría ahí a largo plazo (Figura 8). El año 2015 la merluza austral se encontraba en condición sobreexplotada y de acuerdo a las simulaciones se mantendría en esa condición, aunque con valores cercanos al B_{RMS} (Figura 8).



DISCUSIÓN

Considerar las interacciones tróficas entre los stocks de peces demersales de la zona sur-austral de Chile bajo una estrategia de pesca especie-específica conduce a estimaciones de F_{RMS} , B_{RMS} , RMS y tiempos de recuperación significativamente mayores a los estimados sin considerar las interacciones tróficas. Esto se debe a respuestas compensatorias directas e indirectas que se producen a través de la trama trófica ante cambios en la abundancia de las especies objetivo. Resultados similares fueron obtenidos en análisis realizados en 11 ecosistemas marinos por Walters *et al.* (2005) y en el ecosistema de Mille Lacs Lake por Kumar *et al.* (2017). Al igual que en este trabajo, estos autores indican que al considerar las interacciones tróficas en las estimaciones de RMS de distintos stocks, independiente del nivel trófico que ocupan las especies objetivo, efectos compensatorios en la cadena alimentaria aumentan la productividad de los stocks.

En el caso de la merluza austral, estas respuestas compensatorias son directas debido al aumento de la abundancia de las presas (merluza de cola y merluza de tres aletas). En el caso del congrio dorado, esta respuesta se debe a la disminución de la abundancia de sus predadores (grupo funcional

“predadores” que incluye lobos marinos, delfines y albatros) y el aumento de la abundancia de sus presas (principalmente grupos funcionales “bentos” y “otros demersales”). En el caso de la merluza de tres aletas y merluza de cola las respuestas compensatorias son de tipo directas por el aumento de las presas (peces pelágicos) y disminución de sus predadores (merluza austral y el grupo funcional predadores) e indirectas debido a la disminución de los competidores (merluza de tres aletas y merluza de cola compiten entre sí). En el caso de la merluza de cola también se observan respuestas compensatorias debido a que disminuye el canibalismo al disminuir su biomasa.

Al simular una estrategia de captura especie-específica en el largo plazo usando F_{RMS} para cada especie objetivo, se observan efectos tróficos directos e indirectos en la biomasa de los demás grupos del ecosistema (Figura 5). Los mayores efectos se observaron al simular la explotación de merluza de cola, merluza de tres aletas y merluza austral. En el caso de la merluza de cola y de tres aletas el impacto sobre el resto de los grupos del ecosistema se debe a que ocupan una posición trófica intermedia en la trama trófica (Tabla 2), donde son consumidores secundarios y la principal presa de merluza austral (Tabla 3) (Payá, 1992; Pool *et al.*, 1997). El impacto de merluza austral se

debe a su posición trófica como predador de nivel trófico alto (Tabla 2) (Payá, 1992; Pool *et al.*, 1997).

Los valores de RMS estimados al aplicar simultáneamente F_{RMS} a todas las especies objetivo variaron considerablemente respecto de los valores predichos bajo una estrategia de captura especie-específica (Figura 6). Si bien se espera una relación inversamente proporcional entre RMS y el nivel trófico de las especies (e.g. rendimientos crecientes a niveles tróficos más bajos a expensas de rendimientos menores a niveles tróficos más altos), Walters *et al.* (2005) indican que este patrón es variable y es más claro en el caso de modelos más complejos. En este caso, se observa que, al simular una estrategia de captura multi-especies, las capturas estimadas al nivel de F_{RMS} para merluza de cola y merluza de tres aletas podrían ser entre 50% y 100% superiores a las capturas estimadas bajo una estrategia de captura especie-específica. Sin embargo, este aumento provoca una disminución de casi 50% de la captura estimada para merluza austral. Esto indica que el potencial de presas disponibles para la especie de nivel trófico más alto, en este caso la merluza austral, es capturado por parte de la pesca dirigida a las especies objetivo de nivel trófico más bajo, que en este caso corresponde a merluza de tres aletas y merluza de cola, lo que provoca un debilitamiento de la respuesta

compensatoria natural del stock de merluza austral. Esto significa que para los stocks de merluza de tres aletas, merluza de cola y merluza austral de la zona sur-austral de Chile no es posible alcanzar y mantener simultaneamente el RMS estimado bajo una estrategia de captura especie-específica.

De acuerdo con los PBRs estimados en esta tesis, para el año 2015 los stocks de la zona sur-austral estaban sobreexplotados (merluza austral y congrio dorado) o agotados (merluza de cola, raya y merluza de tres aletas). Las proyecciones de las simulaciones de capturas al F_{RMS} a largo plazo indicaron que los stocks no logran recuperarse al B_{RMS} . Esto podría deberse a que, en el proceso de ajuste del modelo a observaciones, la anomalía de producción de fitoplancton para el año 2015, y que se mantuvo para las proyecciones, fue menor a la estimada para 1980 (Figura 3). Lo anterior se habría reflejado en la condición de biomasa de los stocks, independiente de la estrategia de captura simulada (especie-especifica o multi-especies). Al respecto, Cubillos *et al.* (2014) encontraron evidencia de una disminución de la tasa reproductiva de merluza de cola desde 1998, lo que se correlacionó con cambios en la temperatura superficial en las zonas de crianza de esta especie. Además, Castillo-Jordán *et al.* (2015) indican la existencia de

vínculos entre los patrones de reclutamiento para varias especies de peces del hemisferio sur y los índices climáticos regionales y mundiales.

Los modelos EwE, al igual que otros modelos ecológicos, están afectados por incertidumbre (Steenbeek *et al.*, 2018). Existen dos tipos básicos de incertidumbre en los modelos de trama trófica, a saber; i) la incertidumbre asociada a los datos utilizados para los parámetros de entrada y ii) la incertidumbre asociada a la estructura del modelo (Chagaris *et al.*, 2015). En el primer caso, las mayores fuentes de incertidumbre del modelo construido corresponden, por un lado, a la ausencia de información de composición de dieta de rayas en la zona y, por el otro lado, a que no existen estimados de abundancia o biomasa para las especies con baja o nula importancia comercial, como los grupos funcionales “otros peces demersales” y “otros peces pelágicos”. En ese sentido, uno de los mayores obstáculos al modelar el ecosistema marino de la zona sur-austral de Chile es la falta de información local de dieta e índices de abundancia de especies no objetivo de la pesca. En cuanto a la incertidumbre asociada a la estructura del modelo, esta depende de la definición de los grupos funcionales, las relaciones entre estos grupos y las forzantes ambientales que se seleccionen (Chagaris *et al.*, 2015). Respecto de la definición de los grupos funcionales y

sus relaciones tróficas, se ha observado que mayor complejidad (i.e. gran cantidad de grupos e interacciones) resulta en mayor incertidumbre, y dificultando la interpretación tanto de la dinámica como de las predicciones del modelo (Pinnegar *et al.*, 2005). Por otro lado, una definición de grupos funcionales poco detallada (i.e., pocos grupos funcionales e interacciones) resulta en modelos con comportamientos poco realistas (Fulton *et al.*, 2003; Pinnegar *et al.*, 2005). Por lo tanto, en el presente caso la estructura del modelo fue definida de acuerdo a la información disponible para el período de estudio buscando un equilibrio entre complejidad (realismo) e incertidumbre (interpretación).

Otra precaución que debemos tener al interpretar los resultados de la modelación y las simulaciones corresponde a la falta de representación espacial y de variables ambientales que pudieran provocar cambios en las biomásas de los grupos a través del tiempo y que pudieran afectar las estimaciones de RMS realizadas. En esta tesis no se abordó estos factores y no es posible determinar la magnitud de su efecto en la dinámica y productividad de los grupos funcionales. Sin embargo, Kumar *et al.* (2017) concluyen que en el ecosistema de Mille Lacs Lake los valores estimados de RMS cambian cuando las condiciones ambientales alteran la productividad

de la especie objetivo y cuando la pesca en depredadores altera la respuesta compensatoria de sus presas. Entonces, los PBRs deben ser reevaluados o reestimados cuando se observen cambios importantes en las condiciones ambientales y/o en la abundancia de especies o la estructura de la comunidad. En este sentido, se recomienda que futuros estudios exploren los impactos de las políticas pesqueras (tales como RMS) en las especies del sistema estudiado utilizando modelos espacialmente explícitos como Ecospace (Walters *et al.*, 1999).



El actual manejo pesquero en Chile se encuentra basado en estudios del estado de las poblaciones mediante modelos indirectos edad y talla estructurados que no consideran de manera formal a los stocks de la zona sur-austral como parte de una trama trófica, generando una administración de carácter especie-específica sin consideraciones ecosistémicas. Una limitación importante de este enfoque es que no permite evaluar los impactos tróficos y la respuesta compensatoria entre las diferentes especies objetivo. Los resultados de esta tesis apuntan a que el enfoque especie-específico es insuficiente para asegurar la sustentabilidad en sistemas donde los stocks explotados son de múltiples niveles tróficos y además están ligados a través de interacciones predador-presa. En este sentido se debe avanzar hacia

enfoques de modelación que den mejor cuenta de la complejidad multiespecífica del ecosistema explotado y que además permitan cumplir con el mandato de la actual Ley General de Pesca y Acuicultura en el sentido de avanzar hacia un enfoque ecosistémico en el manejo pesquero.



CONCLUSIONES

1. Para los stocks de merluza austral, congrio dorado, merluza de tres aletas y merluza de cola de la zona sur-austral de Chile los RMS, F_{RMS} y B_{RSM} estimados en un contexto de múltiples especies difieren de aquellos estimados en un contexto especie-específico.
2. Los tiempos de recuperación para stocks de peces demersales de la zona sur-austral de Chile estimados en un contexto de múltiples especies difieren de aquellos estimados en un contexto especie-específico.
3. Para pesquerías multi-específicas con importantes interacciones tróficas entre las especies objetivo, como es el caso de merluza de tres aletas, merluza de cola y merluza austral en la zona sur-austral, el RMS no es un objetivo de manejo adecuado ni posible, ya que no es posible alcanzar y mantener simultáneamente el RMS para todas las especies.

REFERENCIAS

- Ahrens, R., Walters, C., & Christensen, V. (2012). Foraging arena theory. *Fish and fisheries*, 13(1), 41-59.
- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19(6), 716-723. doi: 10.1109/tac.1974.1100705
- Alexander, K., Heymans, J.J., Magill, S., Tomczak, M.T., Holmes, S.J. & Wilding, T.A. (2015). Investigating the recent decline in gadoid stocks in the west of Scotland shelf ecosystem using a foodweb model. *ICES Journal of Marine Science*, 72(2), 436-449. doi: 10.1093/icesjms/fsu149
- Arancibia, H., Neira, S., Barros, M., Gática, C., Zúñiga, M., Alarcón, R., & Acuña, E. (2010). Formulación e implementación de un enfoque multiespecífico de evaluación de stock en recursos demersales de la zona sur austral – Fase I (pp. 303). Universidad de Concepción / Instituto de Investigación Pesquera VIII Región S.A.: Informe Final Proyecto FIP 2008-23.
- Arancibia, H., Robotham, H., Alarcón, R., Barros, M., Santis, O., & Sagua, C. (2017). Informe Final Corregido Proyecto FIP N° 2015-45. Metodología para la Estandarización de Capturas Totales Anuales Históricas. Casos de Estudio: Pesquerías Merluza Común y Merluza del Sur (pp. 207). Universidad de Concepción,.
- Board, O. (2006). *Dynamic changes in marine ecosystems fishing, food webs and future options*. Washington, D.C. National Academies Press.

- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2004). Multimodel inference - understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research*, 33(2), 261-304. doi: 10.1177/0049124104268644
- Caddy, J., & Mahon, R. (1995). *Reference points for fisheries management* (Vol. 374): Food and Agriculture Organization of the United Nations Rome.
- Castillo-Jordán, C., Klaer, N.L., Tuck, G.N., Frusher, S.D., Cubillos, L., Tracey, S.R., & Salinger, M.J. (2015). Coincident recruitment patterns of Southern Hemisphere fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 73(2), 270-278.
- Cochrane, K.L. (2002). *A fishery manager's guidebook: management measures and their application*: Food & Agriculture Org.
- Collie, J.S., & Gislason, H. (2001). Biological reference points for fish stocks in a multispecies context. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(11), 2167-2176. doi: 10.1139/cjfas-58-11-2167
- Collie, J.S., Gislason, H., & Vinther, M. (2003). Using AMOEBA's to display multispecies, multifleet fisheries advice. *Ices Journal of Marine Science*, 60(4), 709-720. doi: 10.1016/s1054-3139(03)00042-0
- Contreras, F., Adasme, L., & Céspedes, R. (2015a). Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales al año 2016: Merluza de tres aletas al sur del paralelo 47°S, 2016. Informe de Estatus (pp. 62). Instituto de Fomento Pesquero, IFOP, Valparaíso. Chile.
- Contreras, F., Chong, L., & Céspedes, R. (2015b). Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales 2016: Congrio dorado, 2016. Informe de Estatus (pp. 87). Instituto de Fomento Pesquero, IFOP, Valparaíso. Chile.

- Contreras, F.J., & Quiroz, J.C. (2018a). Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales al año 2018: Congrio dorado, 2018. Informe 3 consolidado (pp. 156). Instituto de Fomento Pesquero, IFOP, Valparaíso, Chile.
- Contreras, F.J., & Quiroz, J.C. (2018b). Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales al año 2018: Merluza de tres aletas, 2018. Informe 3 consolidado (pp. 110). Instituto de Fomento Pesquero, IFOP. Valparaíso, Chile.
- Cubillos, L.A., Niklitschek, E.J., & Cahuin, S. (2014). Relating a recruitment shift of Patagonian grenadier (*Macrurus magellanicus* Lonnberg) to large-scale environmental changes off Southern Chile. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 48(2), 284-293. doi: 10.1080/00288330.2013.846920
- Chagaris, D.D., Mahmoudi, B., Walters, C.J., & Allen, M.S. (2015). Simulating the Trophic Impacts of Fishery Policy Options on the West Florida Shelf Using Ecopath with Ecosim. *Marine and Coastal Fisheries*, 7(1), 44-58. doi: 10.1080/19425120.2014.966216
- Chong, J.V., Aguayo, M., & Payá, I. (2007). Estimación de edad, crecimiento y mortalidad natural de la merluza de cola, *Macrurus magellanicus* Lönnerberg, 1907 (Macruronidae, Gadiformes) en el Océano Pacífico Suroriental. *Revista de biología marina y oceanografía*, 42, 311-333.
- Christensen, V., & Pauly, D. (1992). ECOPATH-II - A software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling*, 61(3-4), 169-185. doi: 10.1016/0304-3800(92)90016-8

- Christensen, V., & Walters, C.J. (2004). Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling*, 172(2-4), 109-139. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2003.09.003
- Christensen, V., Walters, C., Pauly, D., & Forrest, R. (2008). Ecopath with ecosim version 6. *Lenfest Ocean Futures Project*, 1-235.
- Christensen, V., Walters, C., & Pauly, D. (2005). *Ecopath with Ecosim: A User's Guide* Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver.
- Espíndola, F., Canales, C., & Garcés, E. (2015). Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales al año 2016: Raya volantín regiones VII a XII, 2016. Informe de Estatus (pp. 76). Instituto de Fomento Pesquero, IFOP, Valparaíso. Chile.
- FAO. (1995). Code of Conduct for Responsible Fisheries. Rome, Italy: <http://www.fao.org/docrep/005/v9878e/v9878e00.htm>.
- FAO. (1997). Technical Guidelines for Responsible Fisheries. Rome, Italy: <http://www.fao.org/docrep/003/w4230e/w4230e00.htm>
- FAO. (2016). El estado mundial de la pesca y la acuicultura 2016. Contribución a la seguridad alimentaria y la nutrición para todos (pp. 224). Roma.
- Fulton, E., & Smith, A. (2004). *Lessons Learnt from a Comparison of three Ecosystem Models for Port Phillip Bay, Australia* (Vol. 26).
- Fulton, E., Smith, A., & Johnson, C. (2003). Effect of complexity on marine ecosystem models. *Marine Ecology Progress Series*, 253, 1-16.

- Gislason, H. (1999). Single and multispecies reference points for Baltic fish stocks. *Ices Journal of Marine Science*, 56(5), 571-583. doi: 10.1006/jmsc.1999.0492
- Guillen, J., Macher, C., Merzereaud, M., Bertignac, M., Fifas, S., & Guyader, O. (2013). Estimating MSY and MEY in multi-species and multi-fleet fisheries, consequences and limits: an application to the Bay of Biscay mixed fishery. *Marine Policy*, 40, 64-74. doi: 10.1016/j.marpol.2012.12.029
- Haddon, M. (2010). *Modelling and quantitative methods in fisheries*: CRC press.
- Heymans, J.J., Coll, M., Link, J.S., Mackinson, S., Steenbeek, J., Walters, C., & Christensen, V. (2016). Best practice in Ecopath with Ecosim food-web models for ecosystem-based management. *Ecological Modelling*, 331, 173-184. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2015.12.007
- Hollowed, A. B., Bax, N., Beamish, R., Collie, J., Fogarty, M., Livingston, P., Pope, J., Rice, J. C. (2000). Are multispecies models an improvement on single-species models for measuring fishing impacts on marine ecosystems? *Ices Journal of Marine Science*, 57(3), 707-719. doi: 10.1006/jmsc.2000.0734
- ICES. (1997). Multispecies considerations in the development and provision of precautionary advice – report from the 1997 meeting of the Multispecies Assessment Working Group. Prepared by J. Rice. ICES CM 1997/V: 2.
- Kar, T.K. & Ghosh, B. (2013). Impacts of maximum sustainable yield policy to prey-predator systems. *Ecological Modelling*, 250, 134-142. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2012.11.015

- Kumar, R., Pitcher, T.J. & Varkey, D.A. (2017). Ecosystem approach to fisheries: Exploring environmental and trophic effects on Maximum Sustainable Yield (MSY) reference point estimates. *Plos One*, 12(9). doi: 10.1371/journal.pone.0185575
- Larkin, P. A. (1977). An epitaph for the concept of maximum sustained yield. *Transactions of the American fisheries society*, 106(1), 1-11.
- Leal, E. & Oyarzún, C. (2002). Parametros biológico-pesqueros de reineta *Brama australis* Valenciennes 1837 en la zona de pesca de Lebu (37°37's.-73°40'w), Chile. *Gayana (Concepción)*, 66, 231-235.
- Legovic, T., Klanjscek, J., & Gecek, S. (2010). Maximum sustainable yield and species extinction in ecosystems. *Ecological Modelling*, 221(12), 1569-1574. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2010.03.024
- LGPA. Ley General de Pesca y Acuicultura. Ley No.18.892 de 1989 y sus modificaciones, Leyes No.19.079 y 19.080 de 1991, Ley No. 20.657 de 2013. . disponible en: <http://bcn.cl/lux3s>.
- Mace, P.M. (2001). A new role for MSY in single-species and ecosystem approaches to fisheries stock assessment and management. *Fish and Fisheries*, 2(1), 2-32. doi: 10.1046/j.1467-2979.2001.00033.x
- Mackinson, S. (2014). Combined analyses reveal environmentally driven changes in the North Sea ecosystem and raise questions regarding what makes an ecosystem model's performance credible? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 71(1), 31-46. doi: 10.1139/cjfas-2013-0173
- Mackinson, S., Daskalov, G., Heymans, J. J., Neira, S., Arancibia, H., Zetina-Rejon, M., Jiang, H., Cheng, Q., Coll, M., Arreguin-Sanchez, F., Keeble, K., Shannon, L. (2009). Which forcing factors fit? Using ecosystem models to investigate the relative influence of fishing and

changes in primary productivity on the dynamics of marine ecosystems. *Ecological Modelling*, 220(21), 2972-2987. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2008.10.021

May, R. M., Beddington, J. R., Clark, C. W., Holt, S. J., & Laws, R. M. (1979). Management of multispecies fisheries. *Science*, 205(4403), 267-277.

Neira, S., & Arancibia, H. (2004). Trophic interactions and community structure in the upwelling system off Central Chile (33-39 degrees S). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 312(2), 349-366. doi: 10.1016/j.jembe.2004.07.011

Neira, S., Arancibia, H., Barros, M., Castro, L., Cubillos, L., Niklitschek, E., & Alarcón, R. (2014). Rol ecosistémico de sardina austral e impacto de su explotación sobre la sustentabilidad de otras especies de interés. Informe Final Proyecto FIP 2012-15. Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

Ojeda, V., & Aguayo, M. (1986). Edad y crecimiento en merluza del sur (*Merluccius australis*) (Gadiformes, merlucciidae). *Investigación Pesquera*, 33, 47:59.

Ojeda, V., Cerna, F., Chong, J., Aguayo, M. & Payá, I. . (1998). Estudio de crecimiento y construcción de claves talla edad de merluza de tres aletas y merluza de cola. Informes Técnicos FIP. FIP/IT N° 97-15. (pp. 131). Instituto Fomento Pesquero.

Pauly, D., Christensen, V., & Walters, C. (2000). Ecopath, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *Ices Journal of Marine Science*, 57(3), 697-706. doi: 10.1006/jmsc.2000.0726

- Payá, I. (2018). Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales al año 2018: Merluza de cola, 2018. Informe 3 consolidado (pp. 208). Instituto de Fomento Pesquero, IFOP. Valparaíso, Chile.
- Payá, I., Céspedes, R., Ojeda, V., González, J., & Lillo, S. (2015). Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales al año 2016: Merluza de cola, año 2016. Informe de Estatus (pp. 99). Instituto de Fomento Pesquero, IFOP, Valparaíso. Chile.
- Payá, I., Céspedes, R., Ojeda, V., González, J., & Lillo, S. (2017). Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales al año 2017. Merluza de cola, año 2017. Documento consolidado (pp. 115). Instituto de Fomento Pesquero, IFOP.
- Payá, I. (1992). The diet of Patagonian hake *Merluccius australis polylepis* and its daily ration of Patagonian grenadier *Macrouronus magellanicus*. *South African Journal of Marine Science* June 1992, 753-760. doi: 10.2989/02577619209504739
- Pérez, M. C., Gálvez, P., Garcés, E., & González, J. (2018). Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales, 2018: Raya volantín, 2018 (pp. 157). Instituto de Fomento Pesquero, IFOP. Valparaíso, Chile.
- Pinnegar, J.K., Blanchard, J.L., Mackinson, S., Scott, R.D., & Duplisea, D.E. (2005). Aggregation and removal of weak-links in food-web models: system stability and recovery from disturbance. *Ecological Modelling*, 184(2-4), 229-248. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2004.09.003
- Pizarro, G., Astoreca, R., Montecino, V., Paredes, M. A., Alarcón, G., Uribe, P., & Guzmán, L. (2005). Patrones espaciales de la abundancia de la

clorofila, su relación con la productividad primaria y la estructura de tamaños del fitoplancton en julio y noviembre de 2001 en la región de Aysén (43°- 46° S). *Ciencia y Tecnología del Mar*, 28(2), 0.

Plagányi, E. (2007). *Models for an ecosystem approach to fisheries*. FAO Fisheries Technical Paper. No. 477. Rome, FAO.

Polovina, J.J. (1984). An overview of the ECOPATH model. *Fishbyte*, 2(2), 5-7.

Polovina, J.J., & Ow, M.D. (1985). An approach to estimating an ecosystem box model. *Fishery Bulletin*, 83(3), 457-460.

Pool, H., Balbontín, F., Montenegro, C., Cortés, N., & Arriaza, M. (1997). Interacciones tróficas en recursos demersales en la zona sur-austral (pp. 131). Inf. Téc. FIP-IT/94-32.

Punt, A.E., & Smith, A. (2001). *The gospel of maximum sustainable yield in fisheries management: birth, crucifixion and reincarnation* (J. Reynolds Ed.): Cambridge, U.K., Cambridge University Press.

Quiroga, E., Quiñones, R., Palma, M., Sellanes, J., Gallardo, V. A., Gerdes, D., & Rowe, G. (2005). Biomass size-spectra of macrobenthic communities in the oxygen minimum zone off Chile. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 62(1), 217-231. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2004.08.020>

Quiroz, J. C., Ojeda, V., Chong, L., Lillo, S., & Céspedes, R. (2015). Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales 2016: Merluza del sur, 2016. Informe de Estatus (pp. 71). Instituto de Fomento Pesquero, IFOP, Valparaíso. Chile.

- Quiroz, J.C., Pérez, M.C., Ojeda, V., Chong, L., Lillo, S., & Céspedes, R. (2018). Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales año 2018: Merluza del sur, 2018. Informe 3 consolidado (pp. 175). Instituto de Fomento Pesquero, IFOP. Valparaíso, Chile.
- Quiroz, J.C., & Wiff, R. (2005). Demographic analysis and exploitation vulnerability of beaked skate (*Dipturus chilensis*) off the Chilean austral zone. *ICES CM*, 19.
- Scott, E., Serpetti, N., Steenbeek, J., & Heymans, J.J. (2016). A Stepwise Fitting Procedure for automated fitting of Ecopath with Ecosim models. *SoftwareX*, 5, 25-30. doi: <https://doi.org/10.1016/j.softx.2016.02.002>
- Schaefer, M.B. (1991). Some aspects of the dynamics of populations important to the management of the commercial marine fisheries. *Bulletin of Mathematical Biology*, 53(1-2), 253-279. doi: 10.1007/bf02464432
- SERNAPESCA. (1980). Anuario estadístico de pesca 1980. Ministerio de Economía, Fomento y Turismo, Gobierno de Chile.
- Shin, Y., Shannon, L.J., Bundy, A., Coll, M., Aydin, K., Bez, N., Blanchard, J., Borges, M., Diallo, I., Diaz, E., Heymans, J., Hill, L., Johannesen, E., Jouffre, D., Kifani, S., Labrosse, P., Link, J., Mackinson, S., Masski, H., Möllmann, C., Neira, S., Ojaveer, H., Khairdine ould Mohammed Abdallahi, Ian Perry, Djiga Thiao, Dawit Yemane, Cury, P. M. (2010). Using indicators for evaluating, comparing, and communicating the ecological status of exploited marine ecosystems. 2. Setting the scene. *ICES Journal of Marine Science*, 67(4), 692-716. doi: 10.1093/icesjms/fsp294

- Steenbeek, J., Corrales, X., Platts, M., & Coll, M. (2018). Ecosampler: A new approach to assessing parameter uncertainty in Ecopath with Ecosim. *SoftwareX*, 7, 198-204. doi: <https://doi.org/10.1016/j.softx.2018.06.004>
- SUBPESCA. (2011). Pesquería Demersal Austral y capturas como fauna acompañante. Informe Técnico (R. Pesq.) N° 158/2011 (pp. 9). Subsecretaría de Pesca y Acuicultura, Valparaíso. Chile.
- Tomczak, M.T., Niiranen, S., Hjerne, O., & Blenckner, T. (2012). Ecosystem flow dynamics in the Baltic Proper-Using a multi-trophic dataset as a basis for food-web modelling. *Ecological Modelling*, 230, 123-147. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2011.12.014
- Urrutia, O., Parra, R., & Bermúdez, J. (2015). Recuperación de pesquerías: Análisis de experiencias comparadas (pp. 153). Ediciones Universitarias de Valparaíso: Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Chile.
- Velasco, G., Araújo, J., Castello, J., & Oddone, M.C. (2007). Exploring MSY strategies for elasmobranch fishes in an ecosystem perspective. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 2, 163-178.
- Walters, C., Christensen, V., & Pauly, D. (1997). Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 7(2), 139-172. doi: 10.1023/a:1018479526149
- Walters, C., Christensen, V., Martell, S.J., & Kitchell, J.F. (2005). Possible ecosystem impacts of applying MSY policies from single-species assessment. *Ices Journal of Marine Science*, 62(3), 558-568. doi: 10.1016/j.icesjms.2004.12.005

- Walters, C., Pauly, D., & Christensen, V. (1999). Ecospace: Prediction of mesoscale spatial patterns in trophic relationships of exploited ecosystems, with emphasis on the impacts of marine protected areas. *Ecosystems*, 2(6), 539-554. doi: 10.1007/s100219900101
- Walters, C., Pauly, D., Christensen, V. & Kitchell, J.F. (2000). Representing density dependent consequences of life history strategies in aquatic ecosystems: EcoSim II. *Ecosystems*, 3(1), 70-83. doi: 10.1007/s100210000011
- Wiff, R., Ojeda, V., & Quiroz, J.C. (2007). Age and growth in pink cusk-eel (*Genypterus blacodes*) off the Chilean austral zone: evaluating differences between management fishing zones. *Journal of Applied Ichthyology*, 23(3), 270-272. doi: 10.1111/j.1439-0426.2007.00854.x
- Wiff, R., Roa-Ureta, R.H, Borchers, D.L., Milessi, A.C., & Barrientos, M.A. (2015). Estimating consumption to biomass ratio in non-stationary harvested fish populations. *PloS one*, 10(11), e0141538.
- Zhang, C.L., Chen, Y., & Ren, Y.P. (2016). An evaluation of implementing long-term MSY in ecosystem-based fisheries management: Incorporating trophic interaction, bycatch and uncertainty. *Fisheries Research*, 174, 179-189. doi: 10.1016/j.fishres.2015.10.007

TABLAS

Tabla 1. Grupos funcionales en el modelo trófico marino de la zona sur-austral de Chile, año 1980.

Grupo funcional	Descripción
1. Fitoplancton	Comunidad de micro algas planctónicas
2. Zooplancton	Representado por flagelados, copépodos y eufáusidos
3. Bentos	Organismos que habitan bajo, dentro y sobre el fondo marino
4. Pelágicos	Peces pelágicos pequeños y medianos
5. Otros demersales	<i>Seriolella cearulea</i> y <i>Seriolella punctata</i>
6. Merluza de cola	<i>Macruronus magellanicus</i>
7. Merluza de tres aletas	<i>Micromesistis australis</i>
8. Congrio	<i>Genypterus blacodes</i>
9. Raya	<i>Zearaja chilensis</i>
10. Merluza austral	<i>Merluccius australis</i>
11. Predadores	<i>Otaria flavescens</i> , <i>Cephalorhynchus commersonii</i> y albatros
12. Detritus	Toda la materia orgánica no incluida en otro grupo funcional

Tabla 2. Modelo trófico marino de la zona sur-austral de Chile, 1980. Los valores en negrita indican estimaciones realizadas por Ecopath. Clave: NT= Nivel trófico, B= Biomasa, P/B= Producción/Biomasa, Q/B= Consumo/Biomasa, EE= Eficiencia ecotrófica, P/Q= Producción/Consumo, Y= Desembarque.

Grupo funcional	NT	B (t/km ²)	P/B (año ⁻¹)	Q/B (año ⁻¹)	EE	P/Q	Y (ton/ km ² año ⁻¹)
1. Fitoplancton	1.0	11.58	137.00		0.50		
2. Zooplancton	2.4	34.36	13.00	31.70	0.95	0.41	
3. Bentos	2.0	4.80	2.70	36.00	0.60	0.07	
4. Pelágicos	3.1	12.38	1.15	10.00	0.95	0.12	
5. Otros demersales	3.0	1.54	0.70	3.50	0.95	0.20	
6. Merluza de cola	3.8	7.02	0.72	2.80	0.99	0.26	0.19
7. Merluza de tres aletas	4.0	2.24	0.42	3.60	0.69	0.12	0.01
8. Congrio	3.5	0.19	0.39	1.40	0.81	0.28	0.01
9. Raya	4.1	0.13	0.15	1.24	0.05	0.12	0.00
10. Merluza austral	4.9	2.96	0.19	0.68	0.59	0.28	0.12
11. Predadores	4.6	0.01	0.01	18.25	0.00	0.00	
12. Detritus	1.0				0.16		

Tabla 3. Composición de la dieta de los depredadores en el modelo trófico marino de la zona sur-austral de Chile en el año 1980.

Presa\predador	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1. Fitoplancton	0.70		0.25							
2. Zooplancton	0.30		0.75		0.20	0.10				
3. Bentos				1.00	0.11	0.01	0.5	0.05		
4. Pelágicos					0.31	0.89	0.02	0.05	0.10	0.17
5. Otros demersales					0.05		0.15			
6. Merluza de cola					0.18		0.05	0.06	0.60	0.36
7. Merluza de tres aletas						0.01	0.04		0.20	0.14
8. Congrio								0.02		0.25
9. Raya										
10. Merluza austral							0.02		0.10	
11. Predadores										
12. Detritus		1.00								
Importación					0.14		0.22	0.82		0.08
Suma	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00



Tabla 4. Fuentes de datos de entrada para el modelo trófico marino de la zona sur-austral de Chile. Clave: B= Biomasa, P/B= Producción/Biomasa, Q/B= Consumo/Biomasa, DC= Composición de la dieta, Y= Desembarque.

Grupo funcional	B (t/km ²)	P/B (año ⁻¹)	Q/B (año ⁻¹)	DC	Y (ton/km ² año ⁻¹)
1. Fitoplancton		(Pizarro <i>et al.</i> , 2005)			
2. Zooplancton		(Arancibia <i>et al.</i> , 2010)	(Neira & Arancibia, 2004)	(Arancibia <i>et al.</i> , 2010)	
3. Bentos		(Quiroga <i>et al.</i> , 2005)	(Arancibia <i>et al.</i> , 2010)	(Arancibia <i>et al.</i> , 2010)	
4. Pelágicos		(Leal & Oyarzún, 2002)	(Arancibia <i>et al.</i> , 2010)	(Arancibia <i>et al.</i> , 2010)	
5. Otros demersales		(Neira & Arancibia, 2004)	(Neira & Arancibia, 2004)	(Pool <i>et al.</i> , 1997)	
6. Merluza de cola	(Payá <i>et al.</i> , 2015)	(Chong <i>et al.</i> , 2007)	(Pool <i>et al.</i> , 1997)	(Pool <i>et al.</i> , 1997)	(SERNAPESCA, 1980)
7. Merluza de tres aletas	(Contreras <i>et al.</i> , 2015a)	(Ojeda <i>et al.</i> , 1998)	(Pool <i>et al.</i> , 1997)	(Pool <i>et al.</i> , 1997)	(SERNAPESCA, 1980)
8. Congrio	(Contreras <i>et al.</i> , 2015b)	(Wiff <i>et al.</i> , 2007)	(Wiff <i>et al.</i> , 2015)	(Pool <i>et al.</i> , 1997)	(SERNAPESCA, 1980)
9. Raya	(Espíndola <i>et al.</i> , 2015)	(Quiroz & Wiff, 2005)	(Arancibia <i>et al.</i> , 2010)	(Arancibia <i>et al.</i> , 2010)	(SERNAPESCA, 1980)
10. Merluza austral	(Quiroz <i>et al.</i> , 2015)	(Ojeda & Aguayo, 1986)	(Pool <i>et al.</i> , 1997)	(Pool <i>et al.</i> , 1997)	(SERNAPESCA, 1980)
11. Predadores	(Arancibia <i>et al.</i> , 2010)	(Arancibia <i>et al.</i> , 2010)	(Neira & Arancibia, 2004)	(Arancibia <i>et al.</i> , 2010)	

Tabla 5. Series de mortalidad por pesca, desembarques y biomاسas relativas utilizadas para el ajuste del modelo trófico marino de la zona sur de Chile.

Año	Biomasa (ton/km ²)							Desembarques (ton/km ²)						F (año ⁻¹)			
	Merluza de cola	Raya	Merluza austral	Merluza austral (acústico)	Congrio	Merluza de tres aletas	Merluzas de tres aletas (acústico)	Merluza de cola	Raya	Merluza austral	Congrio	Merluza de tres aletas	Merluza de cola	Raya	Merluza austral	Congrio	Merluza de tres aletas
1980	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.190	0.000	0.222	0.019	0.011			0.069	0.217	0.011
1981		1.001	0.975		1.040	1.005		0.245	0.000	0.244	0.023	0.018			0.077	0.304	0.018
1982		1.000	0.945		1.112	1.027		0.189	0.000	0.271	0.019	0.011			0.089	0.280	0.011
1983		0.998	0.910		1.206	1.082		0.232	0.000	0.189	0.018	0.011		0.001	0.064	0.308	0.011
1984		0.993	0.892		1.285	1.186		0.277	0.000	0.201	0.020	0.006			0.069	0.327	0.006
1985	0.678	0.988	0.870		1.339	1.243		0.194	0.000	0.233	0.020	0.010	0.030	0.010	0.083	0.300	0.010
1986	0.715	0.978	0.848		1.378	1.343		0.384	0.000	0.288	0.028	0.009	0.062	0.009	0.105	0.307	0.008
1987	0.780	0.967	0.814		1.354	1.465		0.574	0.000	0.591	0.040	0.009	0.261	0.004	0.224	0.189	0.008
1988	0.784	0.959	0.766		1.256	1.657		0.866	0.000	0.730	0.050	0.016	0.400	0.003	0.294	0.334	0.013
1989	0.816	0.951	0.708		1.095	1.775		0.923	0.001	0.562	0.049	0.019	0.511	0.014	0.245	0.390	0.014
1990	0.736	0.940	0.670		0.921	1.903		0.584	0.001	0.495	0.042	0.014	0.315	0.016	0.228	0.503	0.009
1991	0.718	0.928	0.645		0.771	2.102		0.672	0.000	0.367	0.029	0.009	0.416	0.009	0.176	0.404	0.005
1992	0.666	0.920	0.637		0.687	2.158		0.861	0.001	0.363	0.022	0.018	0.654	0.024	0.176	0.306	0.009
1993	0.562	0.908	0.632		0.655	2.222		0.365	0.001	0.192	0.016	0.095	0.274	0.036	0.094	0.217	0.045
1994	0.650	0.893	0.644		0.674	2.195		0.368	0.004	0.192	0.016	0.016	0.186	0.116	0.092	0.191	0.007
1995	0.751	0.857	0.651		0.691	2.185		0.812	0.002	0.207	0.018	0.267	0.371	0.068	0.098	0.227	0.133
1996	0.762	0.838	0.656		0.687	2.002		1.401	0.003	0.206	0.015	0.284	0.713	0.080	0.097	0.169	0.148
1997	0.605	0.817	0.663		0.692	1.801		0.324	0.007	0.223	0.016	0.297	0.117	0.218	0.104	0.179	0.165
1998	0.747	0.764	0.669		0.688	1.619		1.269	0.004	0.212	0.017	0.273	0.494	0.135	0.098	0.180	0.164
1999	0.646	0.737	0.673		0.677	1.439		1.135	0.010	0.216	0.018	0.239	0.616	0.337	0.099	0.187	0.156
2000	0.467	0.670	0.671	0.462	0.660	1.325		0.363	0.012	0.262	0.017	0.233	0.248	0.468	0.120	0.204	0.165
2001	0.429	0.591	0.666	0.346	0.648	1.177	0.690	0.611	0.008	0.305	0.015	0.214	0.386	0.385	0.141	0.142	0.168

Año	Biomasa (ton/km ²)							Desembarques (ton/km ²)					F (año ⁻¹)				
	Merluza de cola	Raya	Merluza austral	Merluza austral (acústico)	Congrio	Merluza de tres aletas	Merluzas de tres aletas (acústico)	Merluza de cola	Raya	Merluza austral	Congrio	Merluza de tres aletas	Merluza de cola	Raya	Merluza austral	Congrio	Merluza de tres aletas
2002	0.360	0.543	0.655	0.174	0.645	1.039	0.619	0.508	0.007	0.216	0.014	0.186	0.416	0.382	0.102	0.193	0.163
2003	0.280	0.503	0.641	0.291	0.637	0.927	0.601	0.448	0.014	0.215	0.015	0.193	0.211	0.807	0.104	0.180	0.192
2004	0.245	0.421	0.622	0.183	0.617	0.802		0.338	0.008	0.349	0.018	0.197	0.211	0.630	0.173	0.209	0.227
2005	0.222	0.378	0.602	0.151	0.576	0.689	0.611	0.408	0.008	0.332	0.010	0.147	0.342	0.768	0.170	0.128	0.198
2006	0.214	0.334	0.586		0.576	0.611	0.443	0.379	0.006	0.301	0.013	0.155	0.386	0.653	0.159	0.155	0.242
2007	0.199	0.306	0.570	0.184	0.548	0.519	0.341	0.334	0.007	0.340	0.013	0.136	0.357	0.805	0.184	0.162	0.206
2008	0.199	0.273	0.556	0.204	0.514	0.445	0.323	0.388	0.006	0.296	0.009	0.133	0.236	0.882	0.164	0.131	0.241
2009	0.205	0.240	0.542	0.225	0.490	0.392	0.383	0.411	0.006	0.274	0.012	0.125	0.274	0.854	0.156	0.157	0.278
2010	0.189	0.213	0.532	0.177	0.446	0.360		0.392	0.005	0.253	0.011	0.100	0.301	0.899	0.147	0.144	0.274
2011	0.175	0.187	0.528	0.208	0.405	0.321	0.446	0.373	0.004	0.197	0.007	0.075	0.288	0.715	0.115	0.122	0.244
2012	0.181	0.170	0.531	0.177	0.375	0.310	0.303	0.334	0.001	0.159	0.009	0.080	0.301	0.154	0.092	0.189	0.304
2013	0.186	0.175	0.528	0.148	0.333	0.280	0.210	0.252	0.002	0.246	0.005	0.067	0.223	0.244	0.144	0.070	0.281
2014	0.195	0.172	0.524	0.170	0.308	0.249	0.129	0.205	0.000	0.201	0.002	0.039	0.151	0.008	0.118	0.030	0.167
2015	0.207	0.179	0.530	0.151	0.310	0.254		0.197	0.000	0.287		0.048	0.128	0.004	0.167	0.058	0.204

Tabla 6. Modelo trófico marino de la zona sur-austral de Chile, 2015. Los valores en negrita indican estimaciones realizadas por Ecopath. Clave: NT= Nivel trófico, B= Biomasa, P/B= Producción/Biomasa, Q/B= Consumo/Biomasa, EE= Eficiencia ecotrófica, P/Q= Producción/Consumo, Y= Desembarque.

Grupo funcional	NT	B (t/km ²)	P/B año-1	Q/B año-1	EE	P/Q	Y
1. Fitoplancton	1.000	3.747	137.000	0.000	0.500		
2. Zooplancton	2.429	11.111	13.000	31.700	0.950	0.410	
3. Bentos	2.000	3.284	2.700	36.000	0.600	0.075	
4. Pelágicos	3.071	4.037	1.150	10.000	0.950	0.115	
5. Otros demersales	3.000	1.328	0.700	3.500	0.950	0.200	
6. Merluza de cola	3.786	1.850	0.920	2.800	0.978	0.329	0.130
7. Merluza de tres aletas	3.996	0.670	0.660	3.600	0.951	0.183	0.048
8. Congrio	4.176	0.900	0.631	1.400	0.069	0.451	0.002
9. Rayas	4.135	0.023	0.149	1.240	0.008	0.120	
10. Merluza austral	4.864	1.710	0.511	0.679	0.217	0.753	0.074
11. Predadores	4.746	0.010	0.010	18.250	0.000	0.001	
12. Detritus	1.000				0.316		

Tabla 7. Comparación del modelo ajustado a los datos. Clave: K = número de parámetros, v = número de parámetros de vulnerabilidades, y PP = número de spline points para la anomalía de producción primaria.

Modelo	Descripción	K	v	PP	minSS	AIC	AICc	% mejor ajuste
1	Línea base	0	0	0	723.885	243.4521	243.4521	
2	Línea base + v	1	1	0	723.885	245.4626	245.4626	-0.826
3	Línea base + PP	3	0	3	634.7322	199.0465	199.0465	18.240
4	Línea base + v + PP	4	1	3	633.2033	200.1628	200.1628	17.781
5	F	0	0	0	725.7314	244.4304	244.4304	-0.402
6	F + v	11	11	0	170.8476	-288.281	-288.281	218.414
7	F + PP	4	0	4	535.8853	136.0841	136.0841	44.102
8	F + v + PP	11	8	3	161.5443	-309.782	-309.782	227.245

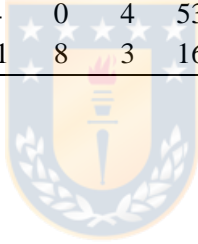


Tabla 8. Vulnerabilidades estimadas para la parametrización con menor valor AICc (modelo F+v+PP).

Presa\predador	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1. Fitoplancton	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
2. Zooplancton	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
3. Bentos	2	2	2	23.81	2	2	1.61	1	2	2
4. Pelágicos	2	2	2	2	2	2	2	1	2	2
5. Otros demersales	2	2	2	2	2	2	1.06	2	2	2
6. Merluza de cola	2	2	2	2	2	2	2	1	2	2
7. Merluza de tres aletas	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2
8. Congrio	2	2	2	2	2	2	2	2	2	10000
9. Raya	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
10. Merluza austral	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
11. Predadores	2	2★	2★	2★	2	2	2	2	2	2
12. Detritus	2	2★	2★	2★	2	2	2	2	2	2

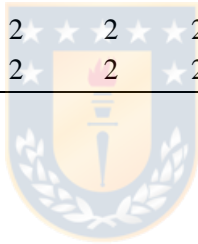


Tabla 9. Medianas de F_{RMS} , RMS y B_{RMS} para cada especie objetivo estimadas con (compensatorio) y sin (estacionario) considerar las interacciones tróficas en el ecosistema. Los p-value informados se obtuvieron de la comparación por pares realizada con la prueba no paramétrica de Mann-Whitney.

Grupo funcional	F_{RMS} (año ⁻¹)			RMS (10 ³ ton)			B_{RMS} (10 ³ ton)		
	Estacionario	Compensatorio	p-value	Estacionario	Compensatorio	p-value	Estacionario	Compensatorio	p-value
Merluza de cola	0.289	0.332	6.94E-07	325.191	473.108	< 2.2e-16	988	1265	2.96e-10
Merluza de tres aletas	0.123	0.197	< 2.2e-16	44.152	86.154	< 2.2e-16	378	458	1.378e-11
Congrio	0.071	0.202	< 2.2e-16	3.770	7.489	1.40E-11	45	38	1.705e-10
Raya	0.122	0.122	1	3.156	3.161	0.8122	26	26	1
Merluza austral	0.107	0.118	0.01904	55.609	61.792	< 0.001	549	577	4.708e-05

FIGURAS

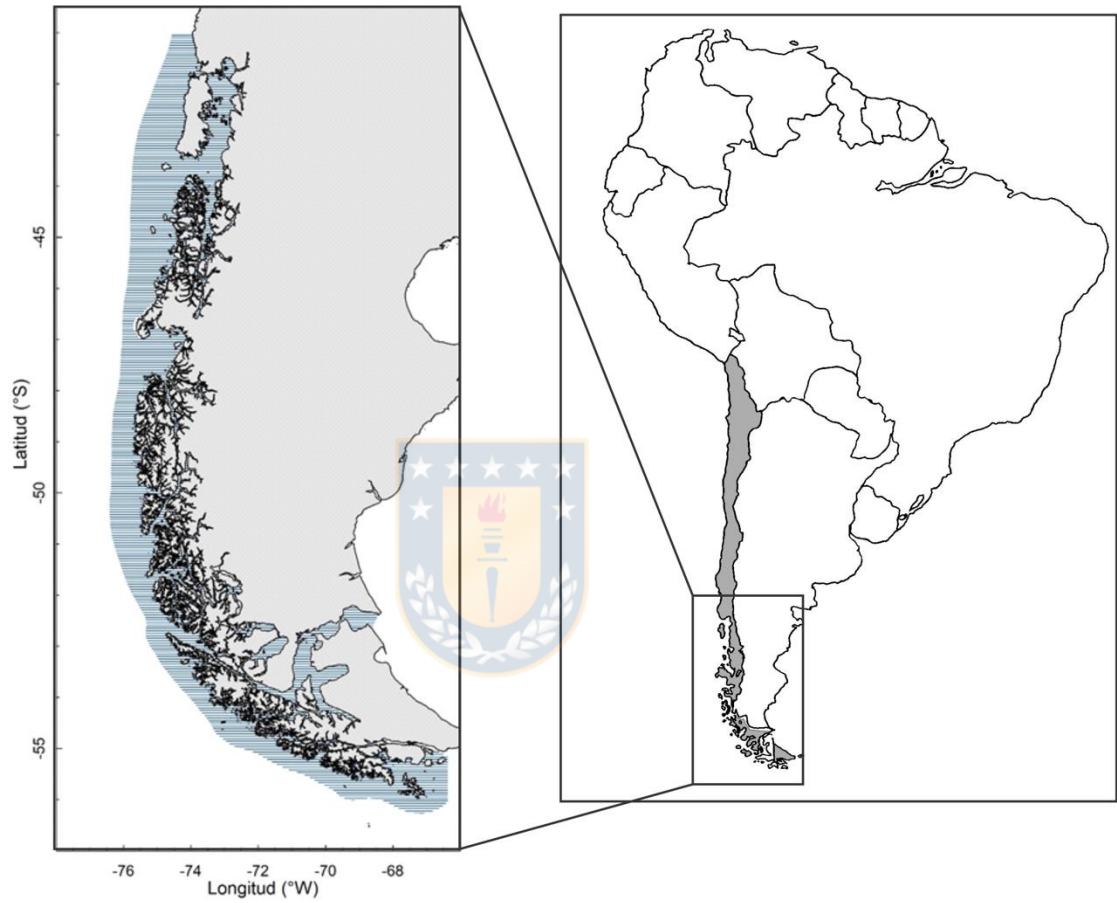


Figura 1. Área de estudio, zona sur de Chile ($41^{\circ}28,6'S$ - $57^{\circ}00'S$).

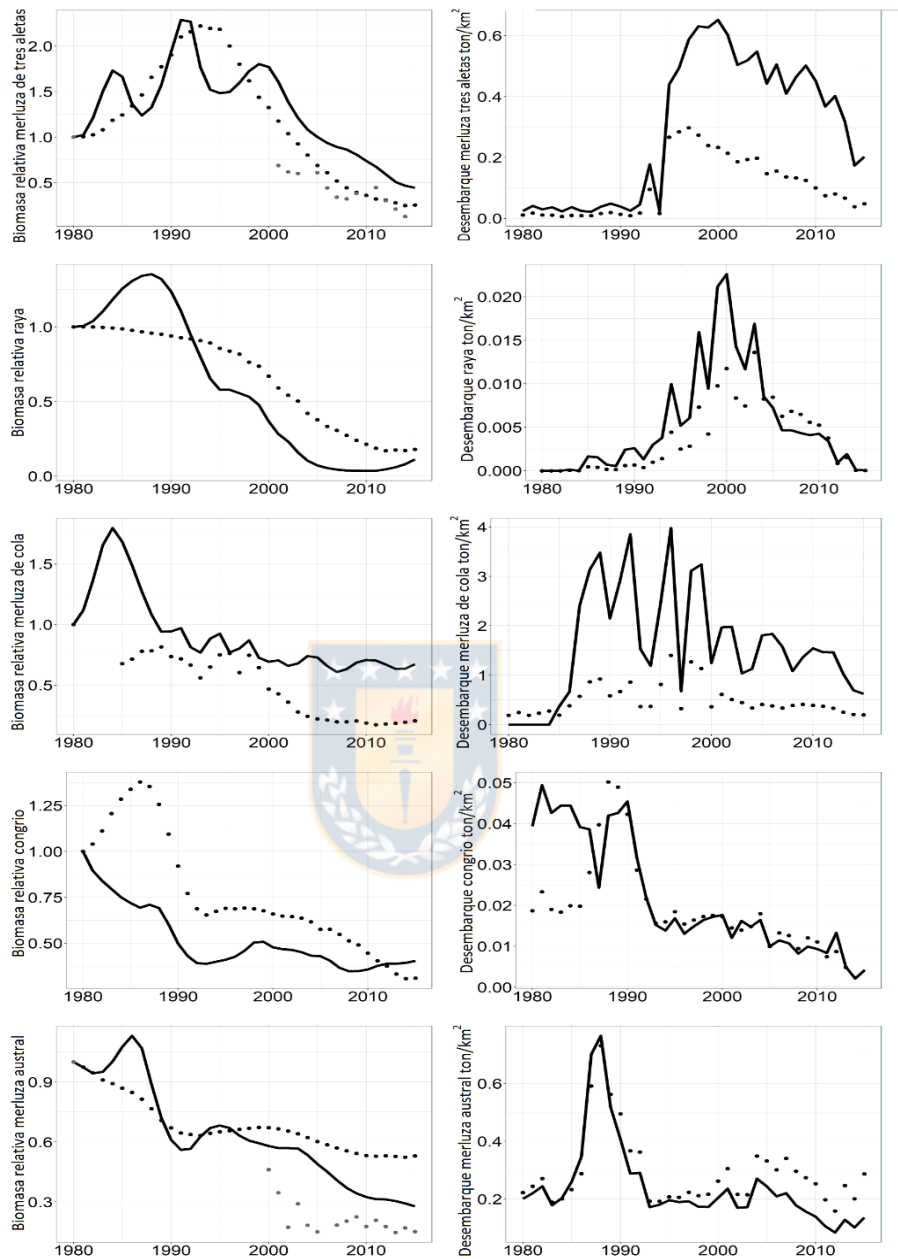


Figura 2. Ajuste de Ecosim desde el año 1980 hasta el 2015 a la biomasa y los desembarques en cinco grupos funcionales en el modelo trófico que representa el área de estudio. Puntos representan datos observados y líneas continuas predicciones de Ecosim.

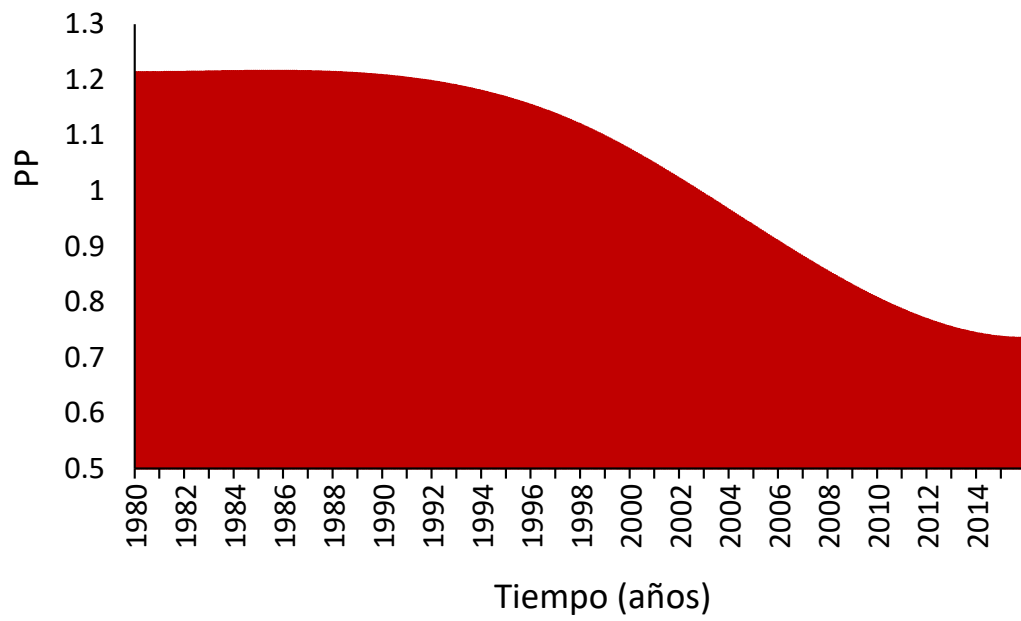
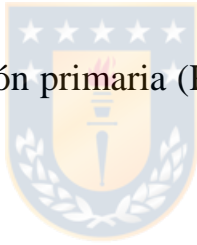


Figura 3. Tasa de producción primaria (PP) relativa al valor ingresado en el modelo Ecopath año 1980.



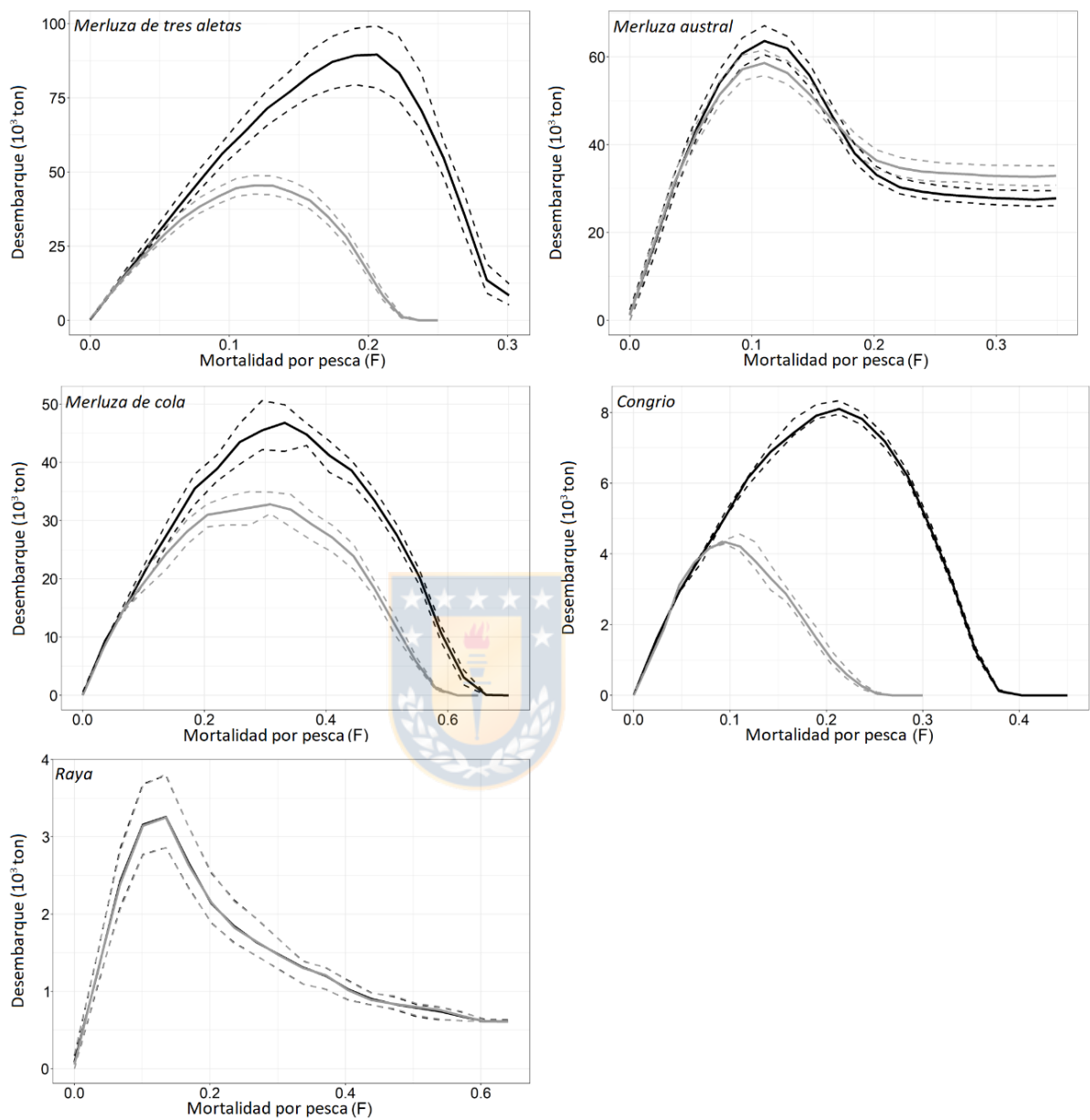


Figura 4. Rendimiento máximo sostenido estimado para especies objetivo en la zona sur-austral de Chile. Las líneas continuas representan predicciones de captura con (negro) y sin (gris) interacciones tróficas. Las líneas discontinuas representan el rango intercuartil de las 30 simulaciones Monte Carlo.

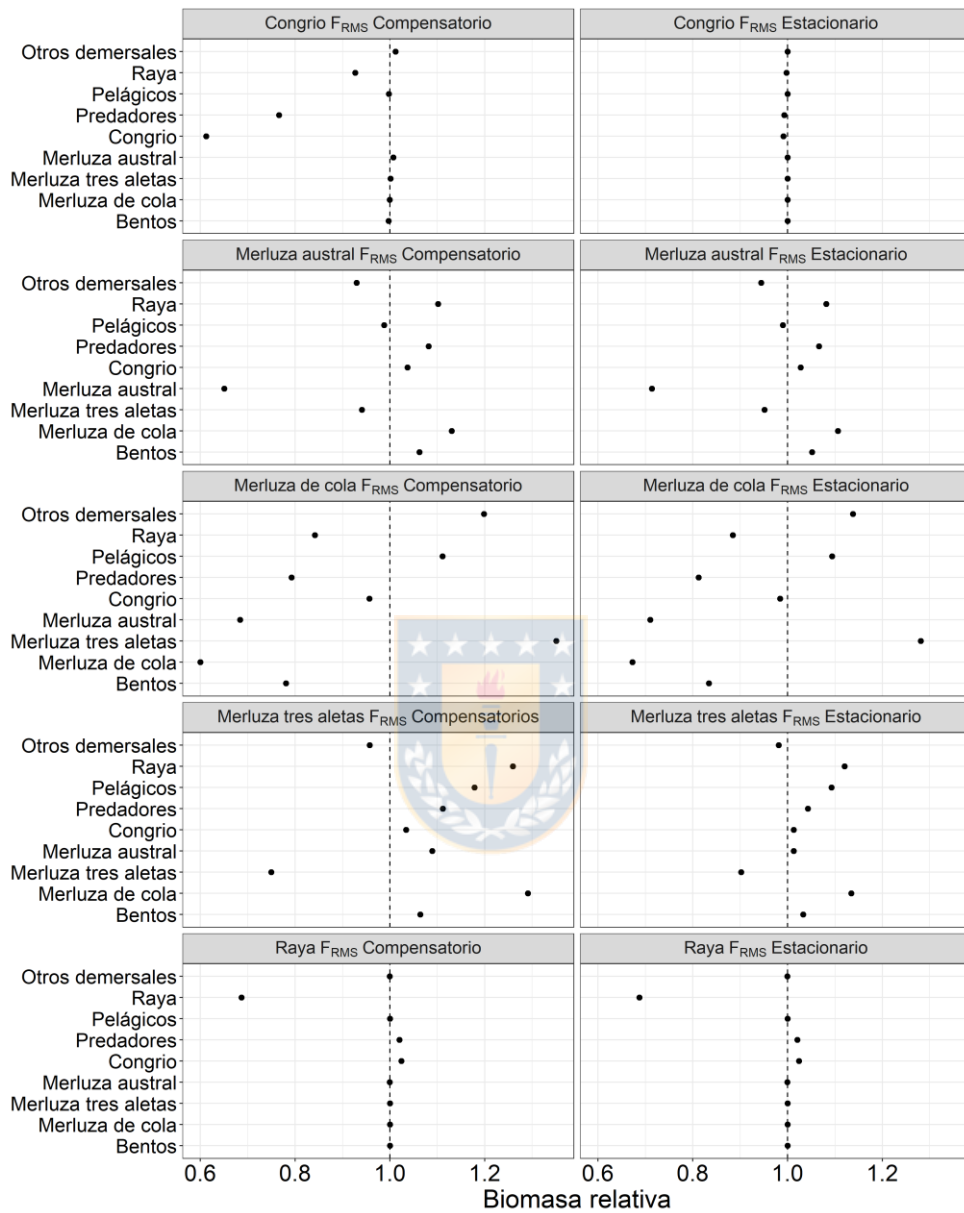


Figura 5. Cambios de biomasa en las especies objetivo ante la captura a largo plazo para la mortalidad por pesca que genera el rendimiento máximo sostenido (F_{RMS}) bajo una estrategia especie-específica y el efecto sobre la biomasa de los otros grupos funcionales del modelo.

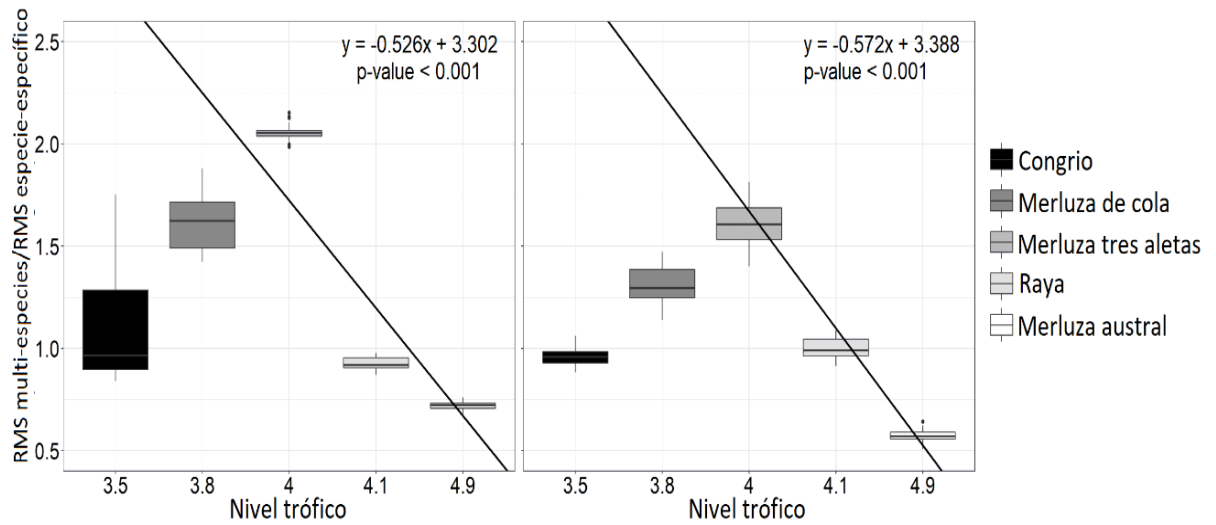


Figura 6. Razón entre rendimiento máximo sostenido multi-especies y rendimiento máximo sostenido especie-específico en función del nivel trófico de cada especie (calculado a partir de la matriz de composición de la dieta). El panel izquierdo es simulando mortalidad por pesca estimada sin interacciones tróficas y el panel derecho corresponde a la mortalidad por pesca estimada considerando interacciones tróficas. La línea continua en ambos paneles corresponde al modelo de regresión lineal para el cuantil 0,5 de 30 simulaciones de Monte Carlo.

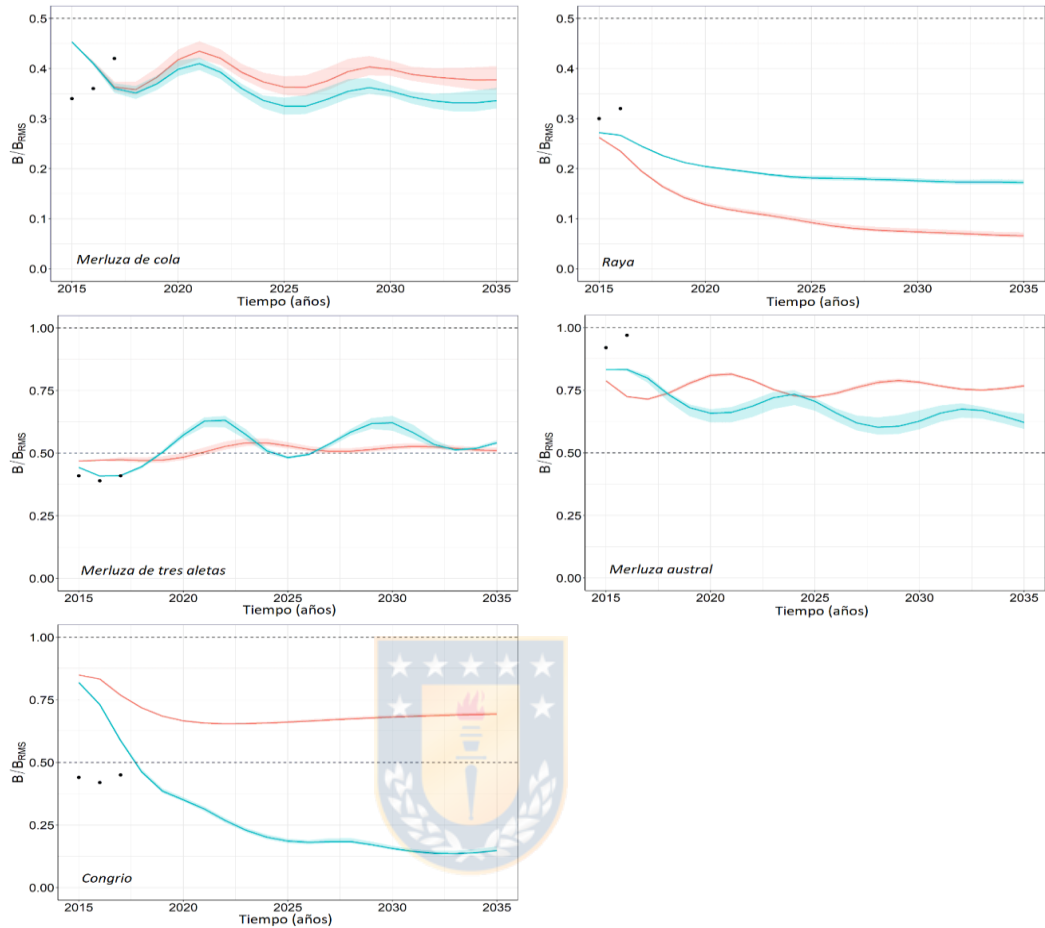


Figura 7. Proyección de biomasa de cada stock en relación a la biomasa que produce el rendimiento máximo sostenido (B_{RMS}). La línea punteada en 1 corresponde al límite que indica el estado de sobreexplotación y la línea punteada en 0,5 corresponde al límite que indica el estado de agotamiento. Línea roja corresponde a las proyecciones realizadas simulando captura especie-específica y la línea azul corresponde a las proyecciones realizadas simulando estrategia de captura multi-especies. Las sombras alrededor de las líneas indican el rango intercuartil de las simulaciones Monte Carlo.

ANEXOS

Impact of trophic interactions on estimates of maximum sustainable yield in demersal stocks targeted by the Southern Chilean fishery (41°28,6'S-57°S)

Ana Arriagada^{1,2}, Sergio Neira*^{1,2}

¹ Universidad de Concepción, Departamento de Oceanografía, COPAS Sur-Austral, Núcleo Milenio INVASAL, Chile.

² Programa de Magíster en Ciencias con Mención en Pesquerías, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

**Corresponding author:* seneira@udec.cl

Submitted to Ecological Modelling Journal

ABSTRACT

The Chilean Fishing and Aquaculture Law mandates that management actions (e.g., annual fishing quotas) must maintain or recover stock biomass to the level that produces the maximum sustainable yield (MSY), which is the maximum catch that can be obtained from a stock in the long-term. However, the use of MSY as management objective or biological reference point (BRP) is strongly criticized because, among other flaws, MSY does not consider species interactions. In Southern Chile (41°28,6' S and 57°S) there

is an important fishery targeting demersal fish stocks, which are interlinked in the food web. We assessed whether including trophic interactions result in differences in MSY-related BRPs, i.e., biomass at MSY (B_{MSY}) and fishing mortality at MSY (F_{MSY}). We built a food web model that consider target stocks and their main prey and predators at the onset of the fishery (late 1970s), using available fishery and ecological data, and the Ecopath with Ecosim software (EwE). The model was fit to time series of relative abundance for the period 1980 to 2015, using fishing mortality rates, vulnerability to predation parameters and environmental variability as forcing factors. The best model, was then used to estimate MSY, B_{MSY} , and F_{MSY} under a single-species fishing strategy with and without considering trophic interactions among functional groups. In addition, we estimated MSY for each stock using F_{MSY} estimated under a single-species catch strategy (only one species captured) and MSY under a multi-species strategy (all species captured simultaneously). According to the AICc, the best model was obtained when fishing mortality, vulnerabilities and primary production anomaly were considered. In this process, 8 vulnerabilities and 3 spline points of primary production anomaly were estimated. The best model improved overall fit in 227% compared to the base line model. Simulations of single-species fishing strategy considering trophic interactions (with compensation) resulted in increased productivity (higher MSY) compared to the simulations without trophic interactions. MSY estimates from the multi-species catch strategy declined with trophic levels of target species. Therefore, including trophic interactions resulted in significant changes in estimates of MSY in Chilean hoki, southern blue whiting, and southern hake.

We conclude that in the multi-species fisheries based on demersal stocks of southern Chile, single-species management based on MSY may not be an optimal management objective because it is not possible to reach and maintain MSY simultaneously in all target species.

Keywords: MSY multi-species, ecosystem MSY, Ecopath with Ecosim, food web model.

1. INTRODUCTION

Since antiquity, fishing has been an important source of food and social organization for our society, then contributing meaningfully to the socio-economic wellbeing of several nations (FAO, 1995, 1997; Cochrane, 2002). Modern fisheries, however, are suffering the impacts of excessive fishing and 31.4% of all fish stocks in the world are either overexploited, depleted or in recovery (FAO, 1997; Cochrane, 2002; FAO, 2016). Therefore, the global consensus is that fisheries need to be managed as to secure their sustainability (FAO, 1995). The concept of maximum sustainable yield (MSY) has been widely used in the field of sustainable use of fishing resources since its conception in 1954 (Schaefer, 1991). MSY corresponds to the maximum yield that can be continuously obtained from a stock. MSY was adopted as management objective by several intergovernmental organizations and international agreements such the United Nations Convention on the Law of the Sea (1982), the UN Fish Stocks Agreement (1995), the Code of Conduct for Responsible Fisheries (1995), and the UN Sustainable Development Summit (2002), among others. The majority of them mandates maintaining or restoring stock biomass to the level generating MSY (Urrutia *et al.*, 2015).

Caddy & Mahon (1995) proposed Biological Reference Points (BRPs), which are values or levels of stock biomass and fishing mortality, to determine the state of the fishery. For example, if a fishery is managed as to maximize catch then MSY is used as target BRP together with the corresponding biomass (B_{MSY}) and fishing levels (F_{MSY}). However, the concept of single-species MSY is strongly criticized because, among other limitations, it disregards trophic interactions among exploited species (Larkin, 1977; Mace, 2001; Punt & Smith, 2001; Guillen *et al.*, 2013). Several studies have approached the impact of considering trophic interactions in the estimation of MSY (May *et al.*, 1979; ICES, 1997; Gislason, 1999; Collie & Gislason, 2001; Collie *et al.*, 2003; Walters *et al.*, 2005; Legovic *et al.*, 2010; Kar & Ghosh, 2013; Zhang *et al.*, 2016). Results indicate that if species interact with other species (as real stocks do), then these interactions need to be considered into catch strategies that exploit all species simultaneously (Board, 2006). Therefore, the catch strategy for a single species captured in an ecosystem where multiple species are caught, should not be determined independently from the interacting or trophically related species.

According to theoretical models, in a predator-prey system with two or three species, the effect of multispecies interactions on MSY-derived BRPs obtained from single-species models showed that i) the per-recruit yield and the spawning biomass can be overestimated when predation impacts on stock production are not taken into account, and (ii) single-species models tend to underestimate recovery time (ICES, 1997). On the other hand, food chain models predict strong compensatory responses for all exploited species, due

to the sum of negative impact of fishing on predators of exploited species and the positive impacts on their prey (Walters *et al.*, 2005). Legovic *et al.* (2010) and Kar & Ghosh (2013) showed that in any predator-prey system the catch to reach MSY in the prey population results in the extinction of predator population. In addition, applying F_{MSY} to any group at trophic level $<k$ in a food chain caused the extinction of all predators located at trophic level $>k$.

The maximum fishing yield obtained when applying F_{MSY} to all target species and their trophic links simultaneously, named MSY multi-species or ecosystem MSY, can be substantially different from single-species MSY (Walters *et al.*, 2005; Board, 2006) (Velasco *et al.*, 2007). This is because some stocks can be more productive when the system is exploited in several trophic levels and competition and predation are reduced, while other stocks can be less productive due to their food source has been removed (Christensen *et al.*, 2005). An alternative to BRPs calculated using single-species models are BRPs calculated with models that explicitly include trophic interactions. The advantage of the latter is that they can predict unwanted ecosystem responses under fishing exploitation that cannot be visualized with single-species models (Hollowed *et al.*, 2000; Fulton & Smith, 2004; Walters *et al.*, 2005). Among existing models used represent aquatic systems, the Ecopath with Ecosim (EwE) modelling approach stands out because its user-friendly environment combined with a well-structured parameterization framework, a balanced conceptual realism, and a novel representation of predator prey interactions (Christensen & Walters, 2004; Plagányi, 2007). EwE is mainly focused in the quantification of trophic flows and interactions among the living components of an ecosystem (Polovina,

1984; Christensen & Pauly, 1992). EwE also allows the study of i) fishing and environmental factors on ecosystems, ii) policy options using economic, social and ecological considerations, iii) the location and impact of marine protected areas, and v) the bioaccumulation of persistent pollutants. Recent versions of the software include a routine that allows the modeler to estimate MSY in a context of multiple species (Walters *et al.*, 2005).

Since year 2013, the goal of the Chilean Fisheries and Aquaculture Law (ChF&AL) is focused on the conservation and sustainable use of living aquatic resources. In addition, the ChF&AL mandates the application of the ecosystem and precautionary approaches into management actions, and the safeguard of marine ecosystems. The law defines the ecosystem approach as the approach that consider the interrelations among predominant species in a specific area. The ChF&AL also mandates that in each fishery annual fishing quotas should maintain or recover stock biomass to B_{MSY} . Nevertheless, all fishing quotas are still set using single-species models and indicators.

In southern Chile ($41^{\circ}28,6'$ S y 57° S), there is an important fishery targeting demersal fish stocks. The target species are southern hake (*Merluccius australis*), hoki (*Macruronus magellanicus*), southern blue whiting (*Micromesistis australis*), kingklip (*Genypterus blacodes*), and skates (family Rajidae). These species exhibit strong trophic interactions and most of them are piscivores predators in adulthood. For example, hoki is the main prey for southern hake, kingklip and hoki adults (cannibalism) (Payá, 1992; Pool *et al.*, 1997; Arancibia *et al.*, 2010; Neira *et al.*, 2014). The fishery initiated in late 1970s and reached maturity in 1980s and 1990s with well-

developed large-scale and small-scale fleets (SUBPESCA, 2011). The small-scale fleet includes boats operating in the inner sea (0 to 5 nautical miles from the shore line), using long-lines. The large-scale fleet encompasses trawlers and long-liner vessels that operates in open sea (5.1 to 80 nautical miles). Each stock is targeted or caught by more than one fleet, and therefore there are important technical interactions.

In year 2018 the stocks of skates, southern hake, southern blue whiting and kinglip were considered as overexploited (i.e., $B_{Limit} < B_{2018} < B_{MSY}$), while the stock hoki were considered collapsed (i.e., $Biomass_{2018} < B_{Limit}$). When the biomass of a stock is below B_{MSY} , the ChF&AL mandates management actions to recover stock biomass to B_{MSY} . Considering the trophic and technical interactions described above, there is concern that a management system based on single-species BRPs may not be precautionary nor consider the ecosystem approach requested by the ChF&AL and global agreements. Therefore, in this paper we evaluate whether trophic interactions affect estimates of MSY in target species of the southern Chilean demersal fishery. For this we use ecosystem modelling and simulations conducted with EwE.

2. METHODOLOGY

2.1. Study area and period

We built a trophic model for the study area representing the onset conditions of the southern Chilean demersal fishery, e.g., year 1980. The study area comprises the inner and open waters between 41°28,6'S and 57°00'S, and

from the coast line to 80 nautical miles westward. The total surface area is about 290 thousand km² (Figure 1).

2.2. Mathematical model and functional groups

The model considered eleven functional groups, including all trophic levels in the ecosystem from primary producers to top predators (Table 1). The model was focused on the dynamics of the main target species in the study area (southern hake, hoki, southern blue whiting, kingklip, and skates) as well as their prey and predators.

We used the Ecopath with Ecosim software (Polovina & Ow, 1985; Christensen & Pauly, 1992; Walters *et al.*, 1997; Pauly *et al.*, 2000; Walters *et al.*, 2000) as modelling platform. EwE is based on two main assumptions: (1) the production of each functional group in the model is balanced by predation, exports, and mortalities, and (2) the consumption of each group is balanced by production, respiration and unassimilated food (i.e., mass-balance). The mathematical expressions are:

$$P_i = Y_i + B_i M2_i + E_i + BA_i + M0_i \quad (1)$$

where P_i is the total production of group i ; Y_i is the catch of i ; $M2_i$ is predation mortality of i ; B_i is total biomass of i ; E_i is the migration rate; BA_i is the accumulation of biomass of i ; $M0_i = P_i(1 - EE_i)$ is the other mortality rate (those independent from predation and catches). Equation (1) can be rearranged as:

$$B_i(P/B)_i - \sum_{j=1}^n B_j \left(\frac{Q}{B}\right)_i DC_{ji} - \left(\frac{P}{B}\right)_i B_i(1 - EE_i) - Y_i - E_i - BA_i = 0 \quad (2)$$

where $(P/B)_i$ is production to biomass rate, $(Q/B)_i$ is consumption to biomass rate and DC_{ji} is the fraction of prey i in the diet of predator j .

The mass-balance for each group is given by the following equation:

$$Q = P + R + U \quad (3)$$

where Q is consumption, P is production, R is respiration and U is unassimilated food.

The temporal dynamics of the biomass of each i is defined by the following equation:

$$\frac{dB_i}{dt} = g_i \sum_{j=1}^n c_{ji}(B_i, B_j) - M0_i B_i - F_i B_i - \sum_{j=1}^n c_{ij}(B_i, B_j) \quad (4)$$

where $\frac{dB_i}{dt}$ is the rate of change in the biomass of group i in time interval t ; g_i is the net growth efficiency (P/Q) for group i ; $c_{ji}(B_i, B_j)$ is the function that predicts the consumption of prey i by predator j ; $M0_i$ is other mortalities of i ; and F_i is the fishing mortality rate of i . This model allows temporal simulations to evaluate the effects of forcing functions on the biomass of one or more functional groups.

The consumption $c_{ji}(B_i, B_j)$ is using the concept of “foraging arena”, such B_i is split in two fractions: a vulnerable biomass (V_{ij}) and invulnerable biomass ($B_i - V_{ij}$). In this sense, a transference rate (v_{ij}) among V_{ij} and $B_i - V_{ij}$ is defined to represent the maximum predation rate that predator j can exert on prey i . The equation is:

$$\frac{dV_{ij}}{dt} = v_{ij}(B_i - V_{ij}) - v_{ij}V_{ij} - a_{ij}V_{ij}B_j \quad (5)$$

where a_{ij} is the effective search rate of predator j on prey i , and v_{ij} is the vulnerability that represents the degree of predation mortality in a prey caused by the increase in the biomass of a predator.

Tables 2 and 3 present the input parameters for each functional group in the model, while the source of information for each parameter is shown in Table 4.

2.3. Fitting the model to time series

In EwE, predator-prey interactions are moderated by the behavior of preys to limit their exposure to predation. So the patterns of biomass flows can show bottom-up or top-down control (Walters *et al.*, 2000). By conducting repeated simulations, EwE allows fitting predicted biomasses by the model to time series of observed data using fishing mortality, vulnerability parameters, and primary production anomalies. In this way, the differences between model predictions and observations are minimized.

According to Heymans *et al.* (2016), the best practice to fit an EwE model to data series is by using the method of statistical hypothesis testing described by Mackinson *et al.* (2009) and refined by Tomczak *et al.* (2012), Mackinson (2014) and Alexander *et al.* (2015). This procedure, automatized by Scott *et al.* (2016) and integrated in the software, is based on the calculation of a sum of squares (SS) and the Akaike information criterion (AIC) (Akaike, 1974).

The automatized fitting procedure by Scott *et al.* (2016) parameterizes and compares eight alternative hypothesis (see Alexander *et al.* (2015): i) base line (projection of the model without fishing and without changes in v_s or primary production anomaly; ii) base line and changes in vulnerabilities; iii) base line and changes in primary production anomaly; iv) base line and changes in vulnerabilities and changes in primary production anomaly; v) fishing (excluding changes in vulnerabilities and changes in primary production anomaly); vi) fishing and changes in vulnerabilities; vii) fishing and changes in primary production anomaly; y viii) fishing, changes in vulnerabilities and changes in primary production anomaly.

The maximum number of parameters that can be estimated (m) is calculated from the total number of time series considered (i.e., relative biomass, total mortality, catch and average weight) (Christensen *et al.*, 2008). It is assumed that time series are independent, but data points in each time series are not (Scott *et al.*, 2016). The fitting procedure calculates the total number of iterations for each hypothesis by calculating all combinations of the estimated number of parameters (K) as function of m and/or the maximum number of spline points. For example, if $m = 3$, for hypothesis “base line and changes in v_s ” the procedure would calculate 3 iterations where the value of K will be 1, 2 y 3 in each iteration (Scott *et al.*, 2016).

The hypothesis with the lower AIC is the best fit of the model to data using the lower number of parameters. AIC is defined as:

$$AIC = n * \log(\min SS/n) + 2K \quad (6)$$

where n is the total number of observations, $minSS$ is the minimum SS calculated by the algorithm.

In addition, the procedure also calculates AICc (Burnham & Anderson, 2004), which is a second order correction for small sample sizes. AICc is defined as:

$$AICc = AIC + 2K * (K - 1)/(n - K - 1) \quad (7)$$

The fitting procedure calculates these values for each iteration and identifies the best option for the iteration with the lowest AICc value.

2.4. Data used in model fitting

The calibration considered 5 data series of fishing mortality to force the model, and to estimate SS we used 5 data series of catch and 7 data series of relative biomass (Table A.1). This procedure allowed to estimate a maximum of 11 parameters among vulnerabilities and/or spline points for primary production. Therefore, it was possible to estimate from 2 to 11 spline points, 11 vulnerabilities or a combination of both.

Biomass time series for each target stock was obtained from stock assessments for the period 1980-2015, conducted by the Chilean Institute of Fisheries (IFOP). Catch data for hoki and southern hake for the same period, were estimated by considering official landings plus estimates of unreported/underreported catch (Arancibia *et al.*, 2017; Payá *et al.*, 2017). For the other species, and in absence of further information, we assumed that catch was equal to official landings. Official landings (by species and year)

from 1980 to 2015 were collected from the official statistics of the Chilean fisheries Service (SERNAPESCA). Fishing mortality series for the period 1980-2015 were obtained from estimates informed by IFOP for the assessment of southern blue whiting, skates and kingklip. In the cases of southern austral hake and hoki, fishing mortality was estimated as the ratio catch/biomass.

2.5. Estimation of MSY and biological reference points

EwE incorporates a routine that allows the estimation of MSY, F_{MSY} and B_{MSY} . This can be done under a fishing strategy of catching one species at time (single-species) and for two conditions: i) the biomass of all other functional groups in the model are kept static during the simulation period, so they do not respond to changes in the biomass of target species (i.e. trophic interactions are suppressed), and ii) the biomass of all functional groups in the model respond dynamically to the changing biomass of target species (i.e., trophic interactions are considered). In addition, for F_{MSY} estimated in both cases, EwE allows to estimate MSY in each target species under a fishing strategy where all target species are caught simultaneously at their corresponding F_{MSY} (MSY multi-species). Following Walters *et al.* (2005), estimates of MSY, F_{MSY} and B_{MSY} were obtained by simulating a step-by-step (50 steps) increase in fishing mortality values (F , year⁻¹). Each simulation was run for 100 years then allowing groups' biomass to return to equilibrium conditions.

Unfortunately, this routine lacks the capacity to determine the uncertainty around estimates of MSY. Therefore, we used Monte Carlo simulations (MC)

to estimate BRPs with a measure of uncertainty. MC is a widely used method to evaluate uncertainty around estimations (Haddon, 2010). In this case, we randomly selected a set of 30 equally probable values for the parameter B based on the variation coefficient informed in the data source for each target species (Table 4). With these values, we built 30 alternative models that were used to establish a probability distribution for each BRP.

3. RESULTS

3.1. Model fit

According to the AICc, the best model was obtained when fishing mortality, vulnerabilities and primary production anomaly were considered (Table 5). In this process, 8 vulnerabilities and 3 spline points of primary production were estimated. The best model improved overall fit in 227% compared to the base line model. Figure 2 shows the best fit of the model to data series of biomass and landings of target species from 1980 to 2015. The vulnerabilities estimated during the fitting procedure are shown in Table 6, while the anomaly in primary production is shown in Figure 3.

The fitted model reproduced appropriately the biomass trends (although not the magnitude) in southern blue whiting, skates and southern hake between 1995 y 2015 (Figure 2). In the case of kingclip and hoki, the predicted biomass trends disagreed with the observed trends (Figure 2). The model overestimated the biomass of hoki and underestimated the biomass of kingclip (Figure 2). On the other hand, the model reproduced adequately the observed catches in austral hake and southern blue whiting between 1980 and

1995. From 1996 onwards the model overestimated the catch in southern hake and underestimated the catches in southern blue whiting (Figure 2). In the case of kingklip, the model failed to reproduce the observed catches data from 1980 to 1990, but prediction improved for the period 1991 to 2015 (Figure 2). The model overestimated the catches/landings in skates and hoki during the most of the series (Figure 2).

3.2. Impact of trophic interactions on BRPs

EwE estimates for F_{RMS} , B_{RMS} , and MSY for each target species, with and without considering trophic interactions, are shown in Table 7 and Figure 4. In southern blue whiting, hoki and southern hake, BRPs (F_{MSY} , B_{MSY} and MSY) estimated considering trophic interactions were significantly higher than those where interactions were suppressed. In the case of kingklip, B_{MSY} was lower when trophic interactions were included, while F_{MSY} and B_{MSY} were significantly higher. There were no noticeable differences in BRPs for skates (Table 7).

Figure 5 shows long-term changes in the biomass of target species under fishing exploitation at F_{RMS} and the impacts of this exploitation on other functional groups. The biomass of functional groups was more sensitive to exploitation in hoki, southern blue whiting and hake, and less sensitive to exploitation in kingklip and skates. The decline in biomass of hoki resulted in an increase in the biomass of kingklip and skate, and a decline in the biomass of southern hake (Figure 5). The decline in the biomass of southern blue whiting resulted in a decline in the biomass of “other demersal fish” and an increase in the biomass of all other functional groups (Figure 5). On the

other hand, the decline in the biomass of southern hake resulted in a decline in the biomass of southern blue whiting, other demersal fish, pelagic fish, and an increase in the biomass of all other functional groups (Figure 5).

Figure 6 shows the ratio RMS multi-species to RMS single-species for target species according to their trophic level. In hoki and southern blue whiting, the multi-species catch strategy resulted in higher yield compared to single-species strategy (Figure 6). The opposite was observed in the case of southern hake, which is located at higher trophic level compared to hoki and southern blue whiting (Figure 6). In the case of skates and kingclip, the ratio RMS multi-species to RMS single-species was close to 1 (Figure 6). For hoki, southern blue whiting, and southern hake the results were similar when using values of F_{MSY} estimated with/without considering trophic interactions.

The MC simulations showed that the response of each species in the 30 simulations showed a uniform and stable pattern (Figure 4). According to the interquartile range, the estimations of MSY were more sensitive to changes in the initial biomass of southern blue whiting, skates and hoki. On the other and, the more precise estimations were found in kingclip and southern hake (Figure 4).

4. DISCUSSION

Results indicated that trophic interactions affected estimates of MSY-derived BRPs in target species of the southern demersal fishery of Chile. In the single-species catch strategy that considered the trophic interactions in the

estimation of BRPs, the productivity (MSY) of target species increased (except in skates) compared to the situation that suppressed trophic interactions (Figure 4, Table 7). The above could be explained by direct and indirect compensatory responses that occur through the food web under changes in the abundance of target species. In the case of southern hake, the compensatory response is likely direct due to the increase in prey biomass (hoki and southern blue whiting). In the case of kingklip, the response could be related to the decline in the abundance of prey and predators. In southern hake and hoki, the compensatory responses are direct (related to increase in prey and decline in predators) and indirect (decline in competitors). In hoki, there were also compensatory responses related to the decline in adult biomass that resulted in lower cannibalism. The Analysis of 11 marine ecosystems conducted by Walters *et al.* (2005) and in the Mille Lacs Lake ecosystem by Kumar *et al.* (2017) inform similar results. In those studies, independently of the trophic level occupied by target species, the compensatory effects in the food chain increased instead of decreased the productivity of stocks.

The single-species catch strategy simulated by applying F_{RMS} to each target species in the long-term, revealed direct and indirect trophic impacts in the biomass of other functional groups (Figure 5). The main impacts were observed when we simulated fishing on hoki, southern blue whiting, and southern hake; fishing on kingklip and skates were less important. The strong ecosystem impacts arising from the exploitation of hoki and southern blue whiting are related to their position as consumers of intermediate trophic level (Table 2) and their important role as prey for southern hake (Table 3)

(Payá, 1992; Pool *et al.*, 1997; Arancibia *et al.*, 2010). On the other hand, the trophic impacts of southern hake are explained by its role as predator of high trophic level (Table 2) rather than as prey (Payá, 1992; Pool *et al.*, 1997).

MSY values estimated by applying simultaneously F_{RMS} to all target species varied significantly with respect to the single-species catch strategy (Figure 6). Although an inversely proportional association between yield and trophic levels was expected (e.g., increasing yields at lower trophic levels at the expense of yields at higher trophic levels), Walters *et al.* (2005) indicate that this pattern is rather variable and clearer in more complex models. In the model representing the southern zone of Chile, the multi-species catch strategy for hoki and southern blue whiting resulted in catches at F_{RMS} of 50% and 100% higher than the single-species, respectively. However, this strategy also resulted in a 50% decline in the catch of southern hake. These results suggest that trophic interactions in combination with fishing rates at F_{RMS} under a multi-species strategy could result in different MSY levels in hoki, southern blue whiting and southern hake compared to MSY in the single-species assessment.

Our food web model is of course a simplification of reality and just like any other model is affected by uncertainty (Steenbeek *et al.*, 2018). Input data and model structure are likely the main sources of uncertainty affecting our model (Chagaris *et al.*, 2015). Data uncertainty arise from the scarcity in basic estimates of abundance, production, consumption and diets for skates and non-target species such other demersal and other pelagic fish. Structural uncertainty, on the other hand, is function of the number of functional groups

included in the model, their interactions, and the environmental forcing factors selected, among other aspects (Chagaris *et al.*, 2015). It has been observed that higher complexity (more groups and interactions) results in higher uncertainty, making model dynamics and predictions harder to interpret (Pinnegar *et al.*, 2005). On the other hand, considering only a few functional groups result in models with unrealistic behavior (Fulton *et al.*, 2003; Pinnegar *et al.*, 2005). Therefore, complexity of our model arose from a compromise between realism, interpretation and use. In this sense, our model should be complemented as new research is developed in the ecosystems of southern Chile.

Ecosim simulations did not consider the spatial dimension nor environmental variables that may have an impact on MSY estimates, but this is true for many ecological models. In this regard, Kumar *et al.* (2017) concluded that estimates of MSY differ under changing environmental conditions affecting the productivity of the exploited species and/or when the fishing on predators affect the compensatory response of prey. The latter authors suggest that BRPs should be re-evaluated or re-estimated if environmental conditions, the abundance of predators or community structure change. We strongly advise future studies to explore the impacts of fishing policies such MSY using spatially-explicit models such Ecospace (Walters *et al.*, 1999).

Our analysis, together with previous studies, indicate that single-species management is not correct since it cannot consider trophic impacts and compensatory response among different target species.

5. CONCLUSION

We conclude that in multi-species fisheries with important chain-like trophic interactions, such the case of southern blue whiting, hoki and southern hake in southern Chile, it is not possible to reach and maintain MSY simultaneously in all target species. This is because the appropriation of the potential production of species at higher trophic levels (i.e. southern hake) when fishing on their prey (i.e., hoki and southern blue whiting), and the weakening of natural compensatory responses. Therefore, MSY is not the right management objective in multi-species fisheries with important trophic interactions among target species. For these cases other management objective (and reference points should be used) (Shin *et al.*, 2010).

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to funding from COPAS Sur-Austral AFB17006, CONICYT PIA PFB31 and Núcleo Millenio INVASAL.

REFERENCIAS

- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19(6), 716-723. doi: 10.1109/tac.1974.1100705
- Alexander, K., Heymans, J., Magill, S., Tomczak, M., Holmes, S., & Wilding, T. (2015). Investigating the recent decline in gadoid stocks in the west of Scotland shelf ecosystem using a foodweb model. *ICES*

Journal of Marine Science, 72(2), 436-449. doi:
10.1093/icesjms/fsu149

Arancibia, H., Neira, S., Barros, M., Gática, C., Zúñiga, M., Alarcón, R., & Acuña, E. (2010). Formulación e implementación de un enfoque multiespecífico de evaluación de stock en recursos demersales de la zona sur austral – Fase I (pp. 303). Universidad de Concepción / Instituto de Investigación Pesquera VIII Región S.A.: Informe Final Proyecto FIP 2008-23.

Arancibia, H., Robotham, H., Alarcón, R., Barros, M., Santis, O., & Sagua, C. . (2017). Informe Final Corregido Proyecto FIP N° 2015-45. Metodología para la Estandarización de Capturas Totales Anuales Históricas. Casos de Estudio: Pesquerías Merluza Común y Merluza del Sur (pp. 207). Universidad de Concepción,.

Board, O. (2006). *Dynamic changes in marine ecosystems fishing, food webs and future options*. Washington, D.C. :: National Academies Press.

Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2004). Multimodel inference - understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research*, 33(2), 261-304. doi: 10.1177/0049124104268644

Caddy, J. F., & Mahon, R. (1995). *Reference points for fisheries management* (Vol. 374): Food and Agriculture Organization of the United Nations Rome.

Cochrane, K. L. (2002). *A fishery manager's guidebook: management measures and their application*: Food & Agriculture Org.

Collie, J. S., & Gislason, H. (2001). Biological reference points for fish stocks in a multispecies context. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(11), 2167-2176. doi: 10.1139/cjfas-58-11-2167

- Collie, J. S., Gislason, H., & Vinther, M. (2003). Using AMOEBA's to display multispecies, multifleet fisheries advice. *Ices Journal of Marine Science*, 60(4), 709-720. doi: 10.1016/s1054-3139(03)00042-0
- Contreras, F., Adasme, L., & Céspedes, R. (2015a). Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales al año 2016: Merluza de tres aletas al sur del paralelo 47°S, 2016. Informe de Estatus (pp. 62). Instituto de Fomento Pesquero, IFOP, Valparaíso. Chile.
- Contreras, F., Chong, L., & Céspedes, R. (2015b). Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales 2016: Congrio dorado, 2016. Informe de Estatus (pp. 87). Instituto de Fomento Pesquero, IFOP, Valparaíso. Chile.
- Contreras, F. J., & Quiroz, J. C. (2018a). Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales al año 2018: Congrio dorado, 2018. Informe 3 consolidado (pp. 156). Instituto de Fomento Pesquero, IFOP, Valparaíso, Chile.
- Contreras, F., & Quiroz, J. C. (2018b). Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales al año 2018: Merluza de tres aletas, 2018. Informe 3 consolidado (pp. 110). Instituto de Fomento Pesquero, IFOP. Valparaíso, Chile.
- Chagaris, D. D., Mahmoudi, B., Walters, C. J., & Allen, M. S. (2015). Simulating the Trophic Impacts of Fishery Policy Options on the West Florida Shelf Using Ecopath with Ecosim. *Marine and Coastal Fisheries*, 7(1), 44-58. doi: 10.1080/19425120.2014.966216
- ChF&AL. Chilean Fisheries and Aquaculture Law. Law No.18.892 of 1989 and its modifications, Laws No.19.079 and 19.080 both of 1991, Law

No. 20.657 of 2013. In Spanish "Ley General de Pesca y Acuicultura (LGPA)". available on: <http://bcn.cl/1ux3s>.

Chong, J. V., Aguayo, M., & Payá, I. (2007). Estimación de edad, crecimiento y mortalidad natural de la merluza de cola, *Macruronus magellanicus* Lönnberg, 1907 (Macruronidae, Gadiformes) en el Océano Pacífico Suroriental. *Revista de biología marina y oceanografía*, 42, 311-333.

Christensen, V., & Pauly, D. (1992). ECOPATH-II - A software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling*, 61(3-4), 169-185. doi: 10.1016/0304-3800(92)90016-8

Christensen, V., & Walters, C. J. (2004). Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling*, 172(2-4), 109-139. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2003.09.003

Christensen, V., Walters, C., Pauly, D., & Forrest, R. (2008). Ecopath with ecosim version 6. *Lenfest Ocean Futures Project*, 1-235.

Christensen, V., Walters, C., & Pauly, D. (2005). *Ecopath with Ecosim: A User's Guide* Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver.

Espíndola, F., Canales, C., & Garcés, E. (2015). Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales al año 2016: Raya volantín regiones VII a XII, 2016. Informe de Estatus (pp. 76). Instituto de Fomento Pesquero, IFOP, Valparaíso. Chile.

FAO. (1995). Code of Conduct for Responsible Fisheries. Rome, Italy: <http://www.fao.org/docrep/005/v9878e/v9878e00.HTM>.

- FAO. (1997). Technical Guidelines for Responsible Fisheries. Rome, Italy: <http://www.fao.org/docrep/003/w4230e/w4230e00.htm>
- FAO. (2016). El estado mundial de la pesca y la acuicultura 2016. Contribución a la seguridad alimentaria y la nutrición para todos (pp. 224). Roma.
- Fulton, E., & Smith, A. (2004). *Lessons Learnt from a Comparison of three Ecosystem Models for Port Phillip Bay, Australia* (Vol. 26).
- Fulton, E., Smith, A., & Johnson, C. (2003). Effect of complexity on marine ecosystem models. *Marine Ecology Progress Series*, 253, 1-16.
- Gislason, H. (1999). Single and multispecies reference points for Baltic fish stocks. *Ices Journal of Marine Science*, 56(5), 571-583. doi: 10.1006/jmsc.1999.0492
- Guillen, J., Macher, C., Merzereaud, M., Bertignac, M., Fifas, S., & Guyader, O. (2013). Estimating MSY and MEY in multi-species and multi-fleet fisheries, consequences and limits: an application to the Bay of Biscay mixed fishery. *Marine Policy*, 40, 64-74. doi: 10.1016/j.marpol.2012.12.029
- Haddon, M. (2010). *Modelling and quantitative methods in fisheries*: CRC press.
- Heymans, J. J., Coll, M., Link, J. S., Mackinson, S., Steenbeek, J., Walters, C., & Christensen, V. (2016). Best practice in Ecopath with Ecosim food-web models for ecosystem-based management. *Ecological Modelling*, 331, 173-184. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2015.12.007
- Hollowed, A. B., Bax, N., Beamish, R., Collie, J., Fogarty, M., Livingston, P., . . . Rice, J. C. (2000). Are multispecies models an improvement on

single-species models for measuring fishing impacts on marine ecosystems? *Ices Journal of Marine Science*, 57(3), 707-719. doi: 10.1006/jmsc.2000.0734

ICES. (1997). Multispecies considerations in the development and provision of precautionary advice – report from the 1997 meeting of the Multispecies Assessment Working Group. Prepared by J. Rice. ICES CM 1997/V: 2.

Kar, T. K., & Ghosh, B. (2013). Impacts of maximum sustainable yield policy to prey-predator systems. *Ecological Modelling*, 250, 134-142. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2012.11.015

Kumar, R., Pitcher, T. J., & Varkey, D. A. (2017). Ecosystem approach to fisheries: Exploring environmental and trophic effects on Maximum Sustainable Yield (MSY) reference point estimates. *Plos One*, 12(9). doi: 10.1371/journal.pone.0185575

Larkin, P. A. (1977). An epitaph for the concept of maximum sustained yield. *Transactions of the American fisheries society*, 106(1), 1-11.

Leal, E., & Oyarzún, C. (2002). Parametros biológico-pesqueros de reineta *Brama australis* Valenciennes 1837 en la zona de pesca de Lebu (37°37's.-73°40'w), Chile. *Gayana (Concepción)*, 66, 231-235.

Legovic, T., Klanjscek, J., & Gecek, S. (2010). Maximum sustainable yield and species extinction in ecosystems. *Ecological Modelling*, 221(12), 1569-1574. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2010.03.024

Mace, P. M. (2001). A new role for MSY in single-species and ecosystem approaches to fisheries stock assessment and management. *Fish and Fisheries*, 2(1), 2-32. doi: 10.1046/j.1467-2979.2001.00033.x

- Mackinson, S. (2014). Combined analyses reveal environmentally driven changes in the North Sea ecosystem and raise questions regarding what makes an ecosystem model's performance credible? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 71(1), 31-46. doi: 10.1139/cjfas-2013-0173
- Mackinson, S., Daskalov, G., Heymans, J. J., Neira, S., Arancibia, H., Zetina-Rejon, M., . . . Shannon, L. (2009). Which forcing factors fit? Using ecosystem models to investigate the relative influence of fishing and changes in primary productivity on the dynamics of marine ecosystems. *Ecological Modelling*, 220(21), 2972-2987. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2008.10.021
- May, R. M., Beddington, J. R., Clark, C. W., Holt, S. J., & Laws, R. M. (1979). Management of multispecies fisheries. *Science*, 205(4403), 267-277.
- Neira, S., & Arancibia, H. (2004). Trophic interactions and community structure in the upwelling system off Central Chile (33-39 degrees S). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 312(2), 349-366. doi: 10.1016/j.jembe.2004.07.011
- Neira, S., Arancibia, H., Barros, M., Castro, L., Cubillos, L., Niklitschek, E., & Alarcón, R. (2014). Rol ecosistémico de sardina austral e impacto de su explotación sobre la sustentabilidad de otras especies de interés. Informe Final Proyecto FIP 2012-15. Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- Ojeda, V., & Aguayo, M. (1986). Edad y crecimiento en (*Merluccius australis*) (Gadiformes, merlucciidae). *Investigación Pesquera*, 33, 47:59.
- Ojeda, V., Cerna, F., Chong, J., Aguayo, M., & Payá, I. (1998). Estudio de crecimiento y construcción de claves talla edad de merluza de tres

aletas y merluza de cola. Informes Técnicos FIP. FIP/IT N° 97-15. (pp. 131). Instituto Fomento Pesquero.

Pauly, D., Christensen, V., & Walters, C. (2000). Ecopath, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *Ices Journal of Marine Science*, 57(3), 697-706. doi: 10.1006/jmsc.2000.0726

Payá, I. (2018). Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales al año 2018: Merluza de cola, 2018. Informe 3 consolidado (pp. 208). Instituto de Fomento Pesquero, IFOP. Valparaíso, Chile.

Payá, I., Céspedes, R., Ojeda, V., González, J., & Lillo, S. (2015). Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales al año 2016: Merluza de cola, año 2016. Informe de Estatus (pp. 99). Instituto de Fomento Pesquero, IFOP, Valparaíso. Chile.

Payá, I., Céspedes, R., Ojeda, V., González, J., & Lillo, S. (2017). Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales al año 2017. Merluza de cola, año 2017. Documento consolidado (pp. 115). Instituto de Fomento Pesquero, IFOP.

Payá, I. (1992). The diet of Patagonian hake *Merluccius australis polylepis* and its daily ration of Patagonian grenadier *Macrouronus magellanicus*. *South African Journal of Marine Science* June 1992, 753-760. doi: 10.2989/02577619209504739

Pérez, M. C., Gálvez, P., Garcés, E., & González, J. (2018). Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales, 2018: Raya volantín, 2018 (pp. 157). Instituto de Fomento Pesquero, IFOP. Valparaíso, Chile.

- Pinnegar, J. K., Blanchard, J. L., Mackinson, S., Scott, R. D., & Duplisea, D. E. (2005). Aggregation and removal of weak-links in food-web models: system stability and recovery from disturbance. *Ecological Modelling*, 184(2-4), 229-248. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2004.09.003
- Pizarro, G., Astoreca, R., Montecino, V., Paredes, M. A., Alarcón, G., Uribe, P., & Guzmán, L. (2005). Patrones espaciales de la abundancia de la clorofila, su relación con la productividad primaria y la estructura de tamaños del fitoplancton en julio y noviembre de 2001 en la región de Aysén (43° - 46° S). *Ciencia y Tecnología del Mar*, 28(2), 0.
- Plagányi, E. (2007). *Models for an ecosystem approach to fisheries*. FAO Fisheries Technical Paper. No. 477. Rome, FAO.
- Polovina, J. J. (1984). An overview of the ECOPATH model. *Fishbyte*, 2(2), 5-7.
- Polovina, J. J., & Ow, M. D. (1985). An approach to estimating an ecosystem box model. *Fishery Bulletin*, 83(3), 457-460.
- Pool, H., Balbontín, F., Montenegro, C., Cortés, N., & Arriaza, M. (1997). Interacciones tróficas en recursos demersales en la zona sur-austral (pp. 131). Inf. Téc. FIP-IT/94-32.
- Punt, A. E., & Smith, A. D. M. (2001). *The gospel of maximum sustainable yield in fisheries management: birth, crucifixion and reincarnation* (J. Reynolds Ed.): Cambridge, U.K., Cambridge University Press.
- Quiroga, E., Quiñones, R., Palma, M., Sellanes, J., Gallardo, V. A., Gerdes, D., & Rowe, G. (2005). Biomass size-spectra of macrobenthic communities in the oxygen minimum zone off Chile. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 62(1), 217-231. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2004.08.020>

- Quiroz, J. C., Ojeda, V., Chong, L., Lillo, S., & Céspedes, R. (2015). Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales 2016: Merluza del sur, 2016. Informe de Estatus (pp. 71). Instituto de Fomento Pesquero, IFOP, Valparaíso. Chile.
- Quiroz, J. C., Pérez, M. C., Ojeda, V., Chong, L., Lillo, S., & Céspedes, R. (2018). Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales año 2018: Merluza del sur, 2018. Informe 3 consolidado (pp. 175). Instituto de Fomento Pesquero, IFOP. Valparaíso, Chile.
- Quiroz, J. C., & Wiff, R. (2005). Demographic analysis and exploitation vulnerability of beaked skate (*Dipturus chilensis*) off the Chilean austral zone. *ICES CM*, 19.
- Scott, E., Serpetti, N., Steenbeek, J., & Heymans, J. J. (2016). A Stepwise Fitting Procedure for automated fitting of Ecopath with Ecosim models. *SoftwareX*, 5, 25-30. doi: <https://doi.org/10.1016/j.softx.2016.02.002>
- Schaefer, M. B. (1991). Some aspects of the dynamics of populations important to the management of the commercial marine fisheries. *Bulletin of Mathematical Biology*, 53(1-2), 253-279. doi: 10.1007/bf02464432
- SERNAPESCA. (1980). Anuario estadístico de pesca 1980. Ministerio de Economía, Fomento y Turismo, Gobierno de Chile.
- Shin, Y., Shannon, L. J., Bundy, A., Coll, M., Aydin, K., Bez, N., . . . Cury, P. M. (2010). Using indicators for evaluating, comparing, and communicating the ecological status of exploited marine ecosystems. 2. Setting the scene. *ICES Journal of Marine Science*, 67(4), 692-716. doi: 10.1093/icesjms/fsp294

- Steenbeek, J., Corrales, X., Platts, M., & Coll, M. (2018). Ecosampler: A new approach to assessing parameter uncertainty in Ecopath with Ecosim. *SoftwareX*, 7, 198-204. doi: <https://doi.org/10.1016/j.softx.2018.06.004>
- SUBPESCA. (2011). Pesquería Demersal Austral y capturas como fauna acompañante. Informe Técnico (R. Pesq.) N° 158/2011 (pp. 9). Subsecretaría de Pesca y Acuicultura, Valparaíso. Chile.
- Tomczak, M. T., Niiranen, S., Hjerne, O., & Blenckner, T. (2012). Ecosystem flow dynamics in the Baltic Proper-Using a multi-trophic dataset as a basis for food-web modelling. *Ecological Modelling*, 230, 123-147. doi: [10.1016/j.ecolmodel.2011.12.014](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.12.014)
- Urrutia, O., Parra, R., & Bermúdez, J. (2015). Recuperación de pesquerías: Análisis de experiencias comparadas (pp. 153). Ediciones Universitarias de Valparaíso: Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Chile.
- Velasco, G., Araújo, J., Castello, J., & Oddone, M. C. (2007). Exploring MSY strategies for elasmobranch fishes in an ecosystem perspective. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 2, 163-178.
- Walters, C., Christensen, V., & Pauly, D. (1997). Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 7(2), 139-172. doi: [10.1023/a:1018479526149](https://doi.org/10.1023/a:1018479526149)
- Walters, C. J., Christensen, V., Martell, S. J., & Kitchell, J. F. (2005). Possible ecosystem impacts of applying MSY policies from single-species assessment. *Ices Journal of Marine Science*, 62(3), 558-568. doi: [10.1016/j.icesjms.2004.12.005](https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2004.12.005)

- Walters, C., Pauly, D., & Christensen, V. (1999). Ecospace: Prediction of mesoscale spatial patterns in trophic relationships of exploited ecosystems, with emphasis on the impacts of marine protected areas. *Ecosystems*, 2(6), 539-554. doi: 10.1007/s100219900101
- Walters, C., Pauly, D., Christensen, V., & Kitchell, J. F. (2000). Representing density dependent consequences of life history strategies in aquatic ecosystems: EcoSim II. *Ecosystems*, 3(1), 70-83. doi: 10.1007/s100210000011
- Wiff, R., Ojeda, V., & Quiroz, J. C. (2007). Age and growth in pink cusk-eel (*Genypterus blacodes*) off the Chilean austral zone: evaluating differences between management fishing zones. *Journal of Applied Ichthyology*, 23(3), 270-272. doi: 10.1111/j.1439-0426.2007.00854.x
- Wiff, R., Roa-Ureta, R. H., Borchers, D. L., Milessi, A. C., & Barrientos, M. A. (2015). Estimating consumption to biomass ratio in non-stationary harvested fish populations. *PloS one*, 10(11), e0141538.
- Zhang, C. L., Chen, Y., & Ren, Y. P. (2016). An evaluation of implementing long-term MSY in ecosystem-based fisheries management: Incorporating trophic interaction, bycatch and uncertainty. *Fisheries Research*, 174, 179-189. doi: 10.1016/j.fishres.2015.10.007

Figures

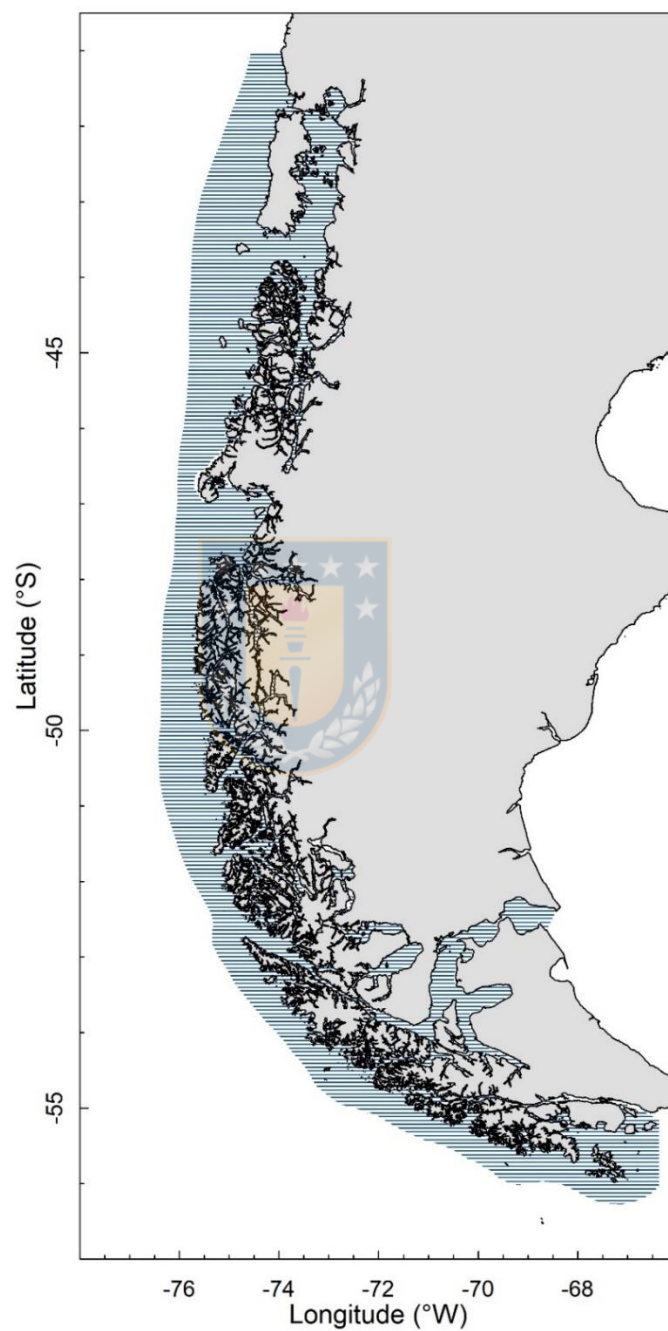


Figure 1. Study area southern zone of Chile ($41^{\circ}28,6'S$ y $57^{\circ}00'S$).

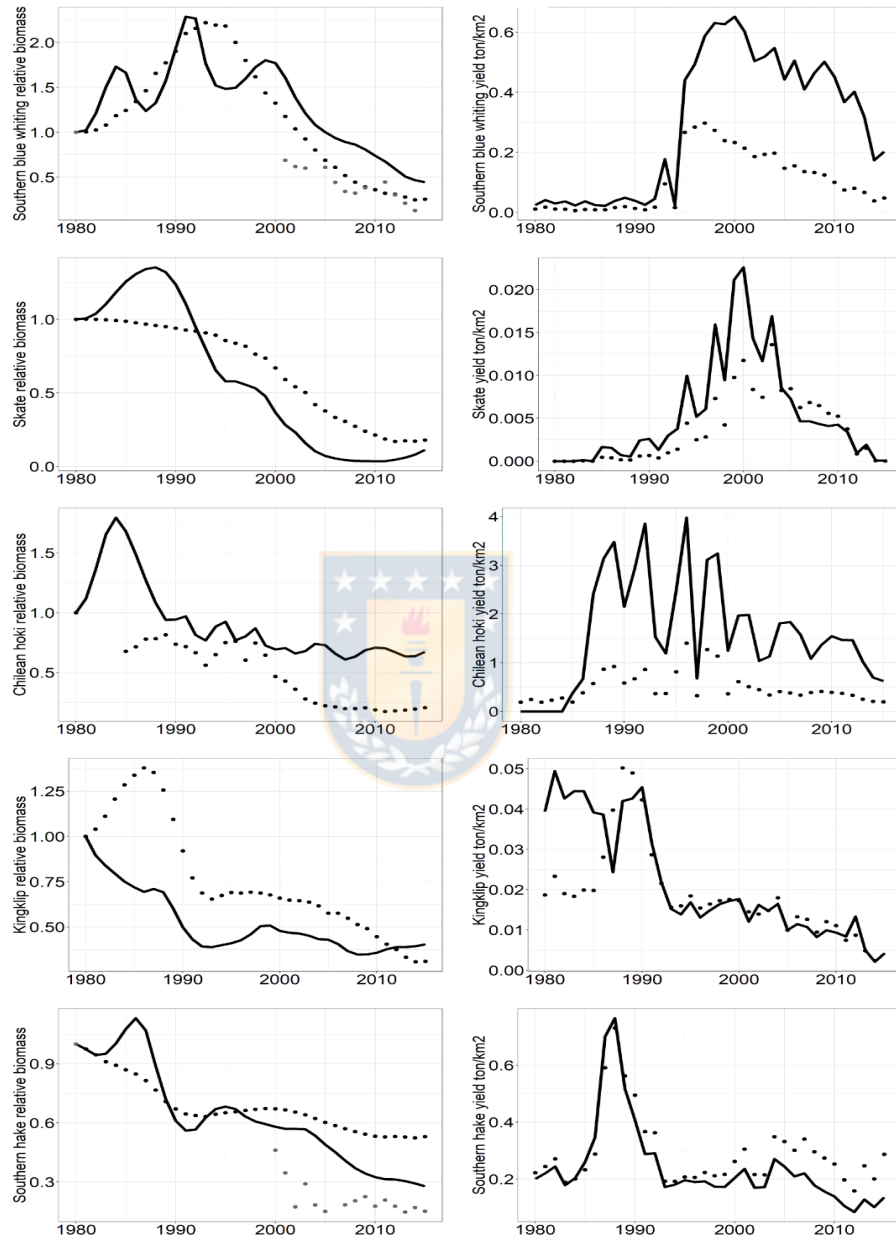


Figure 2. Ecosim fit to biomass and landings in five functional groups in the food web model representing the study area from year 1980 to 2015. Key: dots represent observed data and continuous lines Ecosim predictions.

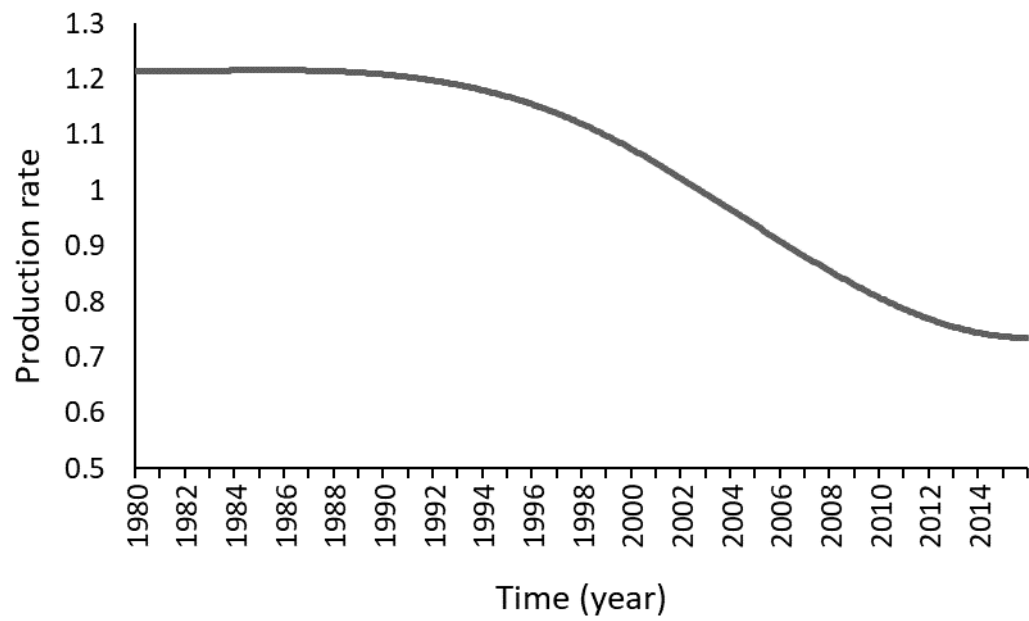


Figure 3. Model-estimated primary production (PP) anomaly for the Ecosystem calibration.



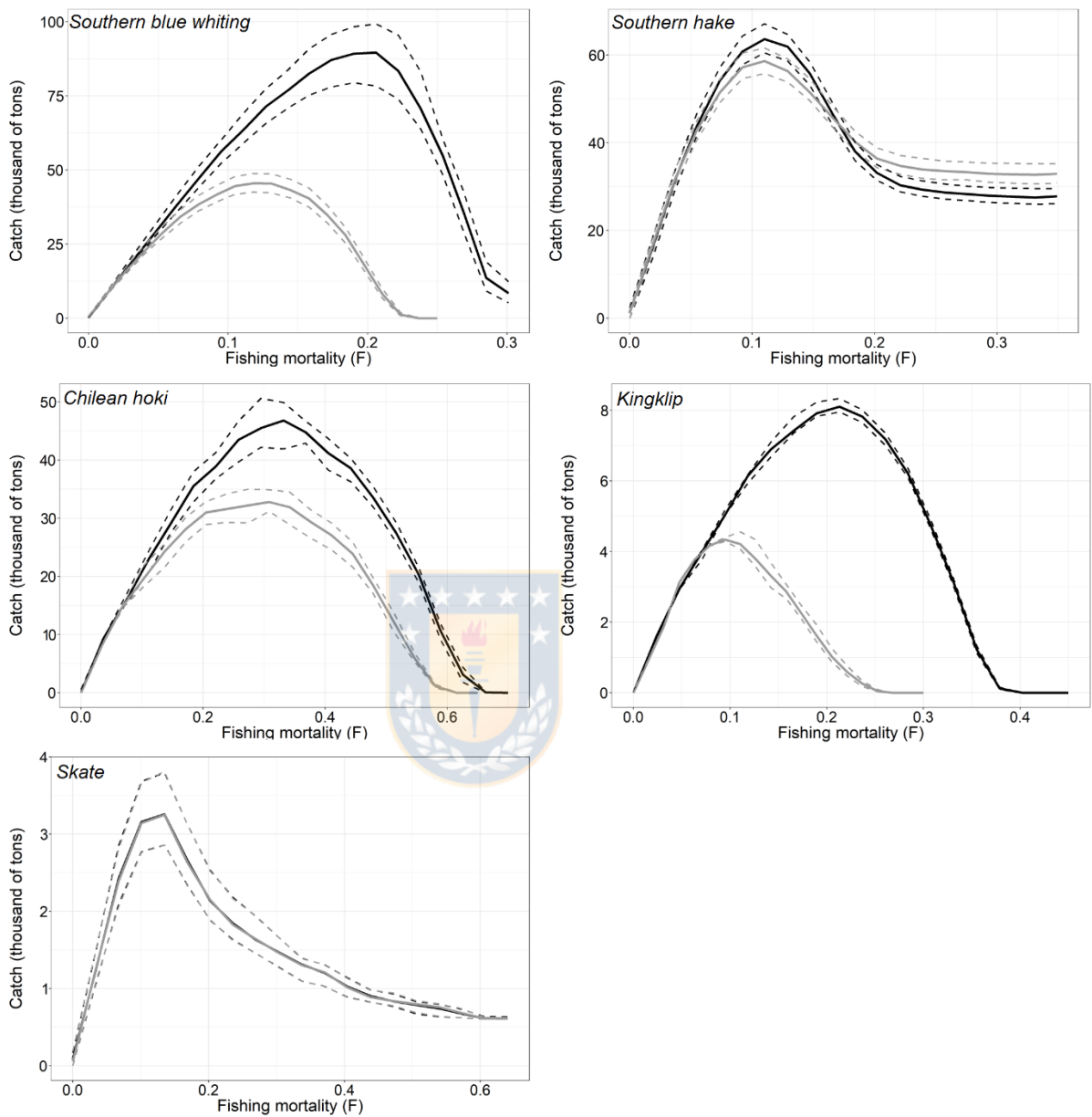


Figure 4. Ecosim MSY estimates for target species in the austral fishery of Chile. Solid lines represent catch predictions with (black) and without (gray) allowing trophic interactions. Dashed lines represent the interquartile range from 30 Monte Carlo simulations.

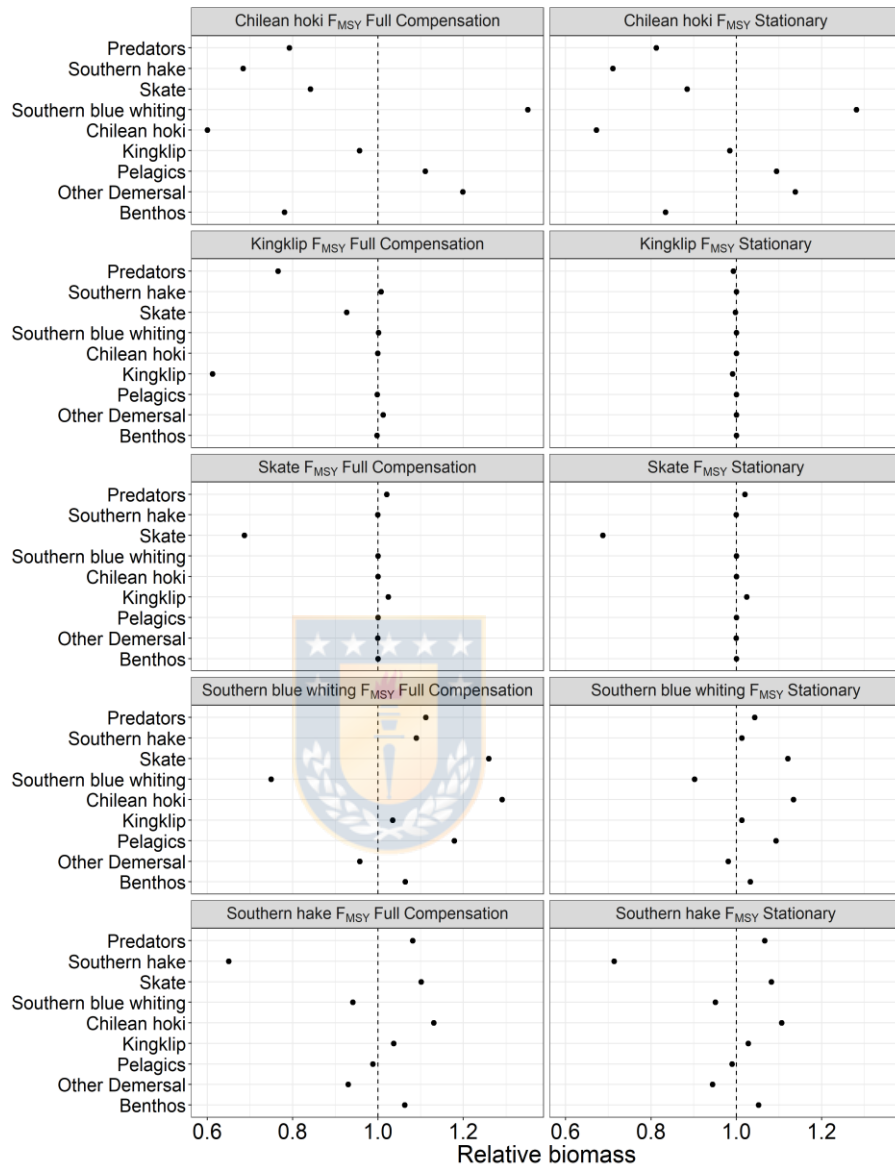


Figure 5. Biomass changes in the target species in the long-term F_{RMS} species-specific exploitation and effect on the biomass of the other functional groups of the model.

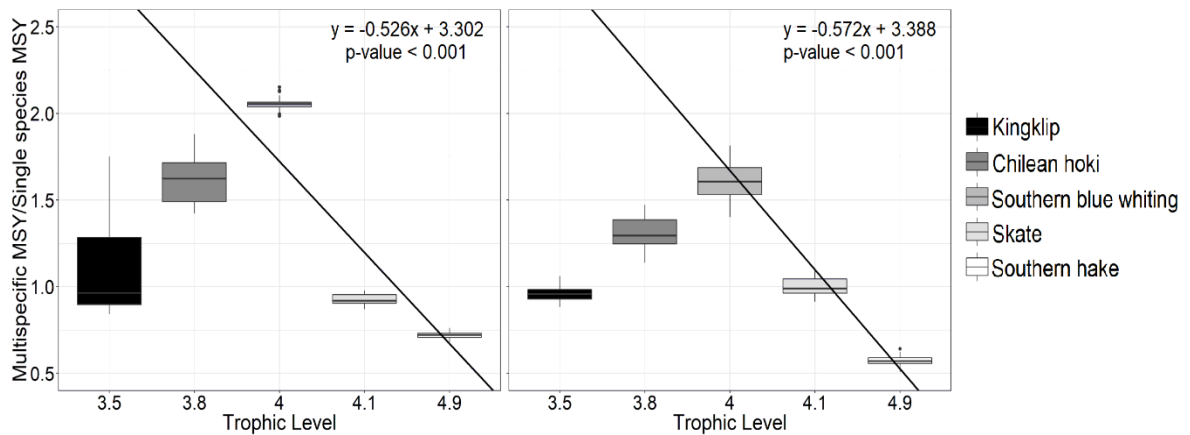


Figure 6. MSY ratio among MSY multiple-species (all species are caught simultaneously at their F_{MSY}) to MSY single-species (when target species are caught at F_{RMS} one at the time) as function of the trophic levels of each species (calculated from the diet composition matrix). Left panel is F_{MSY} without trophic interactions and right panel is F_{MSY} considering trophic interactions. Solid line in both panels corresponds to the linear regression model to the quantile 0.5 from 30 Montecarlo simulations.

Tables

Table 1. Functional groups in the trophic model of the southern zone of Chile, 1980.

Functional group	Description
1. Phytoplankton	Planktonic microalgae community
2. Zooplankton	Represented by flagellates, copepods and euphausiids
3. Benthos	Organisms that inhabit low, in and on the seabed
4. Pelagic	Small and medium pelagic fish
5. Other demersal	<i>Seriolella cearulea</i> and <i>Seriolella punctata</i>
6. Chilean hoki	<i>Macruronus magellanicus</i>
7. Southern blue whiting	<i>Micromesistis australis</i>
8. Kingclip	<i>Genypterus blacodes</i>
9. Skate	<i>Zearaja chilensis</i>
10. Southern hake	<i>Merluccius australis</i>
11. Predators	<i>Otaria flavescens</i> , <i>Cephalorhynchus commersonii</i> and albatross
12. Detritus	All organic matter not included in another functional group

Table 2. Trophic model of the southern zone of Chile, 1980. Values in bold indicates Ecopath estimates.

Functional group	TL	B (t/km ²)	P/B (year ⁻¹)	Q/B (year ⁻¹)	EE	P/Q	Y (ton/ km ² year ⁻¹)
1. Phytoplankton	1.000	11.581	137.000		0.500		
2. Zooplankton	2.429	34.357	13.000	31.700	0.950	0.410	
3. Benthos	2.000	4.802	2.700	36.000	0.600	0.075	
4. Pelagic	3.071	12.378	1.150	10.000	0.950	0.115	
5. Other demersal	3.000	1.540	0.700	3.500	0.950	0.200	
6. Chilean hoki	3.840	7.024	0.720	2.800	0.994	0.257	0.190
7. Southern blue whiting	3.996	2.241	0.420	3.600	0.687	0.117	0.011
8. Kingclip	3.514	0.195	0.390	1.400	0.814	0.279	0.013
9. Skate	4.079	0.131	0.149	1.240	0.051	0.120	0.001
10. Southern hake	4.900	2.963	0.190	0.679	0.589	0.280	0.125
11. Predators	4.633	0.010	0.010	18.250	0.000	0.001	
12. Detritus	1.000				0.156		

Tabla 3. Diet composition of predators in Ecopath model that represent the food web of the ecosystem southern zone of Chile in the year 1980.

Prey\predator	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1. Phytoplankton	0.7		0.25							
2. Zooplankton	0.3		0.75		0.2	0.1				
3. Benthos				1	0.11	0.01	0.5	0.05		
4. Pelagic					0.31	0.89	0.02	0.05	0.1	0.17
5. Other demersal					0.05		0.15			
6. Chilean hoki					0.18		0.05	0.06	0.6	0.36
7. Southern blue whiting					0.01		0.04		0.2	0.14
8. Kinglip								0.02		0.25
9. Skate										
10. Southern hake							0.02		0.1	
11. Predators										
12. Detritus		1								
Import					0.14		0.22	0.82		0.08
Sum	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1



Table 4. Sources of input data for model of the southern zone of Chile

Functional group	B (t/km ²)	P/B (year ⁻¹)	Q/B (year ⁻¹)	DC	Y (ton/km ² year ⁻¹)
1. Phytoplankton		(Pizarro <i>et al.</i> , 2005)			
2. Zooplankton		(Arancibia <i>et al.</i> , 2010)	(Neira & Arancibia, 2004)	(Arancibia <i>et al.</i> , 2010)	
3. Benthos		(Quiroga <i>et al.</i> , 2005)	(Arancibia <i>et al.</i> , 2010)	(Arancibia <i>et al.</i> , 2010)	
4. Pelagic		(Leal & Oyarzún, 2002)	(Arancibia <i>et al.</i> , 2010)	(Arancibia <i>et al.</i> , 2010)	
5. Other demersal		(Neira & Arancibia, 2004)	(Neira & Arancibia, 2004)	(Pool <i>et al.</i> , 1997)	
6. Chilean hoki	(Payá <i>et al.</i> , 2015)	(Chong <i>et al.</i> , 2007)	(Pool <i>et al.</i> , 1997)	(Pool <i>et al.</i> , 1997)	(SERNAPESCA, 1980)
7. Southern blue whiting	(Contreras <i>et al.</i> , 2015a)	(Ojeda <i>et al.</i> , 1998)	(Pool <i>et al.</i> , 1997)	(Pool <i>et al.</i> , 1997)	(SERNAPESCA, 1980)
8. Kingclip	(Contreras <i>et al.</i> , 2015b)	(Wiff <i>et al.</i> , 2007)	(Wiff <i>et al.</i> , 2015)	(Pool <i>et al.</i> , 1997)	(SERNAPESCA, 1980)
9. Skate	(Espíndola <i>et al.</i> , 2015)	(Quiroz & Wiff, 2005)	(Arancibia <i>et al.</i> , 2010)	(Arancibia <i>et al.</i> , 2010)	(SERNAPESCA, 1980)
10. Southern hake	(Quiroz <i>et al.</i> , 2015)	(Ojeda & Aguayo, 1986)	(Pool <i>et al.</i> , 1997)	(Pool <i>et al.</i> , 1997)	(SERNAPESCA, 1980)
11. Predators	(Arancibia <i>et al.</i> , 2010)	(Arancibia <i>et al.</i> , 2010)	(Neira & Arancibia, 2004)	(Arancibia <i>et al.</i> , 2010)	

Table 5. Comparison of the model fit to data. K is the number of parameters v is the number of vulnerability parameters and PP is the number of spline points.

Model	Description	K	v	PP	minSS	AIC	AICc	% improved fit
1	Baseline	0	0	0	723.885	243.4521	243.4521	
2	Baseline + v	1	1	0	723.885	245.4626	245.4626	-0.825829804
3	Baseline + PP	3	0	3	634.7322	199.0465	199.0465	18.23997411
4	Baseline + v + PP	4	1	3	633.2033	200.1628	200.1628	17.78144448
5	F	0	0	0	725.7314	244.4304	244.4304	-0.401844963
6	F + v	11	11	0	170.8476	-288.281	-288.281	218.4137249
7	F + PP	4	0	4	535.8853	136.0841	136.0841	44.10231006
8	F + v + PP	11	8	3	161.5443	-309.782	-309.782	227.2454828



Table 6. Estimated vulnerabilities for parameterization with lower AICc value (model F+v+PP).

Prey\predator	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1. Phytoplankton	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
2. Zooplankton	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
3. Benthos	2	2	2	23.81	2	2	1.61	1	2	2
4. Pelagic	2	2	2	2	2	2	2	1	2	2
5. Other demersal	2	2	2	2	2	2	1.06	2	2	2
6. Chilean hoki	2	2	2	2	2	2	2	1	2	2
7. Southern blue whiting	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2
8. Kingclip	2	2	2	2	2	2	2	2	2	10000
9. Skate	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
10. Southern hake	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
11. Predators	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
12. Detritus	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2



Table 7. Median estimates of F_{MSY} , MSY and B_{MSY} for each target species estimated with (full compensation) and without (stationary) considering trophic interactions in the ecosystem. p values obtained from the pairwise comparison performed by the non-parametric Mann-Whitney test.

Functional group	F_{MSY} (year ⁻¹)			MSY (10 ³ tonnes)			B_{MSY} (10 ³ tonnes)		
	Stationary	Full compensation	p-value	Stationary	Full compensation	p-value	Stationary	Full compensation	p-value
Chilean hoki	0.289	0.332	6.94E-07	325.191	473.108	< 2.2e-16	988	1265	2.96e-10
Southern blue whiting	0.123	0.197	< 2.2e-16	44.152	86.154	< 2.2e-16	378	458	1.378e-11
Kingklip	0.071	0.202	< 2.2e-16	3.770	7.489	1.40E-11	45	38	1.705e-10
Skate	0.122	0.122	1	3.156	3.161	0.8122	26	26	1
Southern hake	0.107	0.118	0.01904	55.609	61.792	< 0.001	549	577	4.708e-05

Appendix A. Data series of fishing mortality, catch and relative biomass.

Year	Biomass (ton/km ²)						Yield (ton/km ²)						F (year-1)				
	Chilean hoki	Skate	Southern hake	Southern hake (acoustic)	Kingklip	Southern blue whiting	Chilean hoki	Skate	Southern hake	Kingklip	Southern blue whiting	Chilean hoki	Skate	Southern hake	Kingklip	Southern blue whiting	
1980	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.190	0.000	0.222	0.019	0.011		0.069	0.217	0.011	
1981		1.001	0.975		1.040	1.005		0.245	0.000	0.244	0.023	0.018		0.077	0.304	0.018	
1982		1.000	0.945		1.112	1.027		0.189	0.000	0.271	0.019	0.011		0.089	0.280	0.011	
1983		0.998	0.910		1.206	1.082		0.232	0.000	0.189	0.018	0.011		0.001	0.064	0.308	
1984		0.993	0.892		1.285	1.186		0.277	0.000	0.201	0.020	0.006		0.069	0.327	0.006	
1985	0.678	0.988	0.870		1.339	1.243		0.194	0.000	0.233	0.020	0.010	0.030	0.010	0.083	0.300	
1986	0.715	0.978	0.848		1.378	1.343		0.384	0.000	0.288	0.028	0.009	0.062	0.009	0.105	0.307	
1987	0.780	0.967	0.814		1.354	1.465		0.574	0.000	0.591	0.040	0.009	0.261	0.004	0.224	0.189	
1988	0.784	0.959	0.766		1.256	1.657		0.866	0.000	0.730	0.050	0.016	0.400	0.003	0.294	0.334	
1989	0.816	0.951	0.708		1.095	1.775		0.923	0.001	0.562	0.049	0.019	0.511	0.014	0.245	0.390	
1990	0.736	0.940	0.670		0.921	1.903		0.584	0.001	0.495	0.042	0.014	0.315	0.016	0.228	0.503	
1991	0.718	0.928	0.645		0.771	2.102		0.672	0.000	0.367	0.029	0.009	0.416	0.009	0.176	0.404	
1992	0.666	0.920	0.637		0.687	2.158		0.861	0.001	0.363	0.022	0.018	0.654	0.024	0.176	0.306	
1993	0.562	0.908	0.632		0.655	2.222		0.365	0.001	0.192	0.016	0.095	0.274	0.036	0.094	0.217	
1994	0.650	0.893	0.644		0.674	2.195		0.368	0.004	0.192	0.016	0.016	0.186	0.116	0.092	0.191	
1995	0.751	0.857	0.651		0.691	2.185		0.812	0.002	0.207	0.018	0.267	0.371	0.068	0.098	0.227	
1996	0.762	0.838	0.656		0.687	2.002		1.401	0.003	0.206	0.015	0.284	0.713	0.080	0.097	0.169	
1997	0.605	0.817	0.663		0.692	1.801		0.324	0.007	0.223	0.016	0.297	0.117	0.218	0.104	0.179	
1998	0.747	0.764	0.669		0.688	1.619		1.269	0.004	0.212	0.017	0.273	0.494	0.135	0.098	0.180	
1999	0.646	0.737	0.673		0.677	1.439		1.135	0.010	0.216	0.018	0.239	0.616	0.337	0.099	0.187	
2000	0.467	0.670	0.671	0.462	0.660	1.325		0.363	0.012	0.262	0.017	0.233	0.248	0.468	0.120	0.204	
2001	0.429	0.591	0.666	0.346	0.648	1.177	0.690	0.611	0.008	0.305	0.015	0.214	0.386	0.385	0.141	0.142	
2002	0.360	0.543	0.655	0.174	0.645	1.039	0.619	0.508	0.007	0.216	0.014	0.186	0.416	0.382	0.102	0.193	
2003	0.280	0.503	0.641	0.291	0.637	0.927	0.601	0.448	0.014	0.215	0.015	0.193	0.211	0.807	0.104	0.180	
2004	0.245	0.421	0.622	0.183	0.617	0.802		0.338	0.008	0.349	0.018	0.197	0.211	0.630	0.173	0.209	
2005	0.222	0.378	0.602	0.151	0.576	0.689	0.611	0.408	0.008	0.332	0.010	0.147	0.342	0.768	0.170	0.128	
2006	0.214	0.334	0.586		0.576	0.611	0.443	0.379	0.006	0.301	0.013	0.155	0.386	0.653	0.159	0.155	
2007	0.199	0.306	0.570	0.184	0.548	0.519	0.341	0.334	0.007	0.340	0.013	0.136	0.357	0.805	0.184	0.162	
2008	0.199	0.273	0.556	0.204	0.514	0.445	0.323	0.388	0.006	0.296	0.009	0.133	0.236	0.882	0.164	0.131	
2009	0.205	0.240	0.542	0.225	0.490	0.392	0.383	0.411	0.006	0.274	0.012	0.125	0.274	0.854	0.156	0.157	
2010	0.189	0.213	0.532	0.177	0.446	0.360		0.392	0.005	0.253	0.011	0.100	0.301	0.899	0.147	0.144	
2011	0.175	0.187	0.528	0.208	0.405	0.321	0.446	0.373	0.004	0.197	0.007	0.075	0.288	0.715	0.115	0.122	
2012	0.181	0.170	0.531	0.177	0.375	0.310	0.303	0.334	0.001	0.159	0.009	0.080	0.301	0.154	0.092	0.189	

2013	0.186	0.175	0.528	0.148	0.333	0.280	0.210	0.252	0.002	0.246	0.005	0.067	0.223	0.244	0.144	0.070	0.281
2014	0.195	0.172	0.524	0.170	0.308	0.249	0.129	0.205	0.000	0.201	0.002	0.039	0.151	0.008	0.118	0.030	0.167
2015	0.207	0.179	0.530	0.151	0.310	0.254		0.197	0.000	0.287		0.048	0.128	0.004	0.167	0.058	0.204

