



UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y OCEANOGRÁFICAS
PROGRAMA DE DOCTORADO EN OCEANOGRAFÍA

**Estabilidad y resiliencia en comunidades marinas:
un enfoque alométrico.**



Profesor Guía: Renato A. Quiñones
Dpto. de Oceanografía
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción

Tesis para ser presentada a la Dirección de Postgrado de la Universidad
de Concepción

Paúl Gómez-Canchong
CONCEPCIÓN-CHILE
2011

Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado

La Tesis Doctoral en Oceanografía “*Estabilidad y resiliencia en comunidades marinas: un enfoque alométrico*” del Sr. *Paúl Gómez-Canchong*, realizada en el Departamento de Oceanografía, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, ha sido aprobada por la siguiente Comisión de Evaluación:

Dr. Renato A. Quiñones
Profesor Guía
Universidad de Concepción

Dr. Pablo Marquet
Miembro Comité de Tesis
Pontificia Universidad Católica



Dr. Eduardo Hernández
Miembro Comité de Tesis
Universidad de Concepción

Dr. Sergio Neira
Miembro Comité de Tesis
Universidad de Concepción

Dr. Eduardo Quiroga
Evaluador Externo
Pontificia Universidad Católica

Dr. Ruben Escribano
Director de Programa
Universidad de Concepción

Noviembre **día** de 2011.

Dedicada a mis familias
la de sangre, tan amada y siempre en mi corazón y mente
y la del camino, tan queridos, y siempre en mis risas y aventuras.

A mi abuelita Lucilita,
a quien encuentro
en cada brizna de hierba
y en cada rayo de sol.
Tu amor sigue en mi corazón.

A mi abuelito Carlos Alfredo,
por enseñarme a jugar ajedrez,
y nunca dejarme ganar.

Y a mis abuelos Segundo y María,
a los que si bien recuerdo solamente por
viejas historias y desteñidas fotografías,
les debo mi bien más preciado, mi madre.



*"La hoja escrita nunca recuerda
todo lo que se ha intentado,
sino lo poco que se ha conseguido"*

Antonio Machado

"Sé el cambio que quieres ver en el mundo"

Mahatma Gandhi

"Me gusta andar pero no sigo el camino, pues lo seguro ya no tiene misterio".

Facundo Cabral



Pieter Bruegel the Elder – Big Fish Eat Little Fish (1557)

Es una de las primeras obras donde representa famosos proverbios, de la boca y el vientre de un enorme pez varado, salen peces de tamaño mediano, y de las bocas de estos peces de tamaño pequeño. En el primer plano un hombre le hace unos gestos a su hijo, los cuales se traducen como "Mira hijo, siempre he sabido que el pez grande se come al pequeño"

Índice de contenidos

Índice de contenidos	v
Lista de Figuras	vii
Lista de Tablas.....	ix
Agradecimientos.....	x
Resumen	xvi
Abstract	xix
1.- INTRODUCCION.....	1
1.1.- Alometría, power law (Leyes de Potencia) y espectros de tamaño.	1
1.2.- Redes tróficas y redes virtuales	7
1.3.- Estabilidad y resiliencia.....	8
1.4.- Comunidades analizadas	10
1.4.1.- Comunidad bentónica-demersal del Mar Caribe de Colombia	10
1.4.2.- Plataforma continental de Chile Centro-Sur	13
2.- HIPÓTESIS Y OBJETIVOS.....	17
3.- MATERIALES Y METODOS.....	22
3.1.- Estructura de tamaños de una comunidad fuertemente impactada (MS1).....	22
3.1.1.- Área de estudio	22
3.1.2.- Fuentes de la información	23
3.1.3.- Muestreo	25
3.1.4.- Fase de laboratorio.....	27
3.1.5.- Construcción y análisis de los espectros de tamaño	30
3.1.6.- Distribución acumulada de Pareto	33
3.1.7.- Comparación entre zonas norte y sur, entre regiones y entre meses.	34
3.2.- Robustez de la estructura de tamaños a través de redes ecológicas de sistemas pelágicos (MS2).	35
3.2.1.- El modelo bioenergético general	36
3.2.2.- Determinación del número de EVDA.....	42
3.2.3.- Simulaciones de las redes tróficas e indicadores calculados	44
3.2.4.- Análisis de series de tiempo	48
3.2.5.- Variables analizadas	49
3.3.- Análisis de los principales stocks de Chile central empleando un enfoque de redes virtuales (MS3).	54
3.3.1.- Área de estudio	54
3.3.2.- Descripción del modelo empleado.....	55
3.3.3.- Diseño experimental	57
3.3.4.- Bioindicadores ecológicos empleados	61
3.4.- Son realmente necesarios los dos parámetros del espectro de tamaño de biomasa? (MS4).	63
4.- RESULTADOS.....	67
4.1.- Capítulo 1. Estructura de tamaños de una comunidad fuertemente impactada	67
4.2.- Capítulo 2. Robustez de la estructura de tamaños a través de redes ecológicas de sistemas pelágicos	81
4.3.- Capítulo 3. Análisis de los principales stocks de Chile central empleando un enfoque de redes virtuales	128
4.4.- Capítulo 4. Son realmente necesarios los dos parámetros del espectro de tamaño de biomasa?	161
5.- DISCUSION GENERAL.....	200

5.1.- Estabilidad y resiliencia de la Estructura de Tamaños	200
5.2.- Modelación ecológica.....	210
5.3.- Manejo pesquero	213
5.4.- Perspectiva futura	215
6.- CONCLUSIONES	217
7.- REFERENCIAS	219



Lista de Figuras

- Figura 1. Área de estudio del Mar Caribe de Colombia..... 11
- Figura 2. Área de estudio de la plataforma continental de Chile Centro-Sur.....14
- Figura 3. (a) Área de estudio. Mar Caribe de Colombia. (b) Distribución de los lances analizados en las zonas norte y sur. (c) Localización de las Ecorregiones de la Zona Sur: (1) Golfo de Urabá, (2) Sur de Morrosquillo, (3) Islas, (4) Golfo de Morrosquillo, y (5) Norte de Morrosquillo.25
- Figura 4. Ejemplo de algunas medidas tomadas en laboratorio a individuos de distintos grupos.....29
- Figura 5. Curva de Pseudo-Capturas para determinar el tamaño corporal a partir del cual la cual la selectividad del arte no tienen ningún efecto.....31
- Figura 6. Comportamiento de la “pendiente del Espectro de Tamaños de Biomasa Normalizado (ETBN)” y del parámetro de forma de Pareto cuando se incrementa el número de Entidades Virtuales Derivadas Alométricamente (EVDA) en las redes virtuales.....44
- Figura 7. Área de estudio, el ecosistema de surgencia de Chile Central.....55
- Figura 8. Diagrama conceptual de los cambios esperados en el espectro de tamaños de una comunidad cuando enfrenta impactos de la pesca, liberación de las presas, y bycatch. (a) Estado no explotado. (b) Conforme se incrementa la mortalidad por pesca y la abundancia relativa de los individuos más grandes decrece, se espera un ETBN más empinado. (c) Por el otro lado, la pesca puede indirectamente incrementar la abundancia de las pequeñas presas al remover a sus depredadores, haciendo más empinada la pendiente. (d-i) Pesca no selectiva por tamaño (ej. arrastre camarero). Diferentes procesos son analizados incluyendo (c y e) liberación de la presa, especialmente de los pequeños individuos, (d) el escape de individuos grandes del arte de pesca, (f) incremento de los carroñeros debido al descarte, (g) el carbón liberado por el descarte, puede alimentar las rutas microbianas y no solamente la ruta clásica hacia los depredadores, potencialmente reduciendo la producción pesquera, y (h) la continuación del forzante pesquero a lo largo del tiempo puede causar cruzar un umbral de resiliencia luego del cual la estructura de tamaños de la comunidad se pierde, incrementando la dispersión y los huecos en la estructura de tamaños. Gráficos (a) a (c) están basados en Sweeting et al. (2009). Líneas entrecortadas representan la pendiente del espectro de tamaños teórico de un sistema no explotado. Las flechas indican la tendencia seguida por la biomasa en las

diferentes clases de tamaño debido al forzamiento
analizado.....205



Lista de Tablas

Tabla 1. Número de lances e individuos muestreados en cada crucero en el Mar Caribe de Colombia.....	24
Tabla 2. Resumen de las variables usadas/calculadas por el modelo. Usuario: Parámetros establecidos por el usuario antes de correr las simulaciones. Estructura del Modelo: Estas variables se establecen automáticamente cuando las abundancias iniciales de las especies se generan de acuerdo a la estructura del modelo. Simulación: Estas variables están constantemente cambiando durante la simulación.....	51
Tabla 3. Parámetros de ingreso para los grupos funcionales del modelo representando es sistema de surgencia de Chile Central. j: juveniles; a: adultos. Tomado de Neira et al. (2004).....	58
Tabla 4. Composición de la dieta de los depredadores incluidos en el modelo representando el sistema de surgencia de Chile Central, año 1992. Tomado de Neira et al. (2004). j = juveniles; a = adultos.....	60



Agradecimientos

Dicen que hace falta todo un pueblo para educar a un niño. Para hacer una tesis hace falta una pequeña metrópoli. Quiero agradecer a todos aquellos que de una u otra manera me han apoyado con este proyecto de vida, claro, no me refiero solo a la tesis, sino al tiempo vivido en Chile, espero sepan disculparme aquellos que fueron omitidos. La memoria es frágil, pero el cariño sincero y eterno:

A mi familia, por el amor incondicional, que siempre demuestran que el amor de padre y madre, no se cansa de entregar y que a pesar de la distancia “*Familia es familia y cariño es cariño*”. Cabe destacar a Alejo y Ana Valeria, mis amados sobrinos, por robarse eternamente un pedacito de mi corazón a fuerza de risas, gestos, y miles de preguntas que o respondes o respondes; por alegrar y cambiar la vida de mi familia; por manipularme con un simple “pooooorrrriiiiiss” o “aaaaahhhhhhh”.

A mi Sensei, Renato Quiñones, gran profesor, pero ante todo gran maestro, por nuestras reuniones donde no simplemente nos juntamos a trabajar, departíamos tan amigablemente que a veces pasaban las horas y prácticamente no avanzábamos en el trabajo de la tesis, pero eso sí, se aprendía “en la dura” de muchos temas, desde literatura chilena, política sudamericana, vivencias junto a científicos famosos, diplomacia, música, entre tantos otros temas. Por la confianza, y por las puertas abiertas para seguir trabajando en el futuro.

A todos aquellos que de alguna manera aportaron ideas, revisiones o nuevos enfoques al documento final o a cualquiera de los manuscritos generados durante esta tesis. Hugo Arancibia, José María Blanco, Ulrich Brose, Eduardo Hernández, Luis Manjarrés, Sergio Neira, Renato Quiñones y “los mil y un” evaluadores anónimos por sus “me gusta”, por sus “no me parece”, sus “es mejor sí”, o sus “siempre y cuando”.

A todos los profesores del Programa del Postgrado en Oceanografía que indirecta o directamente aportaron a la culminación de mis estudios, por nombrar algunos destacados: Wolfgang Schneider, Carina Lange, Tato Antezana, y Robert King.

A la tan querida “Cabina 9”, donde tantas generaciones de oceanógrafos trasnochamos estudiando y reuniéndonos para fortalecer nuestros lazos fraternos. La cabina no es simplemente los ladrillos, clavos, vidrios, puertas que la constituyen, somos nosotros aquellos cuyas almas revolotearon en su interior: Super Fabi, Luisa, Flakovich, Victorious, Claudio, Barbarella, Cristy Krautz, Oscar, Javier, Andrés Franchitti, Fito, entre tantos otros.

Ein ganz besonderes Dankeschön für die Mitarbeiter vom Laboratorium EcoNet (Darmstadt, Deutschland) dafür, dass sie mir die deutsche Arbeitsweise gezeigt haben, die so effektiv ist und dennoch gefüllt ist von menschlicher Wärme und ohne die Familie dabei zu vergessen. Un agradecimiento muy especial para la gente del Laboratorio de EcoNet (Darmstadt, Alemania) por mostrarme el tan eficiente modo de trabajar alemán y a pesar de eso, lleno de calor humano y sin olvidar a la familia. Gracias a Anna por la traducción.

A todos esos funcionarios de la U que cumplen a veces misiones invisibles o poco agradecidas y sin quienes nada realmente funcionaría: Mónica y Carmen (COPAS), Pablo, Patty y Pedro (Facultad), Susana (PIMEX), entre tantos más.

A Luigi; a los panitas Roberto, Marcelo y Berni por las lechitas; a Javier y Lennin cómplices del CLC; Alonso, Ceci, Romy, Mary T y Caramelo por el calor de hogar; Katty, Cecy, MoK, Aleja por ser las Lulús de nuestros Tolus; Anna, Benny, Doro, Igor y Jens por Darmstadt. A Blanquita, Coté, Dernis, Fredy, Manu, Tiger, por la amistad a veces virtual, a veces presencial; a los recientemente incorporados amigos de comidas y salidas Alfre, Erika, Sonia, Freddy y family (incluidos mis 2 sobrinos putativos). A todos, todos ustedes gracias por “*duplicar mis alegrías y dividir mis angustias*”, y por dejar una marca indeleble en mi alma.

A mi Quito, que me sigues haciendo verter lágrimas cada vez que en ti aterrizo o de ti despegó. Me encanta estar “... *en esta tierra de mil amores... en esta tierra de tradiciones, donde mi vida terminará...*”

Un inesperado regalo en forma de profundos ojos charrúas me fue dado durante mis últimos meses de esta tesis. Erika, porque “*Pensaba en algo, en no sé qué y llegaste tú, para alumbrar la media noche con tu luz, para pintar el mundo entero cada espacio en tono azul...*” “*apareciste de pronto, dulce como la miel, suave como la espuma*” y desde entonces revoloteas en mis pensamientos, gatillas mil reacciones, inspiras mis acciones y despertaste mi ineludible optimismo de que todo es posible si lo desea nuestro corazón, eres mi trébol de la suerte. Y por sufrir conmigo esta etapa de la tesis. Ya el tiempo dirá cual será nuestro futuro, mientras tanto, disfruto y agradezco el presente. “*Que todo te suceda como la felicidad de un sueño...*”.

A Dios, Gracias por la familia, los amigos, mi ciudad, por poner en la senda que debo recorrer cada día tod@s es@s personas, tropiezos, errores, caídas, y dificultades. Obras de maneras misteriosas, y probablemente nunca entenderé inmediatamente las cosas, yo seguiré caminando, levantándome de mis caídas, aprendiendo de mis errores, tal vez incluso sin ir realmente dándome cuenta, siempre disfrutando, hasta que por fin me reveles tu plan para mi vida.

Mi participación en el Postgrado de Oceanografía de la Universidad de Concepción y permanencia en Chile fue financiada entre 2005 y 2009 por el Instituto Alemán de Intercambio Académico DAAD (*Deutscher Akademischer Austausch Dienst*). Y por el Centro de Investigación Oceanográfica en el Pacífico Sur-Oriental (FONDAP-COPAS y COPAS Sur-Austral) durante la etapa de culminación de esta investigación. La Dirección de Postgrado, la Dirección de Asuntos Internacionales e Institucionales y el Centro COPAS colaboraron con parte de la financiación para presentar resultados de la tesis en la ICES Annual Science Conference 2008 desarrollada en Halifax, Nova Scotia, Canada (Septiembre 22 - 26, 2008).

Curriculum Vitae

Paúl Gómez-Canchong

Nacido el 09 de junio, 1976 Quito, Ecuador.

1995-2002: Biólogo Marino, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Colombia

2005-2011: Doctor en Oceanografía, Universidad de Concepción Chile.

PUBLICACIONES

Gómez-Canchong P, Quiñones RA, Manjarrés L (2011) Size structure of a heavily fished benthic/demersal community by shrimp trawling in the Caribbean Sea of Colombia. *Latin American Journal for Aquatic Research*. 39(1):43-55.

Gómez-Canchong P, Quiñones RA, Brose U. Robustness of normalized biomass size spectra across ecological networks. *Theoretical Ecology*. (MS) Enviado.

Gómez-Canchong P, Blanco JM, Quiñones RA. Are the two biomass size spectrum coefficients necessary when designing ecosystem indicators?. *Ecological Indicators*. (MS) Enviado.

Gómez-Canchong P, Manjarrés L, Duarte LO, Altamar J (2004) Atlas pesquero del área norte del Mar Caribe de Colombia. Editorial Gente Nueva, Bogotá. 230p. ISBN: 958-97437-2-2.

Rodríguez J, Arteaga E, Criales-Hernández M, **Gómez-Canchong P**, Manjarrés L (2004) Dinámica reproductiva de los stocks de pargo rayado *Lutjanus synagris* (Linnaeus, 1758) del área norte del Caribe colombiano. En: Manjares L (Ed.) *Pesquerías demersales del área norte del mar Caribe de Colombia y parámetros biológico - pesqueros y poblacionales del recurso pargo*. Editorial Gente Nueva. Bogotá :203-216. ISBN:958-824639-3.

Rodríguez J, Arteaga E, Criales-Hernández M, **Gómez-Canchong P**, Manjarrés L (2004) Dinámica reproductiva de los stocks de pargo ceibal *Lutjanus analis* (Cuvier, 1828) del área norte del Caribe colombiano. En: Manjares L (Ed.) *Pesquerías demersales del área norte del mar Caribe de Colombia y parámetros biológico - pesqueros y poblacionales del recurso pargo*. Editorial Gente Nueva. Bogotá :217-228. ISBN:958-824639-3.

Gómez-Canchong P, Rodríguez J, Arévalo JC, Manjarrés L (2004) Identificación de stocks de pargo rayado *Lutjanus synagris* (Linnaeus, 1758) en el área norte del Caribe colombiano. En: Manjares L (Ed.) *Pesquerías demersales del área norte del mar Caribe de Colombia y parámetros biológico - pesqueros y poblacionales del recurso pargo*. Editorial Gente Nueva. Bogotá :155-179. ISBN:958-824639-3.

Rodríguez J, **Gómez-Canchong P**, Arévalo JC, Manjarrés L (2004) Identificación de stocks de pargo ceibal *Lutjanus analis* (Cuvier, 1828) en el área norte del Caribe colombiano. En: Manjares L (Ed.) Pesquerías demersales del área norte del mar Caribe de Colombia y parámetros biológico - pesqueros y poblacionales del recurso pargo. Editorial Gente Nueva. Bogotá :181-199. ISBN:958-824639-3.

Manjarrés L, Arévalo JC, Rodríguez J, **Gómez-Canchong P** (2004) Mortalidad y estrategias de manejo del stock de pargo ceibal (*Lutjanus analis*) (Cuvier, 1828) del área norte del Caribe colombiano. En: Manjares L (Ed.) Pesquerías demersales del área norte del mar Caribe de Colombia y parámetros biológico - pesqueros y poblacionales del recurso pargo. Editorial Gente Nueva. Bogotá :297-317. ISBN:958-824639-3.

Manjarrés L, Arévalo JC, Rodríguez J, **Gómez-Canchong P** (2004) Dinámica poblacional y manejo del stock de pargo rayado (*Lutjanus synagris*) (Linnaeus, 1758) de la Guajira (Caribe colombiano). En: Manjares L (Ed.) Pesquerías demersales del área norte del mar Caribe de Colombia y parámetros biológico - pesqueros y poblacionales del recurso pargo. Editorial Gente Nueva. Bogotá :267-295. ISBN:958-824639-3.

Arévalo J, **Gómez-Canchong P**, Manjarrés L (2004) Análisis espacial de los parámetros de crecimiento de *Lutjanus synagris* (Linnaeus, 1758) en el área norte del Caribe colombiano, a partir de la lectura de urohiales. En: Manjares L (Ed.) Pesquerías demersales del área norte del mar Caribe de Colombia y parámetros biológico - pesqueros y poblacionales del recurso pargo. Editorial Gente Nueva. Bogotá :249-265. ISBN:958-824639-3.

Duarte LO, **Gómez-Canchong P**, Manjarrés L, García CB, Escobar F, Altamar J, Viaña JE, Tejada K, Sánchez J Cuello F (2006) Variabilidad circadiana de la tasa de captura y la estructura de tallas en camarones e ictiofauna acompañante en la pesquería de arrastre del Mar Caribe de Colombia. *Invest Mar* 34(1):23-42.

Florez-Leiva L, Manjarrés L, **Gómez-Canchong P**, Díaz-Pulido G, Duarte LO (2007) Marine Macroalgae Affected by Shrimp Trawling on the Caribbean Sea, Colombia. *Rev Acad Colomb Cienc* 31(118): 41-48.

Acevedo K, Bohórquez-Herrera J, Moreno F, Moreno C, Molina E, Grijalba-Bendeck M, **Gómez-Canchong P** (2007) Tiburones y Rayas (Subclase Elasmobranchii) Descartados por la Flota de Arrastre Camaronero en el Caribe de Colombia. *Acta Biol Colombiana* 12(2):69-80.

AREAS DE INVESTIGACION

Principal: Oceanografía Biológica

Secundaria: Ecología Marina, Oceanografía Pesquera

Otras: Espectros de tamaño, modelación ecológica

EXPERIENCIA DOCENTE

- Profesor de pregrado de las cátedras de “Biología Pesquera” y “Análisis Estadístico Aplicado”, y del Módulo de “Nécton” de la Asignatura de “Instrumentación y Métodos de Muestreo”. Universidad Jorge Tadeo Lozano, Colombia.
- Profesor de Educación Básica, “Sea World Class”, Colegio Bureche, Colombia.

PRESENTACIONES EN CONGRESOS

- Altamar J, Zuñiga H, **Gómez-Canchong Paúl** , Cortés A, Rondón R. "Pesca experimental de camarón de aguas someras utilizando nasas plásticas, realizada entre Río Piedras y Boca de Camarones, Mar Caribe de Colombia". XXIX Congreso de Ciencias del Mar, Talcahuano, Chile, Mayo 25 - 28, 2009.
- **Gómez-Canchong Paúl**, Quiñones RA, Manjarrés LM. "Patrón en la estructura de tamaños de una comunidad bentónica/demersal, ¿es reponsable la pesca de arrastre?". XXIX Congreso de Ciencias del Mar, Talcahuano, Chile, Mayo 25 - 28, 2009.
- **Gómez-Canchong Paúl**, Escobar F. “Descarte de moluscos por la flota de arrastre de camarón en el mar Caribe de Colombia”. VII Congreso Latinoamericano de Malacología (VII CLAMA). Valdivia, Chile. 2008. Presentación oral.
- **Gómez-Canchong Paúl** , Quiñones RA, Brose U. "Variability in the parameters of biomass size-spectra as a response to topological changes in virtual ecological networks". ICES Annual Science Conference 2008, Halifax, Nova Scotia, Canada, Septiembre 22 - 26, 2008. Presentación oral.
- **Gómez-Canchong Paúl** , Quiñones RA, Manjarrés LM. "Non-linearities in the size structure of a benthic/demersal community heavily fished in the Caribbean Sea of Colombia". ICES Annual Science Conference 2008, Halifax, Nova Scotia, Canada, Septiembre 22 - 26, 2008. Presentación oral.

Resumen

Estabilidad y resiliencia en comunidades marinas: un enfoque alométrico.

Paúl Gómez-Canchong
Programa de Doctorado en Oceanografía
Universidad de Concepción, 2011

Dr. Renato A. Quiñones, Profesor Guía

Un espectro de tamaños es una representación gráfica en dos dimensiones de las pirámides ecológicas de Elton. La teoría de espectros de tamaño propone que, la distribución de tamaños de una comunidad posee una forma característica y es temporalmente estable en ausencia de perturbaciones mayores. Sin embargo, el desarrollo de una teoría eco-alométrica para sistemas alejados del estado estable es escaso. En esta tesis se evalúa la estructura de tamaños en (i) una comunidad bentónico/demersal del Mar Caribe de Colombia (MCC) fuertemente afectada por la pesca de arrastre, y (ii) comunidades virtuales generadas mediante análisis de redes virtuales. Por otra parte, y basado en este último enfoque metodológico, se evaluó el impacto sobre la estructura de la comunidad de distintos escenarios de manejo pesquero para el sistema de la plataforma continental de Chile central.

El análisis llevado a cabo a la estructura de tamaños de las comunidades bentónico/demersales en el MCC, no mostró diferencias significativas entre las distribuciones de tamaños de las diferentes zonas, ecorregiones y cruceros analizados. Esta homogeneidad en la estructura de tamaños es destacable, ya que las áreas analizadas difieren en composición de especies y condiciones medioambientales. El descarte y la acción mecánica del arrastre atraen a los individuos carroñeros debido a la generación y agregación de individuos muertos, lo cual parece estar originando la pérdida de linealidad en la estructura de tamaños, manteniendo, sin embargo, su regularidad. Las estructuras de tamaño observadas, fueron descritas adecuadamente por distribuciones no-lineales (Pareto

Tipo II). Los resultados de este capítulo enfatizan la necesidad de aumentar esfuerzos en el desarrollo de una teoría de espectros de tamaño para sistemas alejados del estado estacionario (*steady-state*).

Las simulaciones con comunidades virtuales, es decir, constituidas por individuos cuyas características se calculan empleando funciones alométricas, y sin considerar su taxonomía, proveen evidencia de que la estructura de tamaños, descrita mediante ETBN y de la distribución generalizada de Pareto (dgP), es una propiedad robusta de una comunidad frente a cambios en la mayoría de las propiedades topológicas (ej. conectancia, respuesta funcional, interferencia de depredación) de las redes virtuales. Las pendientes de los ETBN y del parámetro γ de las dgP de nuestras comunidades modeladas son consistentes con los valores teóricos esperados para sistemas en estado estable y con valores empíricos reportados para varios ecosistemas acuáticos. Las simulaciones sugieren que los principales parámetros que gobiernan la estructura de tamaños son la pendiente de la relación entre el tamaño corporal y el nivel trófico, el nivel trófico máximo de la trama alimenticia y la estabilidad de la biomasa comunitaria.

La plataforma continental de Chile Central (33°–39°S) es considerada uno de los ecosistemas más productivos del océano global, con una pesquería con altísimos niveles de captura. Sin embargo, algunas de las principales pesquerías (ej. merluza común y jurel) presentan claros signos de sobreexplotación. Empleando un modelo bioenergético, parametrizado alométricamente, se evaluó las consecuencias de varios escenarios de manejo pesquero para los principales recursos en el área. Además, la recuperación de los stocks y el tiempo requerido se evaluó simulando el cierre de una pesquería tras un periodo de pesca intensa. El incremento del esfuerzo pesquero provocó una reducción del nivel trófico de la captura, del valor de la pendiente del ETBN, y de la biomasa total del ecosistema, en particular de las poblaciones de especies de gran tamaño corporal.

Finalmente, se evaluó la relación entre la pendiente y el intercepto de los ETBN, empleando un análisis de redes virtuales para generar simulaciones de comunidades virtuales, y comparando estos resultados con información obtenida en trabajos previamente publicados. Se observó que no existe una única relación entre la pendiente y el intercepto de los ETBN, y consecuentemente no es posible derivar un parámetro del otro. Esto es importante cuando se diseñan indicadores ecosistémicos basados en los ETBN.

Palabras Claves: Estructura de Tamaños, Modelación Ecológica, Mar Caribe de Colombia, Sistema de Plataforma Continental de Chile Central.



Abstract

Stability and resilience in marine communities: an allometric approach.

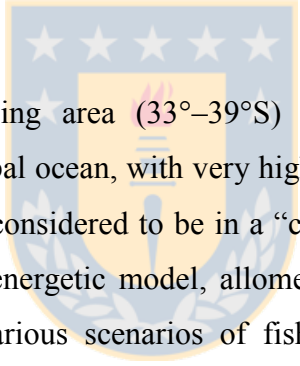
Paúl Gómez-Canchong
Programa de Doctorado en Oceanografía
Universidad de Concepción, 2011

Dr. Renato A. Quiñones, Profesor Guía

A size spectrum is a two-dimension graphic representation of an Eltonian ecological pyramid. Size spectrum research has shown that, in the absence of major disturbances, the size distribution of a community will present regularities and be relatively stable over time. Nevertheless, the development of an eco-allometric theory for systems far from steady state is scarce. This thesis evaluates the community size structure of (i) a benthic-demersal community from the Colombian Caribbean Sea (CCS) strongly affected by trawling, and (ii) virtual communities generated by virtual network analysis. On the other hand, and based on the latter approach, I evaluated the impact of several fisheries management scenarios on the structure of the community from the continental shelf off central Chile.

We conducted an analysis of the size structure of the benthic and demersal communities of the CCS. Sampling was conducted onboard shrimp trawlers throughout an entire year. No significant differences were found in the size distributions of the two zones, among sites within southern ecoregions, or among the analyzed cruises. This homogeneity in size structure is remarkable because the zones analyzed possess very different species compositions and environmental conditions. The observed size structures were adequately described by non-linear distributions (Type II Pareto). It is hypothesized that the non-linearity is due to the effect of fishing and particularly, of discarding. Our results emphasized the need for increasing efforts to develop a Size Spectrum Theory for systems far from the steady state.

Employing a dynamic multi-species bioenergetic consumer-resource model, we simulated biomass trajectories over time in 10,000 food-webs of varying community and species' characteristics to address which food-web properties are important in determining the biomass-size structure in pelagic systems. The slopes of the normalized biomass-size spectra (NBSS) and Pareto's γ of our modeled communities are consistent with theoretically expected values for steady-state systems and empirical values reported for several aquatic ecosystems. The main food-webs properties driving the size structure were the slope of the relationship between body mass and trophic level, the maximum trophic levels of the food-web and the stability of the community biomass. Analyses show a clear conservative trend in pelagic community size structure as demonstrated by the robustness of the NBSS slope and Pareto's γ against most of the topological changes in virtual networks.



The Central Chile upwelling area (33°–39°S) is considered one of the most productive ecosystems of the global ocean, with very high fisheries landings. Nevertheless, several of the main fisheries are considered to be in a “critical” state (e.g. Horse mackerel and Chilean Hake). Using a bioenergetic model, allometrically parameterized, this study assesses the consequences of various scenarios of fisheries management for the main resources in the area, in which catch effort is increased from a “no take” strategy to an intense fishing situation. Furthermore, the stock recovery and the time required are estimated by simulating a fishery closure after an intense fishing period. The following indicators show the main effects of overfishing on the ecosystem: a reduction in the trophic level of the catch, a reduction in the value of the NBSS slope, and a decrease in total ecosystem biomass, in particular in populations of species of large body size.

Finally, we evaluated the relationship between the NBSS slope and intercept, using virtual network analysis simulations, and confronting results against information derived from previously published works. There is no a unique relationship between the NBSS slope and intercept. This is important when designing ecosystem indicators based on NBSS.

Key Words: Size Structure, Ecological Modelling, Colombian Caribbean Sea, Continental shelf off Central Chile.



1.- INTRODUCCION

1.1.- Alometría, *power law* (Leyes de Potencia) y espectros de tamaño.

La estructura de un ecosistema se refiere a la distribución de la materia y la energía entre los componentes del sistema (ej. diferentes especies o rangos de tamaño). El funcionamiento de un ecosistema, que principalmente es una consecuencia de su estructura, comprende no solo los mecanismos involucrados en el procesamiento de transferencia de materia y energía, como por ejemplo el ciclo de nutrientes o la producción de biomasa, sino también la dinámica de su funcionamiento integral (Golley 1983, Odum 1983). Una de las principales dificultades que existen a la hora de analizar la estructura y funcionamiento de los ecosistemas tiene que ver con la elección del tipo de enfoque a emplear. Tradicionalmente se han enfrentado dos escuelas de pensamiento que se pueden, en términos muy generales, resumir en: el enfoque poblacional-comunitario y el enfoque proceso-funcional (Steele 1974, Platt 1985, O'Neill et al. 1986). Los primeros describen los ecosistemas como redes de poblaciones interactuando, en donde los componentes abióticos son considerados como meras influencias externas. Para los segundos, la unidad fundamental incluye tanto a los organismos como a los componentes físico-químicos, y para ellos el flujo de energía y el reciclamiento de nutrientes es más importante y fundamental que la entidad biológica que desempeña dicha función (O'Neill et al. 1986).

Desde las ideas de Elton (1927), una de las preguntas centrales de la ecología ha sido: ¿es la estructura de la red trófica idiosincrática, o existen patrones generales evidentes en todos los ecosistemas?. La presencia de algún patrón, permitiría sugerir la existencia de leyes generales ecológicas y evolutivas operando en la naturaleza. En este sentido, el tamaño corporal ha sido considerado una característica clave para investigar leyes que puedan gobernar la naturaleza. Teniendo en cuenta a toda la biosfera, los mayores metazoos (ej. las ballenas y secuoyas gigantes) pesan 21 órdenes de magnitud más que los microbios más pequeños (West 1999), incluso si consideramos un solo ecosistema, existe una

variación considerable en la masa corporal entre los miembros de su red trófica (Woodward et al. 2005). Entre esos tamaños extremos, existen individuos de distintas especies cubriendo todo el espectro de tamaños corporales, y precisamente, la característica fundamental de todos y cada uno de estos organismos, no es su taxonomía sino su tamaño corporal, el cual se encuentra ligado a: i) sus actividades físicas, tales como la locomoción, dispersión, y uso del espacio (Peters 1983, Jetz et al. 2004), ii) sus tasas biológicas tales como crecimiento, respiración, reproducción, y mortalidad (Peters 1983, Brown et al. 2004), iii) sus patrones evolutivos (Loeuille & Loreau 2005), y iv) algunas características poblacionales, tales como abundancia y nivel trófico en la trama alimenticia (Jennings et al. 2001, Cohen et al. 2003). Del mismo modo, al considerar especies de organismos de distintos tamaños, cambios regulares y predecibles se observan en las proporciones relativas de los distintos órganos y de los distintos procesos fisiológicos, tales como metabolismo y crecimiento (Damuth 2001).

Las Leyes de Escalamiento, “*scaling*”, como se conoce al conjunto de características de los organismos que cambian con el tamaño corporal a lo largo de muchos órdenes de magnitud, son extremadamente simples si se considera que trabajan con el más complejo de los sistemas, la vida y con los organismos tan diversos que la constituyen (West 1999). Uno de los patrones generales mejor documentados en la biología de un organismo es el escalamiento de la tasa metabólica con el tamaño corporal elevado a un exponente de $\frac{3}{4}$ (Peters 1983). Esta ley de la potencia $\frac{3}{4}$ o Ley de Kleiber, ha sido generalizada en grupos de organismos tan diversos como los unicelulares, invertebrados y vertebrados, y podría calificar como uno de los raros ejemplos de una ley biológica (Kleiber 1932, 1961, Peters 1983, West 1999). La Ley de Kleiber implica que la energía requerida para mantener una unidad de masa de un organismo, decrece con el tamaño. Los distintos grupos taxonómicos de animales presentan exponentes alométricos similares pero interceptos diferentes. En tanto que, todos los grupos de plantas cumplen con una única fórmula alométrica que se extiende a lo largo de 20 órdenes de magnitud en tamaño corporal (Belgrano et al. 2002). Niklas & Enquist (2001) atribuyen esta invarianza al hecho que, a diferencia de los organismos heterótrofos, todos los autótrofos comparten la misma maquinaria fisiológica básica. Esta indiferencia por la afiliación filogenética tiene importantes implicaciones

ecológica y evolutivas; por ejemplo, predice que la productividad primaria neta es altamente insensible a la composición de especies de una comunidad (Niklas & Enquist 2001).

Otro patrón alométrico de reconocida importancia tanto en ecología acuática como terrestre, es el que relaciona el tamaño corporal con la abundancia de los organismos (ej. Brown 1995, Gaston & Blackburn 2000, Kerr & Dickie 2001). Sin embargo, existe cierto grado de controversia respecto de la forma de la relación eco-alométrica y sus consecuencias para la ecología y la evolución (ej. Blackburn et al 1993, Cotgreave 1993, Loeuille & Loreau 2006). En parte, la problemática tiene su origen en el hecho de que hay cuatro relaciones distintas entre el tamaño corporal y la abundancia, que son habitualmente confundidas unas con otras en la literatura (White et al. 2007). De estas relaciones, en ecología acuática se emplea principalmente la distribución de los individuos por su tamaño corporal, conocida como el espectro de tamaños, una representación gráfica en dos dimensiones de las pirámides ecológicas de Elton (Cousins 1985). Un espectro de tamaños describe el patrón que relaciona el número de individuos en una clase de tamaño (independiente de la especie) y el tamaño medio de esa clase de tamaño corporal Platt & Denman 1977, 1978, Blanco et al. 1994). Los estudios de distribución de tamaño de los individuos en lugar de en especies, se enfocan en la interrogante acerca de como la energía se distribuye a lo largo de los distintos tamaños corporales (White et al. 2007). En esencia, la abundancia de los organismos de un determinado tamaño dentro de un ecosistema depende en última instancia de la energía disponible para ellos (Brown et al. 2004).

Los primeros modelos teóricos sobre la estructura de tamaños del ecosistema pelágico fueron propuestos por Kerr (1974), Sheldon et al. (1977) y Platt & Denman (1977, 1978). Mientras los dos primeros modelos estaban basados en el concepto del nivel trófico, el de Platt & Denman (1977,1978) está basado en el tamaño corporal, considerando la existencia de un flujo de energía continuo que fluye desde los organismos pequeños hasta los grandes. Los modelos de Kerr & Sheldon proponen que la biomasa es constante cuando los organismos están organizados en clases de tamaño logarítmicas. En tanto que, el modelo de Platt & Denman predice una ligera disminución en la biomasa al incrementarse el tamaño

de los organismos, teniendo una pendiente cercana a -0.22 , proponiendo una estructura alométrica para el ecosistema pelágico (Platt & Denman, 1977, 1978).

Matemáticamente el modelo se expresa como:

$$\beta(M) \propto M^{-1.22} \quad (\text{Ec. 1})$$

donde $\beta(M)$ es la función de biomasa normalizada¹, cuyo valor se aproxima a la densidad de individuos por clase de tamaños (Rodríguez 2010).

Si bien en sus inicios se sucedieron aportes importantes en esta área, y tuvo lugar una gran diversificación en las posibles aplicaciones, el desarrollo teórico sobre los espectros de tamaño de manera formal solamente se desarrolló para sistemas en estado estable (Platt & Denman 1977, 1978; Rodríguez & Mullin 1986a; Kerr & Dickie 2001; Quiñones et al. 2003a). La teoría de espectros de tamaño en un ecosistema propone que la distribución de tamaños de una comunidad debe ser característica en forma y temporalmente estable, en ausencia de perturbaciones mayores (Duplisea et al. 1997). Por otra parte, el efecto de las perturbaciones naturales o provocadas por la actividad del hombre, sobre la estructura de tamaños de la comunidad de un ecosistema, se ha desarrollado desde una visión empírica (ver Marquet et al. 2005 para una revisión). A pesar de la falta de una explicación mecanística más allá del estado estable, que permita su adecuada utilización en condiciones diferente al estado estable, las aplicaciones de los espectros de tamaño han sido múltiples, a saber:

- (i) Comparar entre diferencias en los espectros de tamaños entre ecosistemas y los cambios asociados a flujos de energía, flujos de carbono, diferencias en tramas tróficas, entre otros (Rodríguez & Mullin 1986a, b, Quiñones 1994, Quiñones et al. 2003a, Makarieva et al. 2004).
- (ii) Analizar la coherencia de los cambios detectados en la estructura de tamaños, y la estructura comunitaria a nivel taxonómico, cuando existen perturbaciones afectando la estabilidad física del ambiente (Rodríguez et al. 2001, Li 2002).

¹ El exponente de -1.22 de la función de biomasa normalizada $\beta(M)$ se corresponde con el exponente -0.22 de la función no normalizada.

- (iii) Observar y modelar la existencia de un acoplamiento entre los sistemas pelágico y bentónico (Schwinghamer 1981, Blanchard et al. 2009).
- (iv) Describir la estructura comunitaria bentónica, donde se evidencia que la macro y la meiofauna son grupos funcionalmente distintos (Schwinghamer 1981, Warwick 1984, Quiroga et al 2005).
- (v) Evaluar el efecto de la contaminación incorporada por la llegada de ríos sobre comunidades macrozoobentónicas en bahías marinas (Pagola-Carte 2004), y evaluar el efecto de tóxicos en sistemas pelágicos (Baca & Threlkeld 2000).
- (vi) Estimar a partir del espectro de tallas comunitario los parámetros de vida óptimos para una especie, basados en que el tamaño corporal de un organismo determinará para cada espectro con cuantos potenciales depredadores y presas compartirá el ambiente (Thygesen et al. 2005).
- (vii) Predecir, en aplicaciones de macroecología, la abundancia y estructura de tamaños de peces en años pasados, asumiendo ausencia de pesca (Jennings & Blanchard 2004).
- (viii) Evaluar el efecto de la intensidad de pesca sobre la comunidad (Rice & Gislason 1996, Haedrich & Barnes 1997, Thiam et al. 2004, Stobberup et al. 2005).

Si bien en las pesquerías se han empleado los análisis de espectros de tamaño de biomasa (ej. Rice & Gislason 1996, Duplisea et al. 1997, Gislason & Rice 1998, Bianchi et al. 2000, Rochet & Trenkel 2003, Shin et al. 2005, Stobberup et al. 2005, Gristina et al. 2006), debido a las dificultades y limitaciones propias del muestreo a bordo de las flotas pesqueras y de la ausencia de data histórica adecuada, éstos han sido aplicados con metodologías heterogéneas, y sin tener en cuenta las distintas consideraciones y supuestos estadísticos de los modelos, o las implicaciones ecológicas que afectan la interpretación de los espectros de tamaño y su variabilidad

Los coeficientes del espectro de tamaños, la pendiente (b) y el intercepto (a) han sido propuestos como índices de la estructura del ecosistema (Sprules & Munawar 1986). Muchos autores han sugerido el uso de la pendiente del espectro como un indicador del nivel de impacto de la contaminación sobre un ecosistema (ej. de Bruyn et al. 2002),

modificación del hábitat (Robson et al. 2005), o explotación, especialmente cuando se adopta un enfoque ecosistémico a las pesquerías (e.g. Shin et al. 2005, Jennings & Dulvy 2005). El intercepto, por el contrario, usualmente ha sido ignorado o propuesto como un indicador de la biomasa total en el ecosistema (Sprules & Munawar 1986).

Los espectros de tamaño parecen ser muy conservativos (Quiñones 1994, Marquet et al. 2005). Por ejemplo, Raffaelli et al. (2000) impusieron perturbaciones tamaño específicas (enriquecimiento y depredación) sobre los ensamblajes de especies sobre los sedimentos marinos. Estas perturbaciones afectaron significativamente las abundancias relativas de las principales taxa de invertebrados. Sin embargo, hubo poca evidencia de algún efecto significativo sobre la biomasa bentónica total o su espectro de tamaños. Sin embargo, a pesar de lo conservativo que han demostrado ser los espectros de tamaño, no se puede esperar que permanezcan inalterados cuando tantos factores están afectando la capacidad de respuesta y recuperación de los ecosistemas marinos (Jackson et al. 2001, Hughes et al. 2005), entre ellos: cambios mayores en la estructura de las redes tróficas marinas de acuerdo a los datos de desembarques pesqueros (ej. cambios de comunidades dominadas por grandes peces piscívoros hacia pequeños invertebrados y peces planctívoros; una reducción en el nivel trófico promedio de los grupos de especies reportadas en las estadísticas pesqueras globales; Pauly et al. 1998, Mills 2001); eutrofización de estuarios y mares costeros incrementando la frecuencia e intensidad de los eventos de hipoxia y anoxia en zonas costeras (Vitousek et al. 1997, Joyce 2000, Glibert et al. 2005) y contribuyendo al cambio de hábitat y la expansión geográfica y temporal de algunas especies causantes de floraciones de algas nocivas (Smayda 1997, Vitousek et al. 1997, Glibert et al. 2005) causando incluso enfermedades que afectan la salud humana (Glibert et al. 2005); cambio climático global con muchas consecuencias en el ámbito marino (ej. cambios en el pH del océano, expansión de las áreas de sobresaturación de la calcita y la aragonita, cambios en la circulación y la mezcla del océano; Cicerone et al. 2004); y eventos naturales como El Niño – Oscilación del Sur (Barber & Chavez 1986) o cambios de régimen físicos naturales generando cambios de régimen biológicos (Chavez et al. 2003). Consecuentemente, son pocos los ecosistemas que se pueden considerar como no impactados directa o indirectamente por el hombre. En consecuencia, para poder aplicar los espectros de

tamaño como posibles indicadores ecológicos (Rochet & Trenkel 2003, Link 2005, Rice & Rochet 2005, Shin et al. 2005), se vuelve imprescindible desarrollar la teoría ecológica relativa a los espectros de tamaño en sistemas alejados del equilibrio.

1.2.- Redes tróficas y redes virtuales

Las redes tróficas son esencialmente diagramas de flujo (Cohen et al. 2003), con vértices (nodos) representando elementos tróficos (usualmente especies u otras unidades taxonómicas) y flechas conectoras que representan flujos (ej. de energía, biomasa, individuos) desde los recursos hacia los consumidores. También proporcionan un marco para entender cómo las comunidades se encuentran estructuradas, cómo funcionan y cómo pueden responder a los cambios del medio ambiente (Pimm et al. 1991, Montoya et al. 2006). La arquitectura de las relaciones tróficas entre las especies está inextricablemente ligada a la estabilidad y persistencia de las comunidades naturales (May 1973, McCann 2000, Sole y Montoya 2001, Yvon-Durocher et al. 2008). Los principales descriptores y propiedades topológicas en el análisis de redes tróficas son los siguientes (Dunne et al. 2002, Rodríguez 2010):

- Número de especies tróficas (S), que representa una medida directa del tamaño de la red trófica.
- Número de conexiones tróficas (L) entre las distintas especies tróficas.
- Densidad de conexión (L/S) o el número de conexiones por especie.
- Conectancia² ($C = L/S^2$), que se define como el número observado de conexiones tróficas con relación al número máximo posible. Representa una medida de la complejidad de la red trófica.

Implantar en el desarrollo de modelos ecológicos de carácter predictivo (sensu Peters 1983, 1991), los modelos multiespecíficos de redes tróficas, es difícil debido a que estos

² Término que aún no recoge la Real Academia de la Lengua. Ampliamente difundido en la literatura ecológica en español como traducción del término inglés “connectance”, tampoco recogido en el Merriam-Webster ni en el Oxford Dictionary. “Connectivity” y conectividad serían adecuados si no fuera por el extenso uso de los otros términos que tienen un significado más concreto en ecología (Rodríguez 2010)

requieren cierta medida de agregación (Sugihara et al. 1984) para reducir la complejidad resultante de incrementar el número de nodos (es decir, número de especies). El tamaño individual ha sido considerado el criterio de agregación más adecuado por causa del carácter objetivo y repetitivo de su medida (Rodríguez 1994). Por esto, en los últimos años, un resurgimiento en el estudio de los espectros de tamaño ha ocurrido en paralelo con su aplicación en la modelación ecosistémica (Gin et al. 1998, Baird & Suthers 2007, Maury et al. 2007, Blanchard et al. 2009, Baird 2010, Poulin & Franks 2010). Otros criterios posibles de agregación, como el nivel trófico, han sido criticados debido a la ambigüedad y el carácter frecuentemente subjetivo de su asignación (Rigler 1975, Cousins 1987). Las cadenas tróficas acuáticas son fuertemente dependientes del tamaño corporal de sus constituyentes y la mayoría de depredadores son más grandes que sus presas (Sheldon et al. 1972). Las redes tróficas completas se caracterizan por un casi continuo incremento del nivel trófico medio con el tamaño corporal (Fry & Quiñones 1994, Jennings et al. 2002, Romanuk et al. 2011), por lo que, describir las especies de las redes tróficas acuáticas con un nivel trófico fijo (constante) no resulta apropiado (France et al. 1998). Mientras que el fitoplancton y algunos herbívoros mantienen un mismo nivel trófico a lo largo de su historia de vida, el nivel trófico de la mayoría de especies acuáticas presenta una variación ontogenética, incrementándose con el tamaño corporal (Jennings 2005).

Algunos procesos del ecosistema y de la estructura comunitaria se encuentran a menudo completamente ligados, como lo revela, por lo general, la presencia de relaciones positivas entre las funciones ecosistémicas y de la biodiversidad (Loreau et al. 2001). Woodward et al. (2005) sugieren que debido a que actualmente, las especies y sus funciones asociadas se están perdiendo a una tasa sin precedentes, es crucial lograr un mejor entendimiento del rol del tamaño corporal en las relaciones estructura-funcionamiento, particularmente debido a que las pérdidas de las especies son no aleatorias respecto al tamaño corporal (ej., Solan et al. 2004).

1.3.- Estabilidad y resiliencia

No existe consenso respecto a la definición de la estabilidad de un ecosistema. Tanto así que Grimm et al. (1992), identificaron 163 definiciones, basadas en 70 diferentes conceptos y 40 diferentes mediciones. Hansson & Helgesson (2003) identificaron tres propiedades fundamentales de la estabilidad, a partir de las cuales todas las demás definiciones de Grimm et al. (1992) podían reformularse. La primera propiedad es la (1) constancia, que identifica un sistema que permanece durante un período determinado de tiempo, en un subconjunto propio de estados (Hansson & Helgesson 2003). Esta propiedad describe lo que realmente sucede, no una tendencia o lo que pudo haber sucedido si las circunstancias hubieran sido diferentes. Algunos términos empleados como sinónimos de constancia son inercia (Murdoch 1970, Orians 1974) y persistencia (Margalef 1969). La segunda propiedad es la (2) robustez o “tendencia de un sistema a permanecer sin cambios, cuando está expuesto a perturbaciones” (Hansson & Helgesson 2003). El término resistencia (Boesch 1974) ha sido empleado como sinónimo de robustez. Por último, la tercera propiedad es la (3) resiliencia o “tendencia de un sistema para recuperarse o volver a (o cerca de) su estado original antes de la perturbación” (Hansson & Helgesson 2003). Una definición alterna de resiliencia es la “magnitud de perturbación que puede ser absorbida antes que un sistema cambie su estructura, cambiando las variables y procesos que controlan su comportamiento” (Gunderson & Holling 2002), básicamente antes de cambiar a un “estado estable alterno” (Holling 1973, Scheffer et al. 2001, Hughes et al. 2005). La primera definición de resiliencia se concentra en la estabilidad cerca a un estado de equilibrio estable, donde se utilizan la tasa y velocidad de retorno a las condiciones pre-existentes después de un evento perturbador para medir la propiedad (deAngelis 1980, Pimm 1984, Tilman & Downing 1994). La segunda definición hace hincapié en las condiciones lejos de cualquier punto de equilibrio estable, donde las inestabilidades pueden cambiar el sistema a otra cuenca de atracción la cual está controlada por un conjunto diferente de variables y caracterizada por una estructura diferente (Holling 1973, 2001, Gunderson & Pritchard Jr. 2002, Walker et al. 2002, 2004).

En este sentido, en esta Tesis se manejan dos conceptos de estabilidad: (i) la robustez de la estructura de tamaños (ej. la constancia del valor de la pendiente del espectro de tamaños (ET)), y (ii) cuan conservativa es la linealidad del ET (es decir, el valor del

coeficiente de determinación del ET y el ajuste a un modelo lineal, o el ajuste al modelo de Pareto). Para el caso de la resiliencia, el concepto que se utiliza es “el grado al cual las comunidades pueden absorber perturbaciones naturales y humanas recurrentes, y continuar regenerándose sin apartarse de su estructura de tamaños ideal”.

Lewontin (1969) planteó la interrogante de si era posible la presencia de más de una comunidad estable en un hábitat dado, situación que denominó “estados estables”, la importancia intrínseca de esta pregunta radica en que la existencia de estos estables haría impredecibles a los ecosistemas naturales en ausencia de información histórica. Trabajos teóricos posteriores confirmaron que los estados estables eran plausibles y de hecho bastante comunes (ej. May 1977, Case & Casten 1979, Law & Morton 1993). Connell & Sousa (1983) criticaron la existencia de estados estables, indicando que los ejemplos previamente descritos fallaban porque: (1) se referían a comparaciones espaciales de comunidades existentes bajo diferentes condiciones físicas, (2) las comunidades no se habían estudiado lo suficiente como para confirmar que eran estables, o (3) las diferencias observadas en tiempo o espacio no eran estables si desaparecían las perturbaciones antropogénicas. Estudios recientes sugieren que las actividades antropogénicas pueden volver los estados estables más probables (Scheffer et al. 2001). El hombre actualmente es capaz de modificar la estructura de los ecosistemas marinos a escala global (Myers & Worm 2003), por lo que la existencia generalizada de perturbaciones en los ecosistemas marinos sugiere que el concepto podría ser mejor denominado atractores o regímenes alternos en lugar de estados estables (Scheffer & Carpenter 2003, Knowlton 2004).

1.4.- Comunidades analizadas

1.4.1.- Comunidad bentónica-demersal del Mar Caribe de Colombia

El área de estudio (Figura 1) se localiza en la zona norecuatorial del mar Caribe suroccidental y comprende específicamente la franja costera del Caribe colombiano situada entre los 14 y los 72 m de profundidad, donde opera la flota industrial de arrastre. Limita al

oeste con la frontera panameña, en la zona de Cabo Tiburón (18° 4' latitud norte y 77° 19' longitud oeste) y en su extremo oriental con Venezuela, en la zona de Castilletes (11° 50' N, 71° 18' O). Cuenta con una extensión cercana a los 1600 km (Invemar 2001). A la altura de su desembocadura, el río Magdalena divide el Caribe colombiano en dos zonas naturales conocida como la zona sudoeste y la zona noroeste (Pereira 1995, Andrade 2000). Las áreas de pesca del sudoeste tienen una extensión de unos 3500 km² y las del noroeste de 2.200 km², para un total de 5.700 km², que corresponden aproximadamente al 50% de la zona explotable del recurso camarón. El área restante corresponde a zonas no arrastrables o prohibidas para el arrastre (Zárate 1995).

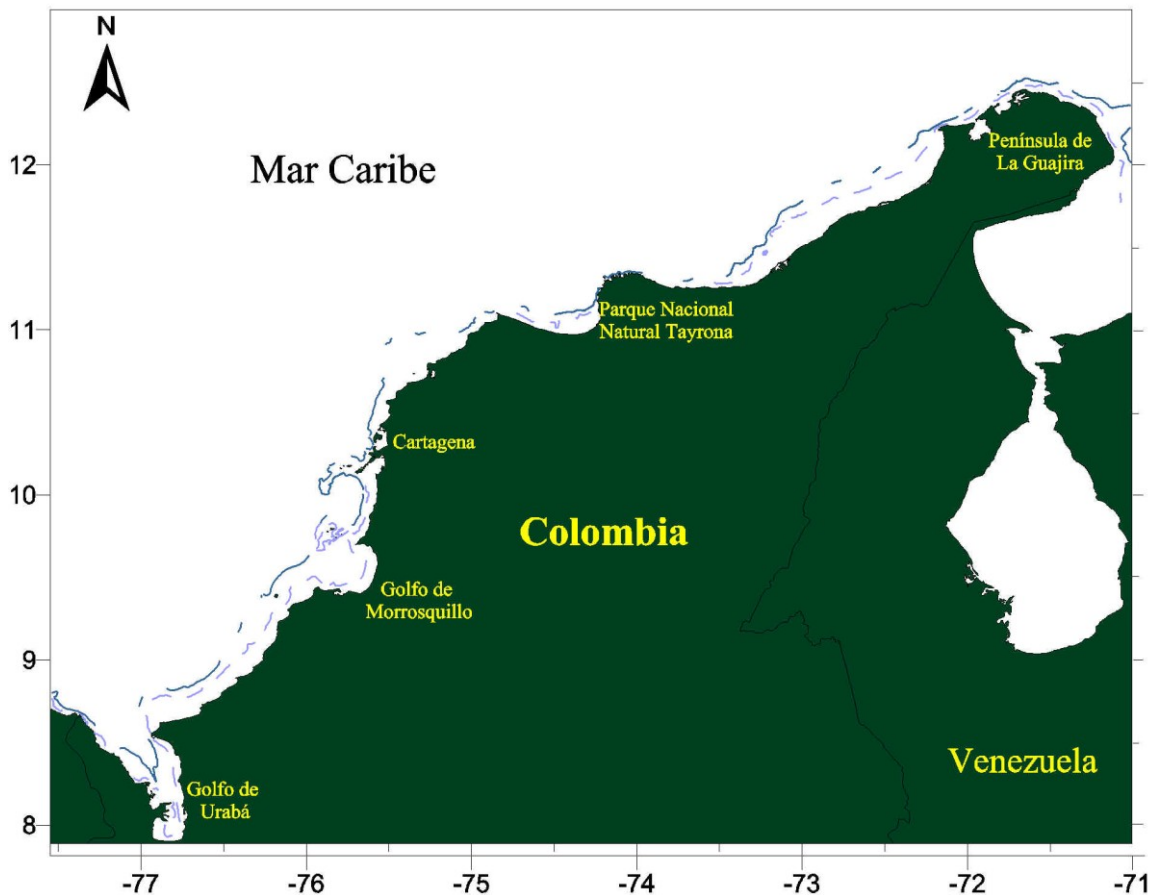


Figura 1. Área de estudio del Mar Caribe de Colombia.

La industria de arrastre camaronero en el Mar Caribe de Colombia se ha desarrollado en los últimos 35 años. Se ha sustentado mayormente en la explotación del denominado

camarón de aguas someras (*Farfantepenaeus brasiliensis*, *F. notialis*), concentrado hasta las 65 m de profundidad en el Caribe. En menor proporción son capturados *Litopenaeus schmitti* (camarón blanco) y *F. subtilis* (camarón café) y la especie de menor importancia comercial *Xiphopenaeus kroyeri* (camarón tití) (Londoño 1967, Veloso 1983, García & Martínez 1985). El desarrollo de esta pesquería se inicia en 1968, con algunas embarcaciones pequeñas de 18 m de eslora, cuyas áreas de operación estaban restringidas a las zonas cercanas a Cartagena, ciudad que ha sido el principal centro de actividad pesquera industrial del Caribe colombiano. Estas áreas se fueron ampliando gradualmente, inicialmente hacia el golfo de Urabá y posteriormente hacia el sector de la Guajira, dando lugar a una explotación camaronera de aguas someras en todo el litoral (Mora 1988). Para el año 2000, el recurso camarón constituía el 29.49% en peso del desembarco total del Mar Caribe de Colombia, excluyendo atunes, siendo el renglón económico más importante dentro de la exportación de recursos pesqueros (INPA 2000).

Actualmente, la industria pesquera camaronera, representada en empresas tales como Pesquera Continental S.A, Dista S.A., Pescobol, Pescaribe, entre otras, viene atravesando una difícil situación por la sensible disminución en las tasas de captura del camarón de aguas someras, el incremento en el costo del combustible y la caída en los precios internacionales del producto (Viaña y Manjarrés 2004, Viaña et al. 2004).

En el Mar Caribe de Colombia, la pesquería de arrastre de fondo ejerce presión sobre la comunidad demersal por la extracción del recurso objetivo (camarón) y se han registrado históricamente elevados niveles de captura de fauna acompañante (García et al. 2007). Esta fracción de la captura es parte de la pesca no regulada en el Mar Caribe de Colombia y se ha convertido en un tema central de la investigación pesquera internacional (Pitcher et al. 2002). Esta se divide en dos componentes: captura incidental y descarte. La captura incidental corresponde a individuos que, aunque no son objetivo de la pesquería, son utilizados y el descarte es la captura regresada al mar por razones económicas, legales o culturales (Alverson et al. 1994). Mundialmente, la pesca con redes de arrastre de camarón es la que más descartes produce, con efectos perjudiciales ampliamente reconocidos en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas (Alverson et al. 1994, Hall 1999). Un

estudio retrospectivo de la estructura comunitaria y abundancia del camarón y de la fauna acompañante diagnosticó tendencias de disminución general en la biomasa de los recursos demersales impactados por la pesquería de arrastre en el norte del Mar Caribe de Colombia (García et al. 2007).

Los ensambles de especies que son capturados por la flota industrial en el Mar Caribe de Colombia fueron significativamente diferentes entre los sectores de pesca (norte y sur, ver Figura 1) durante el periodo muestreado. El ensamble del sector sur estuvo tipificado por especies de características principalmente estuarinas como bagres y rayas, en tanto que el sector norte se caracterizó por los pargos rayados y corvinas que habitan en plataformas de fondos duros y blandos. La estructura comunitaria de la zona sur corresponde al rango de zonación menos profundo (0 a 20 m) propuesto para plataformas tropicales que es influido por aguas estuarinas y posee fondos lodosos (Lowe-McConnell 1991), en contraste la fauna de la zona norte concuerda con las comunidades del rango de zonación intermedio (20 a 60 m) de aguas claras y productivas con arenas finas y depósitos calcáreos (Lowe-McConnell 1991).

Una elevada riqueza de especies se ha registrado en el área de estudio. 295 grupos taxonómicos, de los cuales 207 estuvieron presentes en la zona norte del Caribe de Colombia, y 177 en la zona sur. Dentro de los 30 taxa dominantes, en términos de tasa de captura, en cada zona, 15 resultaron comunes para las dos zonas, destacándose los cangrejos nadadores (Portunidae), los peces lagarto (*Synodus* spp.), el pargo rayado (*Lutjanus synagris*), la raya (*Dasyatis americana*), la mojarra (*Diapterus rhombeus*), lenguados (*Syacium* spp.) y los peces gallina (*Prionotus punctatus*). Algunos taxa, en cambio, solo fueron dominantes en una zona, como los bagres (*Cathorops spixii*) y las perlas (*Lepophidium* spp.) en la zona sur, y corvinas (*Micropogonias furnieri*) y corocoros (*Orthopristis ruber*) en la zona norte.

1.4.2.- Plataforma continental de Chile Centro-Sur

El área de estudio corresponde a la zona marina de Chile Central (33°–39°S) y se extiende hasta los 65 km de la costa, abarcando una superficie total aproximada de 50,000 Km² (Figura 2). Esta área constituye un típico sistema de corriente de borde oriental, o ecosistema de surgencia. Los altos niveles de productividad primaria reportados para este sistema de surgencia, los cuales son de los más altos reportados para el océano abierto (Fossing et al. 1995, Daneri et al. 2000), sustenta una biomasa de peces muy alta, que a su vez sustenta una de las pesquerías más productivas a nivel mundial (FAO 1995). Esta área ha sido tradicionalmente considerada la principal área de pesca para las flotas industriales arrastrera y cerquera.

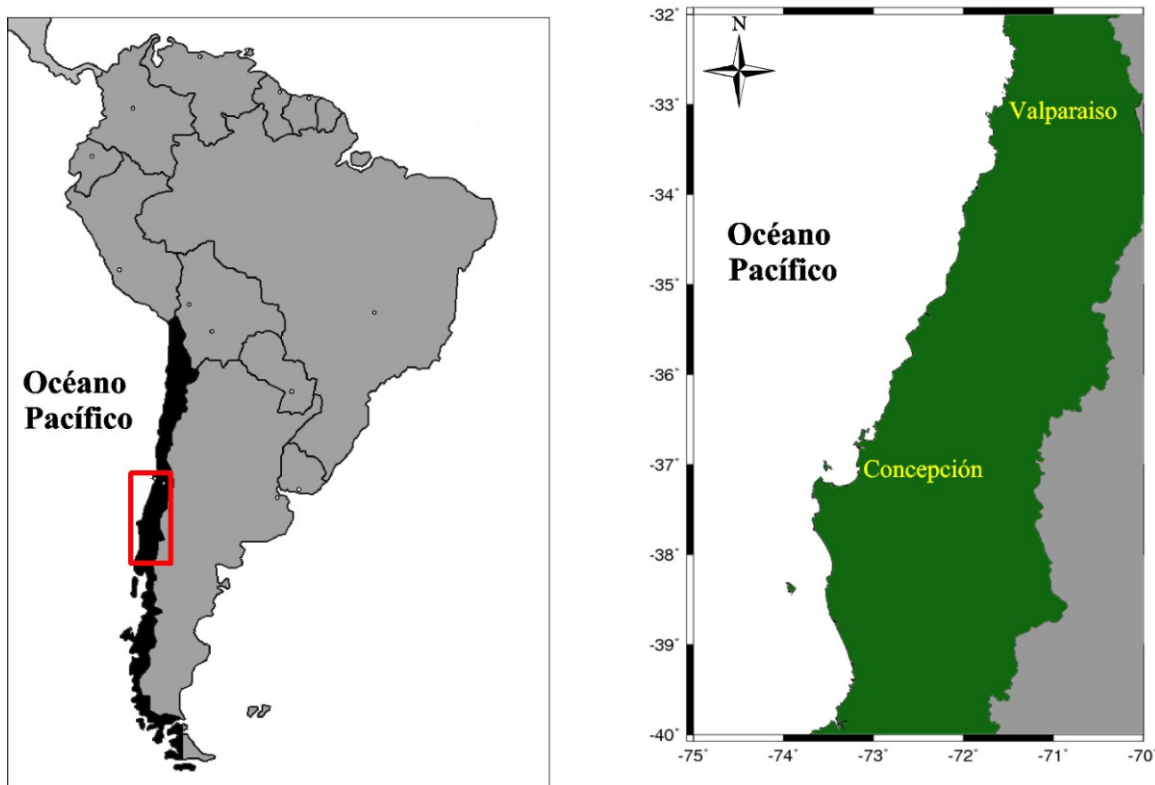


Figura 2. Área de estudio de la plataforma continental de Chile Centro-Sur.

En cuanto a pesquerías, Chile es un importante actor a nivel internacional, desde mediados de 1980's, se ha posicionado entre los países más importantes, con volúmenes de captura que han superado los 4 millones de toneladas (FAO 2007). Sin embargo, Quiñones et al (2003b) reportan que la economía regional ha vivido desde 1997 un proceso de

contracción en la actividad pesquera dedicada a la captura y procesamiento de las especies pelágicas más importantes: jurel, merluza de cola, anchoveta y sardina común. Este proceso se puede ver como la respuesta de las empresas, personas y autoridades a la restricción en las capturas producto de las bajas biomásas existentes, que se ha hecho evidente especialmente en los últimos años. El punto de inflexión ocurre en abril de 1997 cuando se produce la primera veda en la pesquería del jurel, generando el inicio oficial de la crisis pesquera. Desde ese momento se observan cambios significativos en los niveles de las variables socio-económicas principales.

El estado de los principales recursos extraídos en Chile, el cual es informado en los reportes técnicos generados por la Subsecretaría de Pesca (SUBPESCA), indican que los stocks de la merluza común y el jurel han presentado claros signos de sobreexplotación (SUBPESCA 2007, 2008b), así lo reflejan las tendencias en las capturas globales, que en el período 2007/2008 fueron aproximadamente la mitad de lo capturado a mediados de los años 1990's. Provocando el cierre temporal al acceso a los stocks de jurel y merluza se encuentra temporalmente cerrado, (SUBPESCA 2010a, b). En tanto que los stocks de sardina común y anchoveta (norte y centro-sur) presentaron una condición saludable en los años 2007/2008, aunque marcadamente dependientes de condiciones ambientales que favorezcan fuertes reclutamientos (SUBPESCA 2005, 2008a); sin embargo, el stock de anchoveta en 2008/2009 presentó los niveles más bajos de los últimos años, encontrándose sus niveles de biomasa desovante por debajo del nivel crítico (SUBPESCA 2009). Siendo el stock de sardina el único que se mantiene en una condición alejada de la sobrepesca.

A pesar de los bajos volúmenes de captura en los recientes años, los beneficios económicos tendieron a aumentar debido a la comercialización de productos pesqueros, particularmente la harina de pescado, cuyo precio ha evolucionado positivamente desde los 300USD/ton a mediados de los años 1980's hasta más de 1000 USD/ton en el año 2008 (Leal et al. 2010). La harina de pescado es el principal producto elaborado a partir de los recursos pelágicos; en Chile los más importantes (en cuanto a volúmenes capturados) son el jurel, sardina común y anchoveta. Después de la crisis del jurel 1997-2002, una parte importante de las

capturas ha sido redireccionada hacia la elaboración de productos congelados, surimi, y otros productos de consumo humano directo (Quiñones et al. 2003b, Leal et al. 2010).



2.- HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

Considerando que:

- Los espectros de tamaño han demostrado ser un atributo conservativo del ecosistema, estable temporalmente en ausencia de perturbaciones mayores.
- Existe preocupación en la comunidad científica global por los múltiples tipos de perturbación que afectan la resiliencia de los ecosistemas acuáticos.
- La necesidad de evaluar que tan irreversibles son los cambios ocurridos en la estructura de tamaños y sus implicaciones en la resiliencia del ecosistema.
- La actual tendencia en manejo pesquero a buscar aproximaciones ecosistémicas para la administración de recursos, analizando variables emergentes características del ecosistema, que van más allá del sumar las características de cada población.
- El tamaño corporal está empezando a ser considerado como una variable básica en los estudios de las redes tróficas y de la estabilidad del ecosistema, debido a que ha sido reconocido que casi todas las características de un organismo varían de una manera que puede ser predicha a partir de su tamaño corporal (Brown et al. 2004), sin tener que recurrir a la muchas veces tediosa tarea de identificación taxonómica, ni sin implicar grandes gastos económicos, temporales o tecnológicos en su adquisición (Makarieva et al. 2004, Woodward et al. 2005).
- Las diferencias taxonómicas y en las condiciones físicas detectadas entre las distintas zonas y ecorregiones del Mar Caribe de Colombia (Duarte et al. 2006).
- La predicción de Platt & Denman (1977, 1978) sobre la ligera disminución en la biomasa de una comunidad al incrementarse el tamaño de los organismos, presentando un ETBN con una pendiente cercana a -1.22 , ha sido comprobada por los trabajos de Rodríguez & Mullin (1986a) y Quiñones et al. (2003a).

- Se ha observado que el incremento del esfuerzo pesquero produce un empinamiento en el ETBN (ej. Pope & Knights 1982, Rice & Gislason 1996, Bianchi et al. 2000).

Entonces, se plantea como objetivo general de esta investigación “*Evaluar la estabilidad de la estructura de tamaño de comunidades, analizando su robustez ante cambios en la estructura de la red trófica y su resiliencia ante distintas perturbaciones*”.

De este objetivo general emergen las siguientes hipótesis

Hipótesis general

La magnitud de la variabilidad de los espectros de tamaño refleja cuán intensa es una perturbación en un ecosistema, hasta el punto que perturbaciones muy intensas provocan la pérdida de la linealidad de los espectros de tamaño.

Hipótesis específicas

Hipótesis 1.1 La estructura de tamaños de la comunidad bentónica-demersal del Mar Caribe de Colombia está perturbada por el fuerte impacto de la pesca de arrastre, y consecuentemente, la linealidad del espectro de tamaños se pierde.

Hipótesis 1.2 La zona norte del Mar Caribe de Colombia se caracteriza por ser de carácter más eutrófico que la zona sur, por lo que se espera que la pendiente del espectro de tamaño de biomasa normalizado sea más negativa en la zona sur respecto a la zona norte.

Hipótesis 1.3 Las características ecológicas de la región del Golfo de Urabá, incluyendo el hecho de ser una zona relativamente poco impactada por actividades antropogénicas, generarán distribuciones de biomasa por tamaños claramente diferenciables (ej. diferente pendiente del espectro de tamaño y distribución de los residuos) del resto del Mar Caribe Colombiano.

Hipótesis 2.1 La pendiente del espectro de tamaños de biomasa normalizado de una comunidad estable, en términos de la variación de su biomasa comunitaria, es cercana a -1.22.

Hipótesis 2.2 La pendiente del espectro de tamaños de biomasa de una comunidad es dependiente de la conectancia.

Hipótesis 3.1 La pendiente del espectro de tamaños de biomasa es función del esfuerzo pesquero aplicado sobre la comunidad del ecosistema de plataforma continental de Chile Central.

Hipótesis 3.2 Los niveles de esfuerzo pesquero sobre especies objetivo existentes en la zona central de Chile generan impactos a nivel de toda la trama trófica del ecosistema.

Hipótesis 4.1 Los parámetros de los espectros de tamaño de biomasa normalizados (intercepto y pendiente) no se encuentran correlacionados.

Las hipótesis formuladas serán puestas a prueba a través del desarrollo de los siguientes objetivos específicos.

Objetivo 1: Analizar la distribución de tamaños de la biomasa y la abundancia de la comunidad costera bentónica-demersal, la cual ha sido fuertemente explotada por la pesquería de arrastre de camarón en el Mar Caribe de Colombia.

Objetivo 2: Explorar las relaciones existentes entre la estructura de tamaños con las variables topológicas y la estabilidad de la red trófica de una comunidad virtual.

Objetivo 3: Evaluar el impacto del incremento del esfuerzo pesquero sobre la estructura de la comunidad de la plataforma continental de Chile central mediante el empleo de redes virtuales parametrizadas alométricamente.

Objetivo 4.1: Evaluar la relación entre la pendiente y el intercepto de los espectros de tamaño de biomasa normalizados, al emplear un análisis de redes virtuales para generar simulaciones de poblaciones virtuales.

Objetivo 4.2: Explorar la relación entre la pendiente y el intercepto de los espectros de tamaño normalizados en trabajos previamente publicados.

Para cumplir los objetivos planteados en esta tesis, se llevó a cabo un programa de trabajo compuesto de cuatro etapas, cada uno de las cuales desemboca en la generación de un manuscrito.

En el primer manuscrito, Capítulo 1, se describe la estructura de tamaños de una comunidad bentónico/demersal fuertemente impactada por la pesquería de arrastre camarero en el Mar Caribe de Colombia. De este modo, se evaluó la utilidad de los espectros de tamaño para describir comunidades que se encuentran alejadas del estado estable. Esta pesquería presenta un nivel de fauna acompañante del 93%, del cual cerca del 80% es descartado en un ecosistema relativamente somero. Estas características hacen de esta pesquería un excelente caso de estudio para explorar los impactos de la pesca sobre la estructura de tamaños de las comunidades.

En el segundo manuscrito, Capítulo 2, se realizó un análisis de cómo los cambios en la topología de las redes tróficas afectan a la distribución de la biomasa a través de las clases de tamaño corporal (es decir, Espectros de Tamaño de Biomasa Normalizado, ETBN, y la distribución generalizada de Pareto, dgP). Esta investigación nos permite incorporar el análisis de los ETBN y la dgP, en un modelo alométrico ya probado en distintos ecosistemas tanto acuáticos, como terrestres. Esto es importante por que hasta

ahora no había documentación de cómo los cambios en la topología de la red trófica afectan a la distribución de la biomasa a lo largo de la estructura de tamaños de una comunidad.

En el tercer manuscrito, Capítulo 3, se modeló la dinámica temporal de las biomásas de los grupos funcionales de la comunidad del Ecosistema de Chile Central. De este modo se intenta predecir los posibles efectos del incremento del esfuerzo pesquero sobre distintos indicadores ecológicos del ecosistema, simulando las condiciones presentes en 1992 cuando los stocks se encontraban en buenas condiciones, incluyendo el efecto sobre la estructura de tamaños, y observar si los resultados en este aspecto son coherentes con lo observado en las comunidades bentónico/demersales del Mar Caribe de Colombia. Por otro lado, pretendemos predecir algunas posibles consecuencias de distintos niveles de esfuerzo pesquero en Chile Central, simulando las actuales condiciones de los principales recursos pesqueros, donde tres de los cuatro principales recursos han sido catalogados como en estado crítico (anchoveta, *S. benticki*, merluza, *M. gayi*, y jurel, *T. symmetricus*) y solamente la sardina (*E. ringens*) se encuentra catalogado en estado saludable.

En el cuarto manuscrito, Capítulo 4, se analiza la existencia o no de una correlación entre la pendiente y el intercepto del modelo lineal del ETBN. Esta correlación fue observada en las simulaciones realizadas con comunidades virtuales, la misma ha sido advertida en algunos casos concretos y ha sido asumida frecuentemente como regla en la literatura. Sin embargo, previamente nunca se ha realizado un análisis en profundidad de esta asociación entre parámetros del ETBN. Esto es importante de resolver, debido a que los ETBN han sido propuestos como herramientas útiles para el manejo de ecosistemas, en temas de contaminación y pesquerías.

3.- MATERIALES Y METODOS

3.1.- Estructura de tamaños de una comunidad fuertemente impactada (MS1)

3.1.1.- Área de estudio

El área de estudio incluye la plataforma continental del Mar Caribe de Colombia (Figura 1), abarcando una línea de costa de 1,600 km. El río Magdalena divide naturalmente esta área en las zonas de pesca norte y sur. La zona norte ($12^{\circ}40'$ N, $77^{\circ}19'$ W) se caracteriza por la presencia de eventos de surgencia estacionales alimentados por los Vientos Alisios (Andrade 2000), mientras que la zona sur ($11^{\circ}50'$ N, $71^{\circ}18'$ W) está significativamente influenciada por descargas continentales (Patiño & Flórez 1993). La costa de la zona norte es árida en casi la totalidad de su longitud, con una plataforma continental ancha, con grandes extensiones de fondos arenosos cerca de Riohacha, donde abundan los sectores de arena y coral (Piñeros & Sieguert 1989). La costa de la zona sur presenta abundante vegetación, y una plataforma continental estrecha, no más de 84 m desde la costa. El fondo es plano y compuesto de lodo y arena fangosa, con profundidades que oscilan entre 25 y 50 m. El intercambio de agua entre las zonas norte y sur del Mar Caribe de Colombia, separadas por la desembocadura del río Magdalena, es mínimo debido a que el agua del río siempre tiende a moverse hacia el sur debido al giro anticiclónico que se genera entre Centroamérica y el sur del Mar Caribe de Colombia (Andrade et al. 2003). Esto constituye una barrera biogeográfica para la mayoría de las especies marinas.

La zona sur puede ser dividida en tres ecorregiones (INVEMAR 2000): i) La ecorregión del Golfo de Morrosquillo, influenciada por las descargas continentales con baja transparencia del agua y baja exposición a la acción de los vientos y las olas, presenta abundantes praderas de pastos marinos, con sistema de deltas y estuarios con bosques de manglar; ii) La ecorregión del Archipiélago Coralino (Islas), abarca las plataformas calcáreas someras y los bancos coralinos localizados en la zona continental entre Islas del Rosario e Isla Fuerte, así como la plataforma continental entre los 40 y los 130 m de profundidad, presenta aguas transparentes; y iii) la ecorregión del Golfo de Urabá, presenta una plataforma continental amplia, principalmente con lodos terrígenos, fuertemente influenciado por descargas continentales, aguas predominantemente turbias, definido por planicies aluviales con bosques de manglar y un delta de rápida ampliación del río Atrato. Es considerado como un estuario, con parches de coral y praderas de pastos marinos a lo largo de la línea costera montañosa. Las zonas de Norte y Sur de Morrosquillo constituyen zonas de transición.

3.1.2.- Fuentes de la información

En el marco del proyecto “Valoración biológico-pesquera y ecológica de la pesca industrial de arrastre camaronero e impacto de la introducción de dispositivos reductores de fauna acompañante, en el Mar Caribe colombiano”, del Grupo de Investigación Evaluación y Ecología Pesquera (GIEEP, Universidad de Magdalena, Colombia), se realizaron 10 campañas de pesca a bordo de las embarcaciones de la flota camaronera con base en la

ciudad de Cartagena (Colombia), entre agosto de 2004 y julio de 2005 (Tabla 1). Nueve cruceros fueron realizados en la zona sur del Mar Caribe de Colombia y uno en la zona norte (Figura 3). La distribución espacial de los lances no es demasiado extensa geográficamente, debido a que históricamente estas actividades se han circunscrito a unas zonas de pesca específicas, debido a limitantes para la operatividad de las redes de arrastre, al conocimiento tradicional y preferencia de los capitanes de pesca de los lugares con mayor abundancia del recurso objetivo (camarón) y algunas limitaciones de índole social.

Tabla 1. Número de lances e individuos muestreados en cada crucero en el Mar Caribe de Colombia.

Crucero	Fecha inicio	# Arrastres (# Individuos)		Total
		Norte	Sur	
SVFA02	agosto 2004	-	17 (16 614)	17 (16 614)
SVFA03	septiembre 2004	20 (17 388)	16 (20 875)	36 (38 263)
SVFA04	octubre 2004	-	14 (4 059)	14 (4 059)
SVFA05	noviembre 2004	-	18 (1 802)	18 (1 802)
SVFA07	enero 2005	-	18 (6 461)	18 (6 461)
SVFA08	febrero 2005	-	17 (7 886)	17 (7 886)
SVFA09	abril 2005	-	15 (14 288)	15 (14 288)
SVFA10	mayo 2005	-	19 (7 536)	19 (7 536)
SVFA11	junio 2005	-	7 (631)	7 (631)
Total		20 (17 388)	175 (80 152)	197 (97 640)

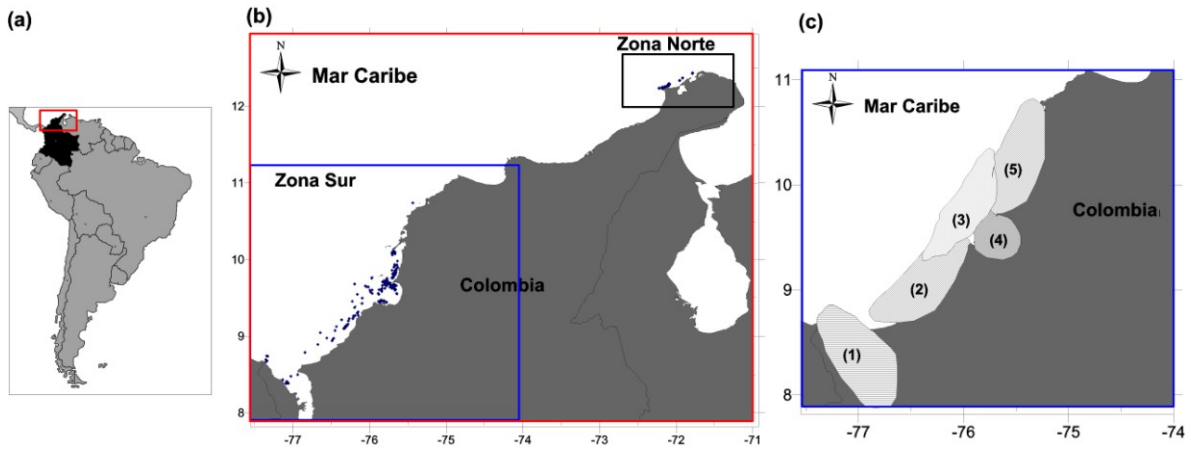


Figura 3. (a) Área de estudio. Mar Caribe de Colombia. (b) Distribución de los lances analizados en las zonas norte y sur. (c) Localización de las Ecorregiones de la Zona Sur: (1) Golfo de Urabá, (2) Sur de Morrosquillo, (3) Islas, (4) Golfo de Morrosquillo, y (5) Norte de Morrosquillo.

3.1.3.- Muestreo

En todos los cruceros se emplearon embarcaciones con las mismas características tanto en sus aparejos de pesca (4 redes tipo semibalón, dos por banda, con puertas, cadenas despertadoras, el tamaño de malla en el copo es de 1 3/4", medida de medio nudo a medio nudo totalmente estirada., y sin empleo de ningún dispositivo exclusor), como en su utilización (velocidad de arrastre con un promedio de 2.8 nudos en los lances evaluados, equipos electrónicos tales como navegador satelital y videosonda, faenas principalmente nocturnas, duración de los lances entre 3 y 5 horas) (Viaña et al. 2004).

Para cada lance muestreado se registró la información de fecha, hora, profundidad, ubicación y duración. Esta información fue cotejada y validada con la data proveniente del seguimiento de la flota mediante los rastreadores satelitales. Se analizó la captura de una de

las cuatro redes con que operan estas embarcaciones (dos por banda); para anular posibles sesgos o errores sistemáticos debido a efectos de la ubicación de la red, en cada lance se efectuó una selección aleatoria de la red objeto de muestreo (aleatorización de la unidad experimental). La captura se analizó a bordo mediante el protocolo propuesto por Pauly (1983):

- Se estableció la composición por especie de todos los grupos capturados.
- Las especies de la fauna incidental (comerciales) se analizaron en su totalidad a bordo.
- Las especies de descarte (no comerciales) se sub-muestrearon siguiendo el siguiente esquema: los ejemplares grandes y medianos (de todas las especies) fueron contados y pesados por separado y solo una fracción equivalente a $1/5$ del resto de la captura distribuida uniformemente se empleó para determinar la composición y abundancia por especie. La extrapolación de esta sub-muestra al total de la muestra (la cual se obtiene al multiplicar por 5 los valores de la sub-muestra), sumada a los datos de los ejemplares medianos y grandes, correspondió a los resultados totales de cada lance de pesca muestreado. Los ejemplares fueron almacenados y congelados para su posterior identificación y análisis en el laboratorio del Centro Planta Piloto Pesquera de Taganga de la Universidad del Magdalena.
- Las capturas observadas fueron extrapoladas a la totalidad del arrastre, multiplicando los valores de la red seleccionada por cuatro, para obtener la captura de las 4 redes con que faena cada embarcación.

La precisión del procedimiento de pesaje a bordo fue verificada tomando muestras, de la captura objetivo e incidental (30% del contenido de la red), del 25% de los arrastres, y reanalizando estas en el laboratorio.

3.1.4.- Fase de laboratorio

Los ítems fueron clasificados en los siguientes grupos: peces (dividido en condriictios y osteictios), invertebrados (artrópodos, moluscos, equinodermos y otros), vegetales (algas y restos vegetales) y basura (objetos de fabricación humana, no considerados al calcular el descarte). Posteriormente, los individuos se identificaron al nivel taxonómico más bajo posible, empleando para tal fin, guías especializadas para cada grupo. Esta información, si bien no es relevante para la construcción de los espectros de tamaño, fue empleada en el Proyecto para caracterizar la composición de especies de las distintas zonas de pesca, ecorregiones del sur y para conocer su estacionalidad a lo largo de los cruceros realizados, esta información se empleó para contrastar con los resultados de la estructura de tamaños. Para conocer más información relativa a la composición de especies se puede revisar varios de los manuscritos generados en el Proyecto (ej. Duarte et al. 2006, Acevedo et al. 2007, Florez-Leiva et al. 2007, Manjarrés et al. 2008).

Los peces e invertebrados fueron pesados y medidos individualmente. Los organismos que llegaron incompletos o en más de un pedazo, fueron pesados en grupo y contadas las cabezas para evitar contar un individuo más de una vez.

Para el pesaje de los individuos, se empleó una balanza semi-analítica, con una precisión de 0.01 g. Los individuos se pesaron sin eviscerar (peso húmedo total).

Para los distintos grupos taxonómicos se empleó una medida diferente. Para la selección de dicha medida se tuvo en cuenta principalmente dos criterios: 1) ser la medida más grande posible y 2) ser fácilmente repetible en cada uno de los individuos del grupo taxonómico. El primer criterio se fundamenta en que al manejar la misma precisión para las distintas medidas (determinado por la herramienta de medición), mientras más grande sea la medición realizada el error será menor en términos porcentuales. El segundo criterio tiene que ver con que existen muchos individuos con una forma flexible por ejemplo anémonas, pulpos, calamares, no poseen una medida corporal fácilmente repetible, ya que al cambiar su forma dos medidas del mismo individuo pueden ser completamente diferentes; por otra parte, algunos individuos sufren maltrato durante el arrastre o el transporte y/o procesamiento de las muestras, lo cual ocasiona rotura de aletas en el caso de peces, espinas en el caso de crustáceos, brazos en el caso de las estrellas de mar. Eso reduce el número de posibles medidas, al momento de elegir la adecuada en cada grupo.

Se empleó un ictiómetro con una precisión de 0.01 cm, para realizar las mediciones en los individuos con una longitud total mayor a 15 cm. En tanto que para los individuos menores a 15 cm, o para individuos cuya forma dificultaba la medición de su longitud (Figura 4), se empleó un calibrador con una precisión de 0.01 cm.

Por ejemplo, en el caso de los moluscos bivalvos y gasterópodos, se tomó como medida el alto de la concha (Figura 4). Los crustáceos fueron identificados y luego medidos, seleccionando la medida empleada con base en la familia y la forma del caparazón (Figura 4), para individuos de las familias Leucosiidae, Squillidae y Paguridae se empleó como medida el largo de su caparazón, en cambio para individuos de la familia Portunidae se midió el ancho del caparazón. Para las rayas de la mayoría de familias se empleó la Longitud del Disco, en tanto que para los individuos de la familia Rhinobathidae se utilizó la Longitud Total.

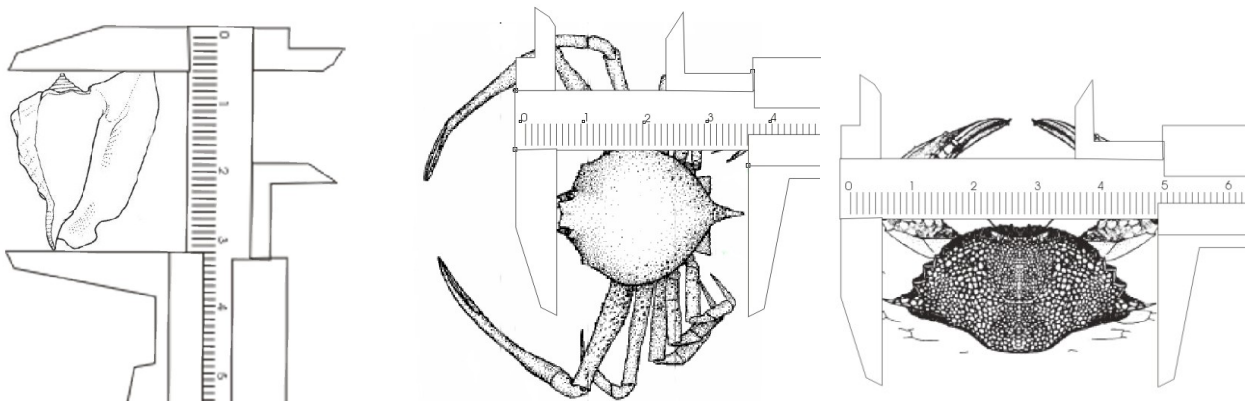


Figura 4. Ejemplo de algunas medidas tomadas en laboratorio a individuos de distintos grupos.

Para el caso de los moluscos con concha y los cangrejos ermitaños, se pesó el individuo con la concha, para poder conocer el peso total de la muestra transportada en el saco. Pero además para conocer la biomasa del individuo, se extrajo el cangrejo ermitaño de la concha y se pesó el individuo; para el caso de los moluscos se limpiaba la concha, se

pesaba, y se calculó el peso del individuo restándole al peso de la concha con el individuo en su interior, el peso de la concha vacía.

3.1.5.- Construcción y análisis de los espectros de tamaño

La biomasa y el número de individuos capturados por hora (h) de arrastre en cada rango de tamaño (expresado en gramos) fueron estimados mediante el método del estimador de proporción (Scheaffer et al. 1990) de la forma:

$$\hat{R} = \sum_{i=1}^n a_i / \sum_{i=1}^n o_i \quad (\text{Ec. 1})$$

donde n es el número de lances muestreados, a_i es la biomasa (B) o el número de individuos (N) capturados en el rango de talla en el lance i -ésimo, y o_i la duración del lance i -ésimo. R provee estimaciones insesgadas y confiables, particularmente cuando tanto la captura incidental, como los tiempos de arrastre exhiben una alta variabilidad (Ye 2002).

Para la construcción de los espectros se limitó a los individuos con longitud total dentro del rango de tallas no afectado por la selectividad del arte. El límite inferior de este rango se determinó empleando una adaptación del método de la curva de probabilidad de captura linealizada (Sparre & Venema 1997), donde se evidencia el rango de tamaños para el cual no se selecciona el 100% de los individuos presentes (Figura 5). El límite superior

de dicho rango se estableció observando a partir de que tamaño había ausencia total de individuos en al menos un 10% de los lances analizados.

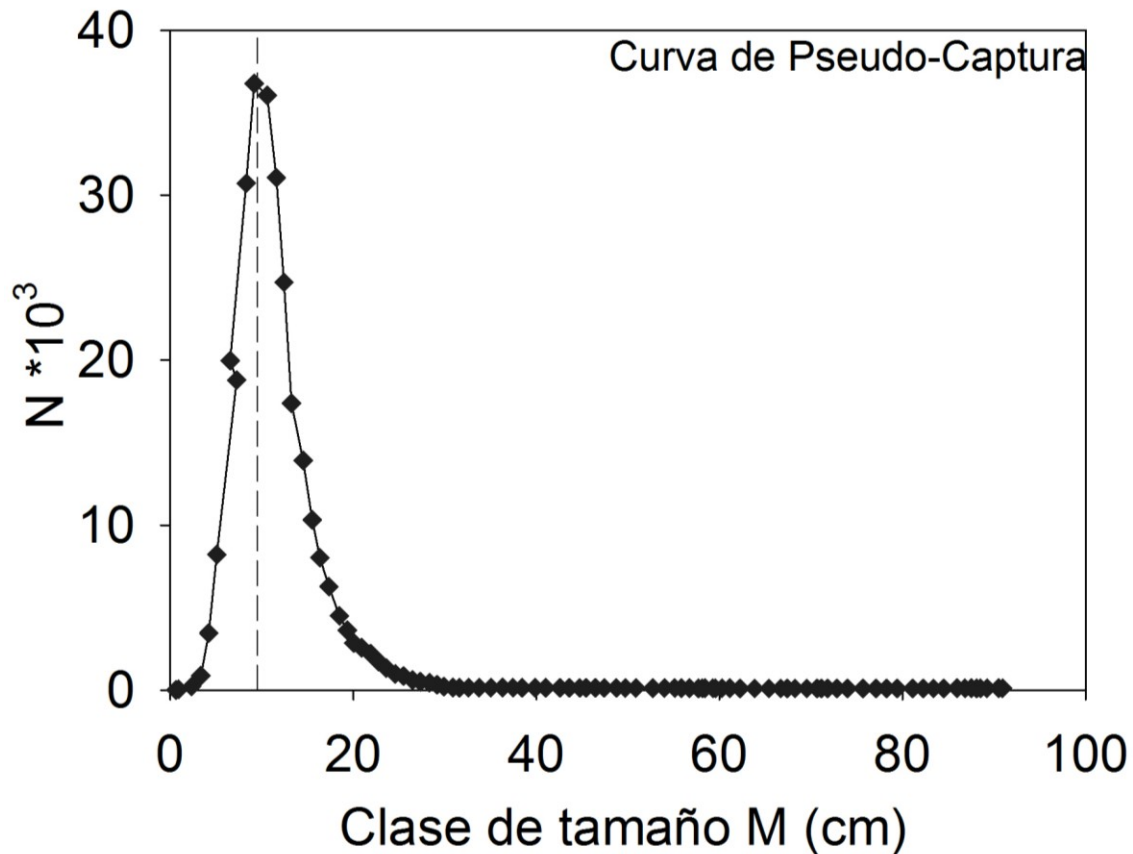


Figura 5. Curva de Pseudo-Capturas para determinar el tamaño corporal a partir del cual la selectividad del arte no tienen ningún efecto.

Los Espectros de Tamaño de Biomasa (ETBN) y Abundancia (ETAN) Normalizados para estratos pre-definidos (zonas, ecorregiones del sur, y cruceros de pesca) fueron construidos de acuerdo a Blanco et al. (1994), se empleó como medida de tamaño corporal, el peso de los individuos. El espectro de tamaños normalizado se obtiene después de dividir la biomasa y la abundancia en cada rango de tamaño (M) por su amplitud (ΔM). Se aplicó logaritmo en base 2 a la variable independiente (peso) y a las dependientes

(biomasa y abundancia) como fue propuesto por Platt & Denmann (1977) y Blanco et al. (1994).

Para la verificación de si los espectros se ajustaban o no a un modelo lineal se aplicó el método de mínimos cuadrados (Zar 1999); para cada espectro se calculó la pendiente, el intercepto y el coeficiente de determinación (R^2).

Para analizar el grado de alejamiento del estado estable teórico, se analizó el patrón de variación residual alrededor de la línea ideal que constituye el espectro de tamaños (Cozar et al. 2003). Las irregularidades del espectro respecto al valor esperado por la teoría se calcularon forzando la pendiente a un valor de -1.00 (b_i) en el análisis de regresión del espectro de tamaños, y recalculando el valor de a :

$$a_i = \overline{\log B} - b_i \log M \quad (\text{Ec. 2})$$

La línea teórica obtenida permite calcular un valor de biomasa (abundancia) teórico normalizado (B_t) para cada clase de tamaños con la siguiente ecuación:

$$\log B_{t(M)} = a_i - b_i * \log M \quad (\text{Ec. 3})$$

De esta forma, se estimó un nivel de referencia para cada espectro realizado, la diferencia entre B_i con respecto a B_{ti} se denomina irregularidad. Se realizó una resta logarítmica debido al amplio rango de valores de biomasa a lo largo del espectro de

tamaños. Este estimador adimensional se denomina “anomalía de la biomasa” (AB) (Cozar et al. 2003):

$$AB = \log\left(\frac{B}{B_t}\right) \quad (\text{Ec. 4})$$

Los valores positivos o negativos indican si la irregularidad del espectro, es un domo (+) o un valle (-), respectivamente.

3.1.6.- Distribución acumulada de Pareto

Alternativamente se empleó la distribución de Pareto (Vidondo et al. 1997), un modelo ampliamente usado en varias disciplinas con sistemas de estructuras en tamaño o en otros sistemas jerárquicos para evitar pérdida de información. Esta distribución se caracteriza por presentar colas derechas muy largas. La función de densidad de la probabilidad de Pareto está definida como:

$$f_{dp}(M) = ck^c M^{-(c+1)} \quad (c > 0), (M \geq k > 0) \quad (\text{Ec. 5})$$

donde M es el tamaño del individuo, c y k son los parámetros de la forma de la distribución y de la escala, respectivamente. El parámetro k representa el límite inferior de la distribución. En tanto que c es una constante empírica que describe la declinación de abundancia al incrementar el tamaño.

El número de individuos o la biomasa contenida entre dos tamaños puede ser calculado al integrar esta función, de tal forma que:

$$N_{(M_{\text{inferior}} < M < M_{\text{superior}})} = N_T \int_{M_{\text{inferior}}}^{M_{\text{superior}}} ck^c M^{-(c+1)} dM \quad (\text{Ec. 6})$$

$$B_{(M_{\text{inferior}} < M < M_{\text{superior}})} = N_T \int_{M_{\text{inferior}}}^{M_{\text{superior}}} ck^c M^{-c} dM \quad (\text{Ec. 7})$$

En la ecuación 6 de abundancia el tamaño corporal debe venir expresado como longitud y no como peso.

La distribución de tamaños también se analizó usando la distribución no lineal de Pareto II (Vidondo et al. 1997), cuya función de densidad de la probabilidad está dada por:

$$fdp(M) = c(K + D)^c (M + D)^{-(c+1)} \quad (\text{Ec. 8})$$

donde D es una constante aditiva, diferente a cero en la distribución de tipo Pareto II. El significado ecológico de los coeficientes del polinomio K , c , y D está lejos de ser obvio (Vidondo et al. 1997).

3.1.7.- Comparación entre zonas norte y sur, entre regiones y entre meses.

Para establecer que tan constante son los espectros de tamaño en el Mar Caribe de Colombia, se observó la variabilidad de los espectros de tamaño a nivel espacial (entre dos

áreas de pesca, entre las ecorregiones de la zona sur) y temporal (cruceros a lo largo del año), empleando dos métodos.

Primero, para buscar diferencias entre las pendientes de los ETBN de las distintas ecorregiones o entre los distintos cruceros se empleó el análisis de covarianza (Zar, 1999). En tanto que para comparar las distribuciones de Pareto se empleó la prueba de Kolmogorov Smirnov (Zar 1999).

En segundo lugar, se realizó un análisis de clasificación para ver los meses con estructuras de tamaños más semejantes entre sí. Para lo cual se utilizó el índice de disimilaridad Bray-Curtis modificado por Rodríguez & Mullin (1986b):

$$D(x_1, x_2) = \frac{\sum_{i=1}^n |B_{i1} - B_{i2}|}{\sum_{i=1}^n (B_{i1} + B_{i2})} \quad (\text{Ec. 9})$$

donde x_j hace referencia a los distintos cruceros, B_{ij} es la biomasa de la clase de tamaño i para el crucero j . Para la realización del dendrograma se aplicó el método de agrupamiento del promedio aritmético no ponderado (UPGMA).

3.2.- Robustez de la estructura de tamaños a través de redes ecológicas de sistemas pelágicos (MS2).

3.2.1.- El modelo bioenergético general

Se modificó un código desarrollado por Brose y colaboradores (ej. Brose et al. 2005, 2006a, b) el cual modela redes tróficas complejas. Este código está escrito en lenguaje C++ y fue desarrollado con el programa Microsoft Visual C++. En este modelo los nodos de la red pueden constituir especies o grupos funcionales pudiendo existir más de una especie o grupo funcional en un mismo nivel trófico o con un mismo tamaño corporal. Los enlaces entre los distintos nodos representan interacciones tróficas del tipo depredador/presa. Las modificaciones realizadas al código permitieron almacenar la biomasa de cada rango de tamaño, para cada tiempo de las simulaciones. Estas biomosas se emplearon posteriormente para el cálculo del ETBN y de la distribución generalizada de Pareto (dgP, Clauset et al. 2009).

Los modelos de redes tróficas fueron construidos empleando lo que denominamos entidades virtuales derivadas alométricamente (EVDA), es decir, una agregación de individuos del mismo tamaño corporal, independiente de su taxonomía, y que comparte un mismo grupo de presas y depredadores. De acuerdo a nuestro enfoque todos los individuos que poseen las mismas tasas metabólicas, de crecimiento, reproductivas, entre otras, están incluidas en una misma EVDA, sin tener en consideración criterios taxonómicos. Por lo tanto, teóricamente, en nuestro enfoque individuos de una misma especie taxonómica pueden estar incluidos en más de una EVDA.

Las redes tróficas se crearon ajustando la estructura de enlaces al modelo de nicho (Williams & Martinez 2000), a partir del cual se generó una matriz binaria de alimentación. A los EVDA grupos basales o de productores primarios se les asignó un nivel trófico (TL) igual a 1.0.

Para las demás EVDA se calculó una medida del nivel trófico denominada “nivel trófico corto-ponderado promedio” (TL) (Williams & Martinez 2004a). Para un taxón particular el TL combina el promedio del “nivel trófico ponderado” (1 más el nivel trófico promedio de todos sus recursos tróficos, es decir, presas) y nivel trófico más corto (1 más la cadena trófica más corta desde un consumidor hasta un grupo basal).

$$TL_j = 1 + \sum_{i=1}^S l_{ij} \frac{TL_i}{n_j} \quad (\text{Ec. } 10)$$

donde n_j es el número de presas en la dieta de la EVDA j , l_{ij} representa el número de enlaces entre las EVDA i y j en una red trófica con un número de EVDA igual a S .

El tamaño corporal promedio de las poblaciones se calculó en función de su nivel trófico de acuerdo a:

$$\log_{10} M_i = TL^d + rsd \quad (\text{Ec. } 11)$$

donde d es el exponente de la relación entre el nivel trófico y el tamaño corporal de cada EVDA, y rsd es una variable estocástica que se muestrea aleatoriamente de una distribución normal (media = 1, d.e. = 2). Este cálculo implica que: (i) las proporciones corporales depredador/presa están parcialmente fijadas ya que se encuentran moduladas por la función

aleatoria *rsd*, (ii) los productores primarios son los individuos más pequeños de las redes tróficas, y (iii) los depredadores son más grandes que sus presas, lo cual es consistente con la estructura de los sistemas pelágicos (Cury et al. 2003, Brose et al. 2006b), donde los fotótrofos unicelulares dominan la producción primaria acuática (Lindeman 1942, Shurin et al. 2006) y el tamaño corporal es considerado la principal limitante en la habilidad del depredador para capturar a su presa (Lundvall et al. 1999, Cury et al. 2003), a diferencia de lo que sucede en sistemas terrestres, donde los depredadores de los niveles tróficos más altos son capaces de alimentarse de presas de mayor tamaño corporal pero menor nivel trófico. La depredación basada en el tamaño corporal en el medio acuático es apoyada por el hecho de que los peces viven en un medio que es 800 veces más denso que el aire, donde sólo una morfología simplificada facilita los movimientos activos y eficientes (Sheldon et al. 1977). De acuerdo al enfoque empleado, la energía es proporcional a la biomasa, lo cual asume una situación estricta de homeostasis y estequiometría química constante entre los organismos.

La dinámica poblacional dentro de estas redes tróficas siguieron un modelo bioenergético consumidor-recurso de la biomasa de las poblaciones en el tiempo (Yodzis & Innes 1992), modelo que se actualizó con nuevos coeficientes alométricos (Brown et al. 2004) y se extendió a sistemas multiespecíficos (Williams & Martinez 2004b). En consecuencia, los cambios en las densidades relativas de biomasa de los productores primarios (Ec. 12) y los consumidores (Ec. 13) se describen:

$$B_i' = r_i(M_i)G_iB_i - \sum_{j=\text{consumidores}} \frac{x_j(M_j)y_jB_jF_{ji}(B)}{e_{ji}f_{ji}} \quad (\text{Ec. 12})$$

$$B_i' = -x_i(M_i)B_i + \sum_{j=\text{recursos}} x_i(M_i)y_iB_iF_{ji}(B) - \sum_{j=\text{consumidores}} \frac{x_j(M_j)y_jB_jF_{ji}(B)}{e_{ji}f_{ji}} \quad (\text{Ec. 13})$$

en estas ecuaciones, B_i es la densidad de la biomasa de la población i , r_i es la tasa de crecimiento máximo peso específica de i , M_i es el tamaño corporal de los individuos dentro de la población i , G_i es la tasa neta de crecimiento logístico de los grupos de productores, i , donde $G_i = 1 - (B_i/K)$ y K es la capacidad de carga de i , x_i es la tasa metabólica peso específica de i , y_i es la tasa de consumo máximo de i respecto a su tasa metabólica, e_{ij} es la eficiencia de asimilación de i cuando consume a la población j .

F_{ij} , es la respuesta funcional, describe la fracción de la tasa de consumo máxima de i lograda al consumir individuos de la EVDA j :

$$F_{ij} = \frac{\omega_{ij}B_j^h}{B_0^h + c_iB_iB_0^h + \sum_{k=\text{recursos}} \omega_{ik}B_k^h} \quad (\text{Ec. 14})$$

donde ω_{ij} es la tasa de consumo proporcional (tomando valores entre 0 y 1) de la población i cuando consume a j , B_0 es la densidad media de saturación, h es el coeficiente de Hill (Real 1977) y c cuantifica la interferencia del depredador. El término de la interferencia del depredador en el denominador cuantifica el grado en el cual los individuos dentro de una población i interfieren con las actividades de consumo de otros individuos, lo cual reduce el consumo per capita de i si $c > 0$ (Beddington 1975, DeAngelis et al. 1975, Skalski & Gilliam 2001). La respuesta funcional se varió sistemáticamente entre tipo II (cuando $h=1$ y $c=0$),

tipo III (cuando $h=2$ y $c=0$) o interferencia del depredador (cuando $h=1$ y $c=1$). Considerando que la alimentación en redes tróficas marinas es considerando oportunista y menos dependiente de la taxonomía de las presas (Cury et al. 2003), se empleó factores de peso uniformes para los consumidores con n recursos ($\sigma_{ij} = 1/n$). Es decir, los consumidores no tienen una preferencia activa por un recurso, sino más bien se alimentan en función de la biomasa relativa de sus presas.

La tasa metabólica del consumidor se calculó mediante:

$$x_i = d[L^{0.25}]^{TL-1} \quad (\text{Ec. 15})$$

donde d es una constante que vale 0.54 para invertebrados, 3.48 para vertebrados ectotermos (Yodzis & Innes 1992), TL es el nivel trófico del consumidor, y L es la proporción del tamaño corporal entre consumidor y recurso, que se asumirá igual a 0.1 (es decir, el consumidor es 10 veces más grande que el tamaño promedio de sus recursos).

Las tasas biológicas de producción, R , metabolismo, X , y máximo consumo, Y , siguieron las siguientes relaciones alométricas (Enquist et al. 1999, Brown et al. 2004):

$$R_p = a_r M_p^{-0.25} \quad (\text{Ec. 16})$$

$$X_c = a_x M_c^{-0.25} \quad (\text{Ec. 17})$$

$$Y_c = a_y M_c^{-0.25} \quad (\text{Ec. 18})$$

donde a_r , a_x , y a_y son constantes alométricas y los subíndices C y P indican parámetros de especie Consumidora o Productora, respectivamente (Yodzis & Innes 1992). La escala temporal del sistema fue definida normalizando todas las tasas de acuerdo a la tasa de crecimiento de las poblaciones basales. Los pasos de tiempo representan la tasa de recambio de una célula de fitoplancton, la cual se corresponde aproximadamente a un día. Las tasas de consumo máximo fueron normalizadas por las tasas metabólicas:

$$r_i = 1 \quad (\text{Ec. 19})$$

$$x_i = \frac{X_C}{R_P} = \frac{a_x}{a_r} \left(\frac{M_C}{M_P} \right)^{-0.25} \quad (\text{Ec. 20})$$

$$y_i = \frac{Y_C}{X_C} = \frac{a_y}{a_x} \quad (\text{Ec. 21})$$

Incluyendo las ecuaciones 19, 20 y 21 en las ecuaciones 12 y 13 se obtuvo un modelo de la dinámica poblacional con parámetros escalados alométricamente. Las constantes usadas ($y_j = 4$ para vertebrados ectotermos y $y_i = 8$ para invertebrados; $e_{ij} = 0.85$ para carnívoros y $e_{ij} = 0.45$ para herbívoros; $K = 1$; $a_r = 1$; $a_x = 0.314$ para invertebrados y $a_x = 0.88$ para vertebrados ectotermos) se basaron en estudios previos (Brose et al. 2006a, Otto et al. 2007, Rall et al. 2007, Brose 2008).

La ausencia de restricciones físicas en nuestro modelo, implica que nuestras comunidades, como las pelágicas, no están influenciadas por superficies duras (Sheldon et

al. 1977); en contraste con las comunidades bentónicas, donde las características físicas del sedimento (Schwinghamer 1981, Drgas et al. 1998, Duplisea 2000), el gradient de la material organica (Schwinghamer 1985), las estrategias de historia de vida de las taxa dominantes (Warwick 1984) y los niveles de oxígeno (Quiroga et al. 2005) Se cree que limitan el espectro de tamaño de la fauna (Marquet et al. 2005), produciendo en algunos casos una distribución trimodal con máximos de biomasa correspondientes a bacterias, meiofauna intersticial, y macrofauna (Schwinghamer 1983).

Finalmente, considerando: (i) la ausencia de restricciones físicas, (ii) el hábito alimenticio oportunista asignado a los consumidores, (iii) con productores primarios como los individuos más pequeños, y (iv) el patrón forzado de que los depredadores son maypres que sus presas, nuestro modelo es capaz de representar adecuadamente redes virtuales de redes tróficas pelágicas. En este sentido, nuestro modelo podrá ser usado para representar comunidades provenientes de otros hábitats siempre cumpla estos cuatro criterios.

3.2.2.- Determinación del número de EVDA

Un punto importante a considerar en la modelación empleada es si el tamaño corporal promedio representa adecuadamente la distribución de tamaños individuales de la comunidad. Se requiere un número suficientemente alto de EVDA, para asegurar que el uso de la masa corporal promedio de cada EVDA represente adecuadamente la distribución de tamaños individual de la comunidad. Si incrementamos el número de poblaciones hasta el infinito, las dos formulaciones deben converger. Para determinar el número apropiado de

EVDA a ser usado corrimos 20 simulaciones por cada número de EVDA desde 7 a 90 (para un total de 1680 simulaciones) hasta los 800 pasos de tiempo (Figura 6), lo cual se corresponde aproximadamente con tres años. Berlow et al. (2009) demostraron que este tiempo era suficiente para obtener biomasa promedio estables independientes de las biomasa inicial. Simulaciones hasta un tiempo 2000 indicaron una biomasa promedio similar, sin cambios después del tiempo 800. Incrementar el tiempo por sobre 800 pasos, representaba por lo tanto, un incremento en el tiempo destinado a las simulaciones que no aportaba información nueva. Se observa que incrementar el número de EVDA por sobre 40 no tienen ningún efecto sobre las salidas de las simulaciones (parámetros de los ETBN). Teniendo esto en consideración se decidió emplear redes tróficas con un número mayor a 40 EVDA, y se fijó el número en 70 EVDA.



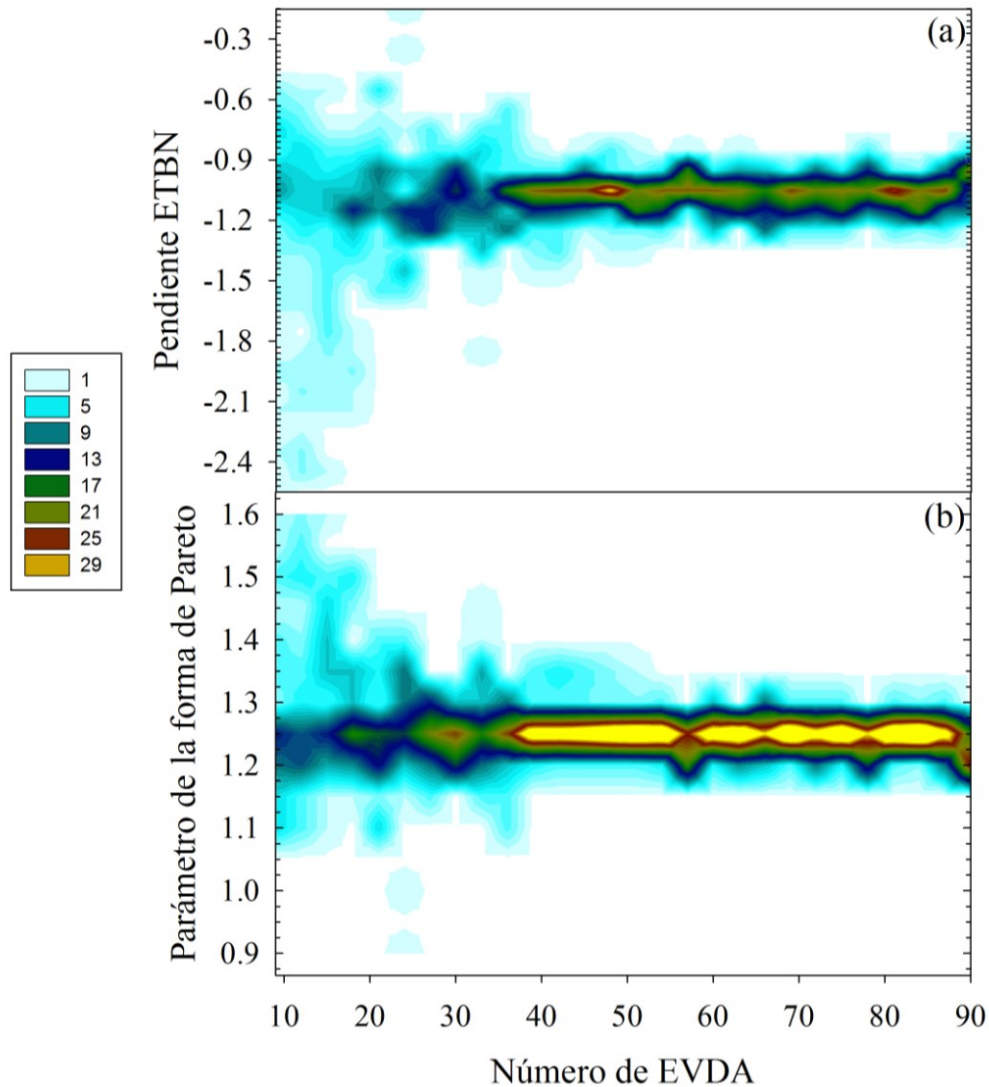


Figura 6. Comportamiento de la “pendiente del Espectro de Tamaños de Biomasa Normalizado (ETBN)” y del parámetro de forma de Pareto cuando se incrementa el número de Entidades Virtuales Derivadas Alométricamente (EVDA) en las redes virtuales.

3.2.3.- Simulaciones de las redes tróficas e indicadores calculados

Corrimos 10^4 simulaciones de 800 pasos de tiempo. Para cada corrida, se generó una red trófica con modelo de nicho, asignando densidades de biomasa iniciales aleatorias

mientras se variaba sistemáticamente los siguientes parámetros de las redes tróficas: conectancia, tipo de respuesta funcional (coeficiente de hill, distribuidos uniformemente entre uno y dos), la fuerza de la interferencia de depredador (variando c_i uniformemente entre valores entre cero y uno), el tipo metabólico de las poblaciones (invertebrados o vertebrados ectotérmicos), la capacidad de carga del sistema (K entre uno y cuatro en pasos de 0.5), el número de especies basales (1 a 12) y la pendiente de la relación entre el nivel trófico y el tamaño corporal (0.8 a 3.0, ver Ec. 10).

El primer cuarto del tiempo de la simulación no se tuvo en cuenta en la construcción del ETBN o de la dgP para evitar las consecuencias de la dinámica transitoria. Al eliminar las biomazas de este período de tiempo se permite a la dinámica transitoria inicial establecerse, y capturar la variabilidad inherente entre las corridas, incrementando así la consistencia con los estudios empíricos (Brose et al. 2006a).

Después de cada corrida, se calculó la estabilidad comunitaria como el inverso de la variabilidad temporal de la biomasa comunitaria total, medido como el coeficiente de variación de la biomasa agregada de todas las especies (Worm & Duffy 2003). Posteriormente, el ETBN fue construido siguiendo la metodología de Blanco et al. (1994), sumando la biomasa de todas aquellas especies cuyo tamaño corporal promedio cae en la misma marca de clase, considerando una escala de tamaño geométrica. El ETBN se obtiene después de promediar la biomasa de cada especie a lo largo de todos los pasos de la simulación y dividiendo la biomasa de cada marca de clase (M) por su amplitud (ΔM). Es

importante hacer notar que cuando el ETBN se desnormalizado, una pendiente igual a -1 se convierte en cero (Platt & Denman 1977, Blanco et al. 1994).

Para el cálculo de los parámetros del ETBN se usó el método de regresión lineal de mínimos cuadrados (Zar 1999), entre la biomasa agregada de las especies contra el tamaño corporal medio de cada marca de clase.

Para analizar la estructura de tamaños, también se calculó la distribución generalizada de Pareto (dgP) (Clauset et al. 2009), un modelo ampliamente empleado en otras disciplinas relacionadas con sistemas estructurados por tamaño (Vidondo et al. 1997). Consideramos la distribución de la función dgP con parámetros de forma (γ) y de escala (σ) dados por:

$$pdf(x) = \gamma * \sigma^\gamma * x^{-(\gamma+1)} \quad (\text{Ec. 22})$$

donde γ es un número real, $\gamma > 0$ y $x > \sigma > 0$. El parámetro γ es una constante empírica que describe la disminución de la probabilidad conforme el tamaño corporal se incrementa. El parámetro σ es una constante que, en este caso, representa el tamaño corporal del objeto más pequeño ($x \geq \sigma > 0$) (Vidondo et al. 1997). En nuestras simulaciones, para este cálculo se estandarizó que el objeto más pequeño en todas las redes tróficas tuviera un tamaño igual a 1 (i.e. $\sigma=1$). Para estimar los parámetros de la dgP se empleó el método de máxima verosimilitud asintótica (Clauset et al. 2009).

La relación entre la pendiente del ETBN y el parámetro de la forma de Pareto, con las variables de las redes tróficas y la estabilidad comunitaria fueron evaluados empleando el análisis de correlación de Pearson (Zar 1999). Posteriormente, se realizó un Análisis de Partición (Gaudard et al. 2006), para identificar la combinación de parámetros afectando la pendiente del ETBN y el γ . En este análisis, se incluyeron las siguientes variables topológicas predictoras: nivel trófico máximo, canibalismo, el porcentaje de los herbívoros, número de especies intermedias, entre otras (para una lista completa y la descripción de las 47 variables ver Tabla 2, y la Sección 2.2.4).

Posteriormente, una técnica de *data mining*, el Análisis de Partición (Gaudard et al. 2006) se utilizó para la exploración de los resultados, ayudando a reducir el número de variables e identificar la combinación de parámetros afectando al ETBN y a la dgP (variable respuesta). Casi todos los predictores empleados son variables continuas, la única excepción fue el tipo metabólico (un factor categórico). Los factores continuos fueron divididos en dos particiones de acuerdo a los valores de corte. Los factores categóricos (nominales u ordinales) se dividen en dos grupos de niveles. Para los predictores continuos, la suma de cuadrados debida a la diferencia entre las dos medias es una medida de la diferencia en los dos grupos. Tanto la variable a ser dividida en un determinado nivel y el valor de corte se determinaron al maximizar una cantidad, llamada *LogWorth*, la cual está relacionada con el valor-p asociado con la suma de cuadrados debido a la diferencia en las medias (Gaudard et al. 2006). En el caso de una variable continua, el valor ajustado es la media dentro de los dos grupos. Si la respuesta es categórica, los cortes son determinados al maximizar el valor de *LogWorth* que está correlacionado con el estadístico de la

proporción de verosimilitud de Chi cuadrado, reportado como G^2 . En este caso, los valores ajustados son las proporciones estimadas o tasas respuesta, dentro de los grupos. El único criterio empleado para finalizar el proceso de corte fue el valor del porcentaje explicado de la variación de la pendiente del ETBN y del parámetro γ de Pareto (es decir, se detenía el análisis una vez se alcanzaba el 95% de la variación). Los análisis de Correlación y Partición se ejecutaron con el software JMP©.

De esta forma, para cada enfoque se obtuvo un conjunto de redes tróficas que variaron en su estabilidad.

3.2.4.- Análisis de series de tiempo

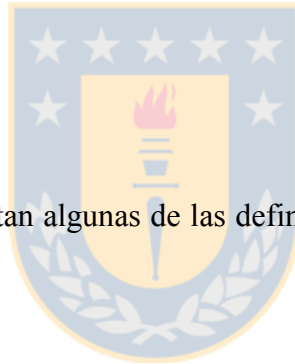
Para asegurar que la pendiente obtenida no fue un artefacto matemático de las biomazas asignadas inicialmente, posteriormente se analizó para cada una de las simulaciones la variación durante la serie de tiempo de los parámetros de los ETBN, para lo cual se calculó un ETBN para cada tiempo ($200 \leq t \leq 800$).

En cada paso de la simulación, se calculó la biomasa total comunitaria directamente de los datos y además a partir del área debajo del ETBN entre los valores de tamaño corporal³ de 1 y 5 por medio del cálculo de la integral bajo la curva:

³ Los valores elegidos de 1 y 5 son arbitrarios. La utilidad de esta metodología es de observar la tendencia de la biomasa comunitaria y no la de calcularla. La aleatoriedad del proceso de creación inicial de las redes tróficas no permite limitar los tamaños corporales generados en las redes tróficas.

$$BiomasaComunitaria(wl, wu) = \int_{w/l=1}^{wu=5} aw^b dw = \left[\frac{a}{b+1} w^{b+1} \right]_1^5 \quad (\text{Ec. 23})$$

donde, a y b representan al intercepto y la pendiente del ETBN, respectivamente, y w el tamaño corporal (es decir, 1 y 5, respectivamente). Un buen ajuste entre la tendencia de los dos métodos para calcular la biomasa comunitaria indica que el ETBN representa adecuadamente la estructura de tamaños de la comunidad, esto debido a que el método del área bajo la curva asume un espectro de tamaños lineal (Platt et al. 1984, Blanco et al. 1994).



3.2.5.- Variables analizadas

A continuación, se presentan algunas de las definiciones y fórmulas relacionadas al modelo.

Organismos con un conjunto idéntico de presas y de depredadores han sido combinados en una especie “agrupada”. A lo largo de los modelos realizados, “especie” significa un conjunto de organismos con los mismos depredadores y presas, caracterizados por un mismo tamaño corporal, no necesariamente una especie biológica.

Una **especie tope** es un depredador que no tiene depredadores. Una **especie intermedia** es una especie que tiene tanto depredadores como presas. Una **especie basal** es una presa que no tiene presas. El número de especies basales, intermedias, tope y todas en una red trófica se denotaron por b , i , t , y S .

Canibalismo (*Can*) es el acto por cual un individuo de una especie consume parte o la totalidad de otro individuo de la misma especie como alimento. Canibalismo estructurado por tamaños, es aquel en el cual los individuos de mayor tamaño consumen a sus conspecíficos de menor tamaño, es el más común.

Omnívoros (*Omn*) es la fracción de especies que consumen dos o más especies y que tienen cadenas tróficas de distintas longitudes (entendiéndose por cadena trófica una ruta de enlaces entre una especie basal y una no basal).

Herbívoros (*Herb*) es la fracción de especies que se alimentan exclusivamente de especies basales.

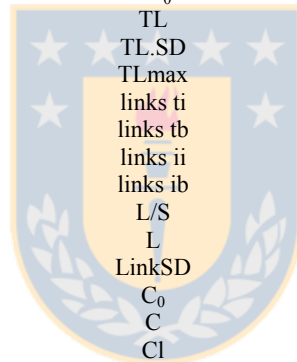
Carnívoros (*Carn*) es la fracción de especies que se alimenta exclusivamente de especies no basales.

El número y proporción de las especies tope (t/S), intermedias (i/S), basales (b/S), herbívoras ($Herb/S$), carnívoras ($Carn/S$), omnívoras (Omn/S) y canibales (Can/S) son calculadas considerando que para todos los casos el número total de especies es S .

Un **enlace trófico** (en adelante, **enlace**) es cualquier relación alimenticia entre dos especies en una red. Por ejemplo, un enlace entre un especie tope y una intermedia se denota $t-i$ y un enlace entre dos especies intermedias como $i-i$.

Tabla 2. Resumen de las variables usadas/calculadas por el modelo. **Usuario:** Parámetros establecidos por el usuario antes de correr las simulaciones. **Estructura del Modelo:** Estas variables se establecen automáticamente cuando las abundancias iniciales de las especies se generan de acuerdo a la estructura del modelo. **Simulación:** Estas variables están constantemente cambiando durante la simulación.

Variable	Abreviatura	Valores	Tipo
Número de pasos temporales	T	800 pasos	Usuario
Número inicial de especies	S ₀	70	Usuario
Número final de especies	S	-	Simulación
Número inicial de especies basales	B ₀	1-21	Usuario
Número de especies tope	T	-	Estructura del Modelo
Número de especies intermedias	I	-	Estructura del Modelo
Número final de especies basales	B	-	Simulación
Número de especies herbívoras	Herb	-	Estructura del Modelo
Número de especies carnívoras	Carn	-	Estructura del Modelo
Número de especies omnívoras	Omn	-	Estructura del Modelo
Número de especies presentando canibalismo	Can	-	Estructura del Modelo
Fracción de las especies tope	%T	-	Estructura del Modelo
Fracción de las especies intermedias	%I	-	Estructura del Modelo
Fracción de las especies basales	%B	1-30%	Usuario
Fracción de las especies herbívoras	%Herb	-	Estructura del Modelo
Fracción de las especies omnívoras	%Omn	-	Estructura del Modelo
Fracción de las especies carnívoras	%Carn	-	Estructura del Modelo
Fracción de las especies con canibalismo	%Can	-	Estructura del Modelo
Nivel Trófico Promedio Inicial	TL ₀	-	Estructura del Modelo
Nivel Trófico Promedio Final	TL	-	Simulación
Desviación Estándar del Nivel Trófico	TL.SD	-	Simulación
Nivel Trófico Máximo	TLmax	-	Simulación
Vínculos entre especie tope e intermedia	links ti	-	Estructura del Modelo
Vínculos entre especies tope y basal	links tb	-	Estructura del Modelo
Vínculos entre dos especies intermedias	links ii	-	Estructura del Modelo
Vínculos entre especie basal e intermedia	links ib	-	Estructura del Modelo
Vínculos por especies	L/S	-	Estructura del Modelo
Número de vínculos	L	-	Simulación
Desviación Estándar de la “linkedness”	LinkSD	-	Simulación
Conectancia inicial	C ₀	0.05-0.20	Usuario
Conectancia final	C	-	Simulación
Coefficiente de agrupamiento	CI	-	Simulación
Desviación Estándar de Generalidad	GenSD	-	Simulación
Desviación Estándar de Vulnerabilidad	VulSD	-	Simulación
Longitud de la cadena promedio	ChLen	-	Simulación
Desviación Estándar de la Longitud de la cadena	ChSD	-	Simulación
Longitud de la cadena máxima	ChMax	-	Simulación
Tipe de Respuesta Funcional	F	II y III	Usuario
Interferencia del Depredador	C	0-1	Usuario
Capacidad de Carga	K	1-4	Usuario
Tipo Metabólico		Invert./Vert. Ectot	Usuario
Proporción entre tamaños		0.8-3.0	Usuario
Amplitud promedio	Ampli	-	Simulación
Biomasa promedio	Biom	-	Simulación
Desviación Estándar promedio de la Biomasa	StnDv	-	Simulación
Varianza promedio de la Biomasa	Var	-	Simulación
CoVarianza promedio de la Biomasa	CoVar	-	Simulación



Conectancia (C) es la proporción de los enlaces activos dentro de una red trófica, calculada como el número de enlaces activos (L) dividido para el cuadrado del número de especies (S), que nos indica el número de posibles enlaces dentro de la red.

$$C = L/S^2 \quad (\text{Ec. 24})$$

Esta es considerada una medida de la riqueza de interacciones tróficas de una red trófica, al igual que el número de enlaces por especie (L/S), que es igual a la media del número de especies depredadoras más presas, también denominada densidad de enlaces.

Otros conceptos relacionados con la conectancia son el **Coefficiente de Agrupamiento** (Cl), es decir, la fracción promedio de los pares de especies que están alejadas de otra especie que a su vez está vinculada con las dos especies, y la Desviación Estándar de la “linkedness”, es decir, la variación del número total de enlaces.

La **desviación estándar de la generalidad** ($GenSD$) y **vulnerabilidad** ($VulSD$) media, cuantifica la variabilidad respectiva de los conteos normalizados de las presas (G_i) y depredadores (V_i) (Williams & Martinez 2000).

$$G_i = \frac{1}{L/S} \sum_{j=1}^s a_{ji} \quad (\text{Ec. 24}) \quad V_i = \frac{1}{L/S} \sum_{j=1}^s a_{ij} \quad (\text{Ec. 25})$$

Normalizando con L/S vuelve las desviaciones estándar comparables entre las diferentes redes tróficas forzando que las G_i y V_i promedio sean iguales a 1.

Tipo de Respuesta Funcional: La respuesta funcional F_{ij} , describe la fracción de la tasa de consumo máxima de i lograda cuando consume a la especie j . Varios modelos de

respuesta funcional han sido propuestos, todos estos modelos tienen deficiencias que afectan su utilidad (Gutierrez 1996). Aquí se empleó el modelo de Holling que considera una población (constante) de N individuos idénticos los cuales pueden participar en solamente dos actividades, buscar comida y manipular un ítem encontrado (Gurney & Nisbet 1998). Se asume que mientras un individuo manipula un ítem alimenticio no puede continuar buscando, por lo que tiempo requerido para procesar cada ítem impone un límite a la tasa a la cual el alimento puede ser consumido. Holling argumentaba que conforme la densidad de presas se incrementaba, la búsqueda se volvía trivial, y la manipulación (tiempo que el depredador gasta persiguiendo, sometiendo y consumiendo cada presa que encuentra, y luego prepararse para continuar la búsqueda) ocupa una proporción cada vez mayor del tiempo del depredador (Begon et al. 1996).

Interferencia del Depredador (c) es el grado en el cual los individuos dentro de una población i interfieren con las actividades de consumo de los otros individuos, lo cual reduce el consumo per capitade i si $c > 0$ (Brose et al. 2006a). Si hay muchos depredadores, todos concentrados en parches con alimento abundante, ellos remueven las presas rápidamente reduciendo la rentabilidad de estos parches. Por lo tanto, en general, podemos esperar que la aparente eficiencia de ataque decrezca conforme se incrementa la densidad de depredadores (Begon et al. 1996)

Capacidad de Carga: Dentro del crecimiento logístico es el tamaño poblacional en el cual la competencia es tan grande, y la tasa reproductiva neta ha sido tan modificada, que la población empieza a reemplazarse a sí misma en cada generación (Begon et al. 1996).

3.3.- Análisis de los principales stocks de Chile central empleando un enfoque de redes virtuales (MS3).

3.3.1.- Área de estudio

El área de estudio corresponde a la zona marina de Chile Central (33°–39°S) y se extiende hasta los 65 km de la costa, abarcando una superficie total aproximada de 50,000 Km² (Figura 7). Esta área constituye un típico sistema de corriente de borde oriental, o ecosistema de surgencia. Los altos niveles de productividad primaria reportados para este sistema de surgencia, los cuales son de los más altos reportados para el océano abierto (Fossing et al. 1995, Daneri et al. 2000), sustenta una biomasa de peces muy alta, que a su vez sustenta una de las pesquerías más productivas a nivel mundial (FAO 1995). Esta área ha sido tradicionalmente considerada la principal área de pesca para las flotas industriales arrastrera y cerquera.

En la actualidad, tres de las cuatro principales especies capturadas en la zona, se consideran en estado "crítico" (merluza, jurel y anchoveta) por la autoridad de pesca chilena (SUBPESCA 2009, SUBPESCA 2010a, b) hasta el punto que el acceso a las pesquerías de jurel y merluza se encuentra temporalmente cerrado.

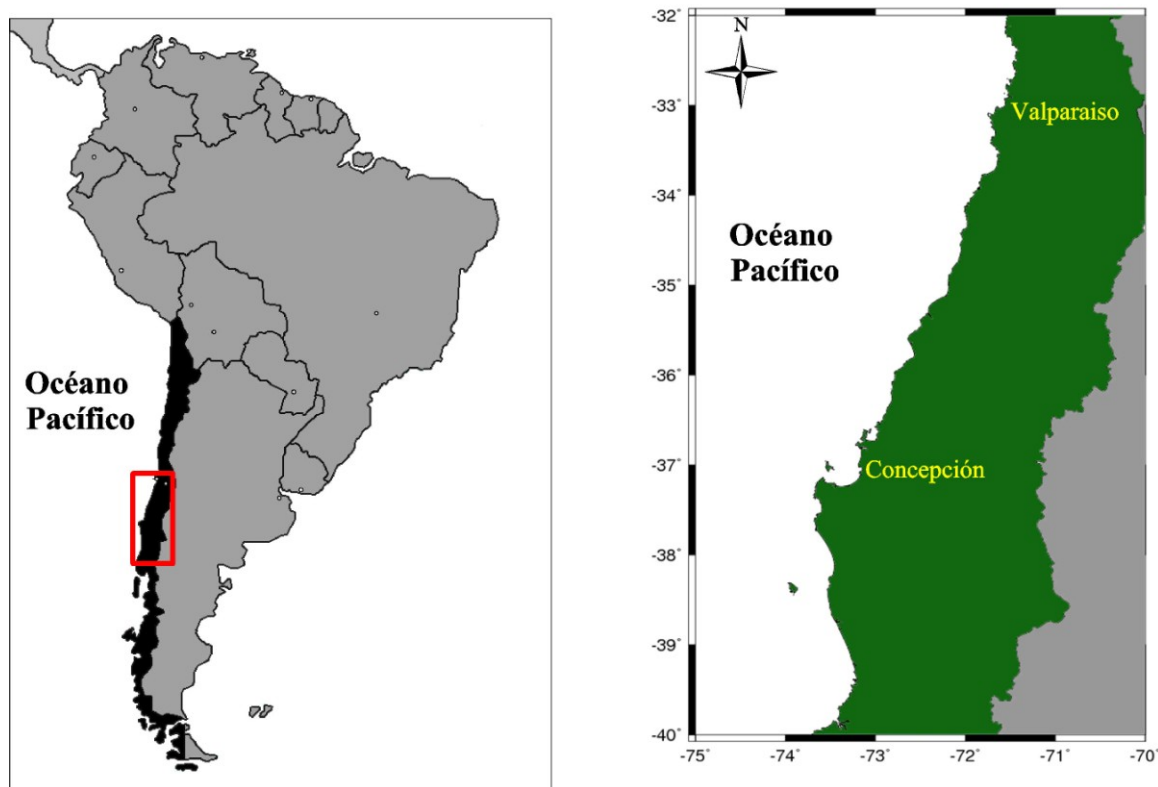


Figura 7. Área de estudio, el ecosistema de surgencia de Chile Central.

3.3.2.- Descripción del modelo empleado

El modelo está basado en el supuesto que las tasas biológicas fundamentales varían sistemáticamente con el tamaño corporal de un organismo: escalamiento alométrico. La estructura de la red trófica siguió un modelo de nicho (Williams & Martinez 2000). De acuerdo al enfoque empleado, la energía es proporcional a la biomasa, lo cual asume una situación estricta de homeostasis y estequiometría química constante entre los organismos.

El modelo comprende 21 grupos funcionales, incluyendo los componentes principales tróficos del sistema y con énfasis en las especies de peces, tanto especies objetivo como descartadas (Tabla 3). Las dinámicas poblacionales dentro de estas redes

tróficas siguieron un modelo bioenergético consumidor-recurso de la biomasa de las poblaciones en el tiempo (Yodzis & Innes 1992), modelo que se actualizó con nuevos coeficientes alométricos (Brown et al. 2004) y se extendió a sistemas multiespecíficos (Williams & Martinez, 2004b). En consecuencia, los cambios en las densidades relativas de biomasa de los productores primarios (Ec. 26) y los consumidores (Ec. 27) se describen:

$$B_i' = r_i(M_i)G_iB_i - \sum_{j=\text{consumers}} \frac{x_j(M_j)y_jB_jF_{ji}(B)}{e_{ji}f_{ji}} \quad (\text{Ec. 26})$$

$$B_i' = -x_i(M_i)B_i + \sum_{j=\text{resources}} x_i(M_i)y_iB_iF_{ji}(B) - \sum_{j=\text{consumers}} \frac{x_j(M_j)y_jB_jF_{ji}(B)}{e_{ji}f_{ji}} - B_iES_i \quad (\text{Ec. 27})$$

en estas ecuaciones, B_i es la densidad de la biomasa de la población i , r_i es la tasa de crecimiento máximo peso específica de i , M_i es el tamaño corporal de los individuos dentro de la población i , G_i es la tasa neta de crecimiento logístico de las especies de productores, i , donde $G_i = 1 - (B_i/K)$ y K es la capacidad de carga de i , x_i es la tasa metabólica peso específica de i , y_i es la tasa de consumo máximo de i respecto a su tasa metabólica, e_{ij} es la eficiencia de asimilación de i cuando consume a la población j ; se agregó un término para incorporar la mortalidad por pesca con el cual simular el efecto de incrementar el esfuerzo pesquero en la dinámica poblacional, donde E representa el esfuerzo pesquero y m_i es la mortalidad por pesca de i basado en la curva logística, describiendo la selectividad de la pesca de arrastre (Paloheimo & Cadima 1964, Kimura 1977):

$$S_i = \frac{1}{1 + e^{(s_1 - s_2 M_i)}} \quad (\text{Ec. 28})$$

donde s_1 y s_2 son constantes.

$$S1 = \frac{M50\% * \ln(3)}{(M75\% - M50\%)} \quad (\text{Ec. 29})$$

$$S2 = \frac{\ln(3)}{(M75\% - M50\%)} \quad (\text{Ec. 30})$$

$$M50\% = SF * (\text{tamaño_malla}) \quad (\text{Ec. 31})$$

3.3.3.- Diseño experimental

Los experimentos se llevaron a cabo en conjuntos. Los conjuntos son definidos por Baird (2010) como grupos de experimentos con pequeñas pero bien definidas diferencias, como en las condiciones iniciales o en variables específicas. Aparte de las diferencias definidas, las simulaciones dentro del conjunto son fueron idénticas.

Las siguientes variables de las redes tróficas se mantuvieron constantes para todas las corridas de un conjunto: conectancia, tipo de respuesta funcional, fuerza de la interferencia del depredador, los tipos metabólicos de las poblaciones (invertebrados o vertebrados ectotérmicos), y la capacidad de carga del sistema.

Se corrieron simulaciones hasta 800 tiempos. Para cada corrida, la estructura de los relaciones tróficas, niveles tróficos y las biomásas iniciales de las poblaciones se asignaron de acuerdo a los datos y estimaciones de Neira et al. (2004) para el año 1992 (Tablas 3 y 4), año en que casi todas las pesquerías estaban abiertas, saludables y en régimen de plena explotación, con la única excepción del langostino colorado, *Pleuroncodes monodon*, que se encontraba en régimen de recuperación (Arana et al. 1993). Estas simulaciones no

pretenden mostrar escenarios de manejo realistas, sino que pretenden evaluar los posibles efectos mediados por la red trófica de la pesca sobre los recursos.

Tabla 3. Parámetros de ingreso para los grupos funcionales del modelo representando es sistema de surgencia de Chile Central. j: juveniles; a: adultos. Tomado de Neira et al. (2004).

Grupo funcional	Nombre científico (grupo de edad en años)	B_i (tkm ⁻²)	TL_i
1. Lobo marino común	<i>Otaria flavescens</i>	0.030	4.23
2. Merluza común (j)	<i>Merluccius gayi</i> (0–3)	4.827	3.40
3. Merluza común (a)	<i>Merluccius gayi</i> (4+)	4.487	3.54
4. Sardina común (j)	<i>Strangomera bentincki</i> (0)	4.620	2.14
5. Sardina común (a)	<i>Strangomera bentincki</i> (1+)	6.970	2.14
6. Anchoveta (j)	<i>Engraulis ringens</i> (0)	3.120	2.14
7. Anchoveta (a)	<i>Engraulis ringens</i> (1+)	5.230	2.14
8. Langostino colorado (j)	<i>Pleuroncodes monodon</i> (0)	0.665	2.00
9. Langostino colorado (a)	<i>Pleuroncodes monodon</i> (1+)	0.799	2.00
10. Langostino amarillo	<i>Cervimunida johni</i>	0.416	2.00
11. Jurel	<i>Trachurus symmetricus murphyi</i>	13.790	3.99
12. Congrio negro	<i>Genypterus maculatus</i>	0.212	3.05
13. Pejerrata	<i>Coelorhynchus Aconcagua</i>	0.256	3.05
14. Lenguado de ojos grandes	<i>Hipoglossina macrops</i>	0.286	3.05
15. Besugo	<i>Epigonus crassicaudus</i>	0.780	3.84
16. Blanquillo	<i>Prolatilus jugularis</i>	0.759	3.90
17. Rayas	<i>Raja spp.</i>	0.436	3.00
18. Copepodos		48.956	2.62
19. Eufáusidos		73.627	2.98
20. Fitoplancton		112.107	1.00
21. Detrituos<		100.000	1.00

Conjunto 1

Para un primer conjunto el esfuerzo pesquero se incrementó 0.1 unidades desde 0.0 (es decir, sin pesca) hasta 4.0 (es decir, pesca intensiva). La mortalidad por pesca fue aplicada a todos los grupos funcionales pescables (es decir, todos los grupos comerciales que históricamente han sido el recurso objetivo o han sido capturados como parte del descarte de alguna las flotas pesqueras del área). Las tasas de mortalidad por pesca fueron

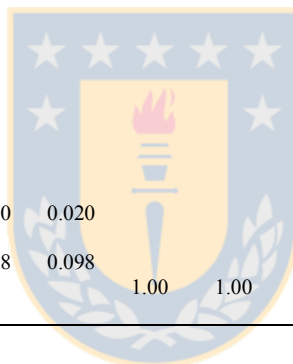
directamente proporcionales al tamaño corporal promedio del grupo, concentrando la explotación sobre los niveles trófico más altos de la red trófica

Conjunto 2

Durante el segundo conjunto el incremento del esfuerzo pesquero afectó solamente uno o dos grupos funcionales. Los cuatro conjuntos simulados fueron: i) *E. ringens* y *S. bentickei* ii) *T. symmetricus*, iii) *M. gayi*, y iv) *O. flavescens*. *E. ringens* y *S. bentickei* se trabajaron juntas debido a que son el recurso objetivo de una sola pesquería y por su hábito de formar cardúmenes biespecíficos. Para estos grupos, las biomásas iniciales fueron establecidas con información existente para 1992 (Neira et al. 2004) donde casi todas las pesquerías se encontraban en régimen de plena explotación, y para 2009 (SUBPESCA 2009; SUBPESCA 2010a, b) cuando las principales pesquerías se encuentran en estado crítico, hasta el punto que las pesquerías de merluza y jurel han sido cerradas, lo que significa la suspensión de toda recepción de solicitud y otorgamiento de permisos de pesca.

Tabla 4. Composición de la dieta de los depredadores incluidos en el modelo representando el sistema de surgencia de Chile Central, año 1992. Tomado de Neira et al. (2004). j = juveniles; a = adultos.

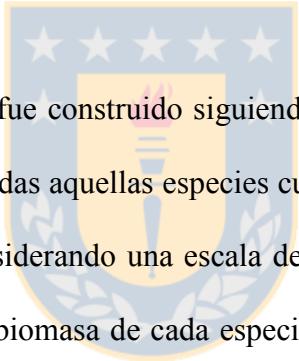
Presa/Depredador	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1. Lobo marino común																			
2. Merluza común (j)	0.246	0.08	0.215									0.013				0.065			
3. Merluza común (a)	0.254		0.014									0.036							
4. Sardina común (j)	0.065	0.13	0.035																
5. Sardina común (a)	0.105	0.133	0.100																
6. Anchoveta (j)	0.035	0.215	0.039																
7. Anchoveta (a)	0.066	0.08	0.110																
8. Langostino colorado (j)		0.030	0.110									0.004	0.034	0.015				0.002	
9. Langostino colorado (a)		0.011										0.107	0.105	0.310				0.210	
10. Langostino amarillo			0.021									0.002		0.018				0.023	
11. Jurel	0.162		0.017																
12. Congrio negro	0.004																		
13. Pejerrata			0.006																
14. Lenguado de ojos grandes														0.001					
15. Besugo	0.063																		
16. Blanquillo																			
17. Raya																			
18. Copepodos				0.020	0.020	0.020	0.020											0.112	0.650
19. Eufáusidos		0.197	0.802									0.983				0.500	0.679		
20. Ftoplancton				0.098	0.098	0.098	0.098											0.800	0.350
21. Detrito								1.00	1.00	1.00									
Importaciones		0.124	0.010	0.278	0.010						0.017	0.838	0.861	0.656	0.500	0.256	0.765	0.088	



3.3.4.- Bioindicadores ecológicos empleados

Conjunto 1

Después de cada corrida, se calculó la estabilidad comunitaria como el inverso de la variabilidad temporal de la biomasa comunitaria total, medido como el coeficiente de variación de la biomasa agregada de todas las especies (Worm & Duffy 2003). Una segunda medida de la estabilidad comunitaria se calculó como el número de grupos funcionales que se extinguieron (es decir, su biomasa cayó por debajo del umbral de $1 \times 10E^{-30}$) durante la simulación.



Posteriormente, el ETBN fue construido siguiendo la metodología de Blanco et al. (1994), sumando la biomasa de todas aquellas especies cuyo tamaño corporal promedio cae en la misma marca de clase, considerando una escala de tamaño geométrica. El ETBN se obtiene después de promediar la biomasa de cada especie a lo largo de todos los pasos de la simulación y dividiendo la biomasa de cada marca de clase (M) por su amplitud (ΔM). Para el cálculo de los parámetros del ETBN se usó el método de regresión lineal de mínimos cuadrados (Zar 1999), entre la biomasa agregada de las especies contra el tamaño corporal medio de cada marca de clase.

En cada paso de la simulación, se calculó la biomasa total comunitaria directamente de los datos y además a partir del área debajo del ETBN entre los valores de tamaño corporal de 1 y 5 por medio del cálculo de la integral bajo la curva:

$$BiomasaComunitaria(wl, wu) = \int_{w/l=1}^{wu=5} aw^b dw = \left[\frac{a}{b+1} w^{b+1} \right]_1^5 \quad (\text{Ec. 32})$$

donde, a y b representan al intercepto y la pendiente del ETBN, respectivamente, y w el tamaño corporal (es decir, 1 y 5, respectivamente). Un buen ajuste entre la tendencia de los dos métodos para calcular la biomasa comunitaria indica que el ETBN representa adecuadamente la estructura de tamaños de la comunidad, esto debido a que el método del área bajo la curva asume un espectro de tamaños lineal (Platt et al. 1984, Blanco et al. 1994).

El índice de la pesca en balance (FiB) (Pauly et al. 2000): Una tendencia positive en el FiB puede ser causada por un aumento en el esfuerzo pesquero o de los nutrientes disponibles, lo que, a su vez, conduce a un incremento en la productividad del ecosistema y por consiguiente de sus desembarcos. Se calcula a partir de la siguiente expresión:

$$FiB_k = \log \left(\frac{Y_k * \left(\frac{1}{TE} \right)^{m*TLk}}{Y_0 * \left(\frac{1}{TE} \right)^{m*TL0}} \right) \quad (\text{Ec. 33})$$

donde mTL_k es el nivel trófico de las capturas para el tiempo K , Y_k representa los desembarcos para el tiempo K ; TE es la eficiencia en la transferencia, específica para un ecosistema, establecido en 0.1.

Espectros de biomasa acumulada relativos a lo largo del gradiente del nivel trófico (Sosa-López et al. 2005) se obtuvo agregando la biomasa de cada grupo funcional, después de haber ordenado por nivel trófico el conjunto completo de grupos funcionales.

Conjunto 2

Impactos tróficos mixtos: Es una medida del impacto relativo de un cambio en la biomasa de un componente sobre los otros componentes del sistema (Ulanowicz & Pucia 1990), en el caso de un incremento en la abundancia del componente afectado se habla de un impacto positivo, en el caso de una reducción se hace referencia a un impacto negativo. Se presenta una variación de este bioindicador, donde se ejerce una mortalidad por pesca solamente sobre un componente del sistema (los cuatro grupos considerados), y observando el impacto sobre los demás componentes del sistema. Este análisis permite observar el cambio relativo entre un escenario de pesca continua y el de una pesquería cerrada.

$$q_{ij} = b_{i0} - b_{ij} \quad (\text{Ec. 34})$$

donde b_{i0} es la biomasa de la especie i cuando ninguna especie está siendo pescada, b_{ij} es la biomasa de la especie i cuando se pesca el recurso j , y q_{ij} es el impacto neto de pescar el recurso j sobre el componente i del ecosistema.

3.4.- Son realmente necesarios los dos parámetros del espectro de tamaño de biomasa? (MS4).

Los modelos de redes tróficas fueron construidos empleando especies de tamaño. Es importante aclarar que en esta formulación, una especie de tamaño corresponde a una agregación de individuos con un mismo tamaño corporal, independientemente de su taxonomía. La dinámica poblacional dentro de estas redes tróficas siguen un modelo basado en un razonamiento bioenergético y alométrico (Plagányi 2007), lo que implica

parametrizar el modelo empleando funciones alométricas que relacionen con el tamaño corporal individual (Yodzis & Innes 1992). Los cambios en las densidades relativas de biomasa de los productores primarios (Ec. 34) y los consumidores (Ec. 35) se describen:

$$B_i' = r_i(M_i)G_iB_i - \sum_{j=\text{consumers}} \frac{x_j(M_j)y_jB_jF_{ji}(B)}{e_{ji}f_{ji}} \quad (\text{Ec. 35})$$

$$B_i' = -x_i(M_i)B_i + \sum_{j=\text{resources}} x_i(M_i)y_iB_jF_{ji}(B) - \sum_{j=\text{consumers}} \frac{x_j(M_j)y_jB_jF_{ji}(B)}{e_{ji}f_{ji}} \quad (\text{Ec. 36})$$

Para mayores detalles del modelo ver Brose et al. (2005, 2006a) y Berlow et al. (2009).

Se requiere un número suficientemente alto de EVDA, para asegurar que el uso de la masa corporal promedio de las EVDA representa adecuadamente la distribución de tamaños individual de la comunidad. Si aumentamos el número de poblaciones hasta el infinito, ambas formulaciones deben convergir. Para determinar un apropiado número de EVDA para ser usado, se corrieron 1680 simulaciones de 800 pasos de tiempo, 20 para cada número de EVDA desde 7 a 90 (Figura 6). Se observó que al aumentar el número de EVDA por sobre 40, no se observa un efecto sobre las salidas de las simulaciones (parámetros ETBN). Tomando esto en consideración, se decidió usar redes tróficas con 70 EVDA.

Se corrieron 10.000 simulaciones de 800 pasos de tiempo. En donde un paso de tiempo representa la tasa de recambio de una célula de fitoplancton, lo cual corresponde aproximadamente a un tiempo de un día. Para cada corrida, se generó un modelo de red

trófica de nicho, asignando densidades de biomasa inicial aleatorias a las poblaciones, mientras se varió sistemáticamente los siguientes parámetros de la red trófica: conectancia (desde 0.075 hasta 0.250), tipo de respuesta funcional (coeficientes hill de una distribución uniforme entre 1 y 2), la fuerza de la interferencia del predador (c_i de una distribución uniforme entre 1 y 2), los tipos metabólicos de las EVDA (invertebrados o vertebrados ectotermos), y la capacidad de carga (crecimiento logístico) para las EVDA productoras (k de 0.5 a 3.5).

El primer cuarto del tiempo de la simulación no se tuvo en cuenta en la construcción del ETBN para evitar las consecuencias de la dinámica transitoria. Al eliminar las biomazas de este período de tiempo se permite a la dinámica transitoria inicial establecerse, y capturar la variabilidad inherente entre las corridas, incrementando así la consistencia con los estudios empíricos (Brose et al. 2006a). Berlow et al. (2009) demostraron que este tiempo era suficiente para obtener biomazas promedio estables independientes de las biomazas iniciales.

El ETBN fue construido siguiendo la metodología de Blanco et al. (1994). También se analizó el comportamiento de los parámetros del ETBN en algunas series de tiempo elegidas calculando los parámetros del ETBN para cada paso de tiempo. En cada paso de la simulación, se calculó la biomasa total comunitaria directamente de los datos y además a partir del área debajo del ETBN entre los valores de tamaño corporal de 2^1 y 2^5 , con unidades arbitrarias, por medio del cálculo de la integral bajo la curva, de tal forma que la Biomasa B se calcularía así:

$$B = \sum_{i=0}^4 \left[\frac{a}{b+1} x^{b+1} \right]_{2^i}^{2^{i+1}} \quad (\text{Ec. 37})$$

sumatoria en la que se anulan todos los términos centrales y finalmente queda como:

$$B = \frac{a}{b+1} (2^{5(b+1)} - 1) \quad (\text{Ec. 38})$$

donde, a representa al intercepto del ETBN, y b es la pendiente del ETBN.

Posteriormente, se revisaron referencias bibliográficas en las cuales datos de espectro de tamaño estuvieran disponibles, considerando especialmente aquellas que incluyeron variabilidad espacial y temporal. Se calculó la correlación entre los parámetros en cada estudio. Los estudios donde solo se consideraron especies comerciales, y no todo el ensamble de peces, no fueron tomados en cuenta. Los espectros analizados correspondieron a ETBN o espectros de tamaño de número (ETN). Ambos espectros de tamaño son equivalentes si el primero es construido empleando una escala geométrica octava (cada intervalo es el doble del anterior) y el segundo en una escala aritmética (Platt & Denman 1978; Blanco et al. 1994).

4.- RESULTADOS

4.1.- Capítulo 1. Estructura de tamaños de una comunidad fuertemente impactada

Título: Size structure of a heavily fished benthic/demersal community by shrimp trawling in the Caribbean Sea of Colombia

Autores: **Paúl Gómez-Canchong**, Renato A. Quiñones y Luis Manjarrés.

Estatus: Publicado en *Latin American Journal of Aquatic Research* 39(1): 43-55.

Resumen:

Las comunidades bentónico-demersales del Mar Caribe de Colombia (CC) son fuertemente explotadas por la pesca de arrastre camaronero, presentando muy altos niveles de descarte. Así, hemos llevado a cabo un análisis de la estructura de tamaños de estas comunidades bentónico-demersales en las zonas norte y sur del CC. Se realizaron muestreos a bordo de las embarcaciones de arrastre de camarón a lo largo de un año. No se encontraron diferencias significativas entre las distribuciones de tamaños de las diferentes zonas, ecorregiones de la zona sur y cruceros analizados. Esta homogeneidad en la estructura de tamaños es destacable ya que las áreas analizadas difieren en composición de especies y condiciones medioambientales. Las estructuras de tamaño observadas, fueron descritas adecuadamente por distribución no-lineales, en lugar del espectro lineal de tamaños de biomasa normalizado tradicionalmente utilizado. Se plantea la hipótesis que la no-linealidad se debe al efecto de la pesca y, particularmente al descarte. Este estudio enfatiza la necesidad de entender los impactos de la pesca de arrastre sobre la estructura de tamaños de las comunidades y la aplicabilidad de éste conocimiento para el manejo de los recursos pesqueros en ecosistemas con tan alta diversidad.

Research Article

Size structure of a heavily fished benthic/demersal community by shrimp trawling in the Colombian Caribbean Sea

Paúl Gómez-Canchong^{1,2,3}, Renato A. Quiñones^{1,2} & Luis Manjarrés³

¹Graduate Program in Oceanography, Department of Oceanography, Universidad de Concepción
Casilla 160-C, Concepción, Chile

²Center for Oceanographic Research in the Eastern South Pacific (COPAS), Facultad de Ciencias Naturales
y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile

³Laboratorio de Investigaciones Pesqueras Tropicales (LIPET), Universidad del Magdalena Cr32 22-08
Santa Marta, Colombia

ABSTRACT. The benthic and demersal communities in the Colombian Caribbean Sea (CCS) are heavily fished by the shrimp trawling fishery, which presents very high discard levels. Here, we conducted an analysis of the size structure of these benthic and demersal communities in the northern and southern zones of the CCS. Sampling was conducted onboard shrimp trawlers throughout an entire year. No significant differences were found in the size distributions of the two zones, among sites within southern ecoregions, or among the analyzed cruises. This homogeneity in size structure is remarkable since the zones analyzed possess very different species compositions and environmental conditions. The observed size structures were adequately described by non-linear distributions rather than the traditionally employed linear normalized biomass size spectra. It is hypothesized that the non-linearity is due to the effect of fishing and particularly, of discarding. This study emphasizes the need for a greater understanding of the impacts that trawl fishing has on community size structure and the applicability of this knowledge towards fishery resource management in ecosystems with high diversity.

Keywords: fishing effects, bycatch, ecological indicators, size spectra, Pareto distribution, Caribbean Sea.

Estructura de tamaños de una comunidad bentónica/demersal fuertemente impactada por la pesca de arrastre camaronero en el Mar Caribe de Colombia

RESUMEN. Las comunidades bentónico-demersales en el Mar Caribe de Colombia (MCC) son fuertemente explotadas por la pesca de arrastre camaronero, presentando niveles de descarte muy altos. Se efectuó un análisis de la estructura de tamaños de estas comunidades bentónico-demersales en las zonas norte y sur del MCC. Se realizaron muestreos a bordo de las embarcaciones de arrastre de camarón a lo largo de un año. No se encontraron diferencias significativas entre las distribuciones de tamaños de las diferentes zonas, ecorregiones de la zona sur y cruceros analizados. Esta homogeneidad en la estructura de tamaños es destacable ya que las áreas analizadas difieren en composición de especies y condiciones medioambientales. Las estructuras de tamaño observadas, fueron descritas adecuadamente por distribución no-lineales, en lugar del espectro lineal de tamaños de biomasa normalizado tradicionalmente utilizado. Se plantea la hipótesis que la no-linealidad se debe al efecto de la pesca y, particularmente al descarte. Este estudio enfatiza la necesidad de entender los impactos de la pesca de arrastre sobre la estructura de tamaños de las comunidades y la aplicabilidad de este conocimiento para el manejo de los recursos pesqueros en ecosistemas con alta diversidad.

Palabras clave: efectos de la pesca, bycatch, indicadores ecológicos, espectro de tamaños, distribución de Pareto, Mar Caribe.

INTRODUCTION

Tackling ecological complexity in marine ecosystems is a very difficult task due to high species diversity, numerous interactions among species, the scarce quantification of those interactions, and physical variability. Body size has been suggested as an aggregating criterion that reduces the complexity of the system to a manageable level (Sheldon *et al.*, 1972; Platt, 1985; Quiñones, 1994) because of the numerous allometric relationships linking body size with attributes at the (i) individual level (e.g. metabolic rate, life span, growth; Peters, 1983; Brown *et al.*, 2004), and (ii) at population and community levels (e.g. food needs, dispersal, space use; Peters, 1983; Cohen *et al.*, 2003).

Size spectrum research has shown that, in the absence of major disturbances, the size distribution of a community will present regularities and be relatively stable over time (Sheldon *et al.*, 1972; Platt, 1985; Quiñones, 1994). Regularities in the biomass size distribution of aquatic communities have been observed in (i) offshore systems (e.g. Sheldon *et al.*, 1972; Rodríguez & Mullin, 1986a, b; Quiñones *et al.*, 2003), (ii) lakes (e.g. Sprules & Munawar, 1986; Echevarria *et al.*, 1990; Gaedke, 1993), (iii) salt marshes (Quintana *et al.*, 2002), and (iv) benthic communities (e.g. Schwinghamer, 1981; Warwick, 1984; Duplisea, 2000; Quiroga *et al.*, 2005). Sheldon *et al.* (1972) and Kerr (1974) proposed the “Linear Biomass Hypothesis”, in which biomass is constant when organisms are organized in logarithmic size classes. In contrast, Platt and Denman’s model (Platt & Denman, 1977, 1978) predicts a slight decrease of biomass with organism size, with a slope close to -0.22 , and proposes an allometric structure for the pelagic ecosystem. The few biomass size spectra constructed in near steady state systems and in those that cover a wide size range (e.g. North Pacific Central Gyre, Rodríguez & Mullin, 1986a; oligotrophic areas of the Northwest Atlantic, Quiñones *et al.*, 2003) support Platt and Denman’s prediction. Nevertheless, the response of marine communities in terms of their biomass size distributions when confronting factors that could affect the resilience of marine ecosystems remains scarcely studied.

In fisheries, the size spectrum approach has been applied to predict fish production from lower trophic levels (Sheldon *et al.*, 1977; Borgmann, 1983; Moloney & Field, 1985), to rank the productivity of many important fishing grounds and lakes (Boudreau & Dickie, 1992), and as an indicator of the impact of fisheries at a multispecies level (Gobert, 1994; Bianchi *et al.*, 2000; Stobberup *et al.*, 2005).

Several authors have proposed that fishing makes the slope of the size spectrum steeper (i.e. more negative) because fishing selectively removes larger individuals and reduces survival (Gislason & Rice, 1998; Bianchi *et al.*, 2000). Obviously, this is based on the assumption that the linearity of the spectrum is not lost. However, ecosystems far from steady state can display non-linear normalized biomass-spectra (Quiñones, 1994; Rodríguez, 1994) and high levels of fishing may cause the size distribution of the biota to be drastically modified (Jennings & Kaiser, 1998).

Worldwide, shrimp bottom trawling, due to its lack of selectivity and the physical damage that the trawl inflicts on the seabed, has a high impact on the ecosystem (Jennings & Kaiser, 1998; Cook, 2003; Kaiser & Hiddink, 2007; Caddy, 2007). For the specific case of the CCS, bycatch can be as high as 93%, of which around 80% is discarded (Viaña *et al.*, 2004). A retrospective study in the northern CCS of the shrimp trawling fishery showed a general downward trend in the biomass of demersal resources (García *et al.*, 2007) and bycatch-to-shrimp catch ratios fluctuating between 12:1 and 30:1 (Viaña *et al.*, 2004). As a consequence, the CCS shrimp fishery has faced difficult times since the beginning of this decade (Zúñiga *et al.*, 2006). This led to a reduction in fleet, and in 2005, the subsequent closure of the most important fishing industries (Zúñiga *et al.*, 2006) after over 50% of the vessels in the fleet suffered financial losses in the 2004-2005 period.

It is well known that shrimp trawling has profound effects on demersal communities due to direct mortality in the form of bycatch (Kelleher, 2005). Here, we analyze the size distribution of biomass and abundance of the coastal benthic/demersal community, which has been heavily fished by the shrimp trawling fishery in the Colombian Caribbean Sea. It is hypothesized that the size structure of this community is disturbed and, consequently, size spectrum linearity is lost.

MATERIAL AND METHODS

Study area

The study area includes the continental shelf of the CCS (Fig. 1), covering a coastline of 1,600 km. The Magdalena River naturally divides this area into northern and southern fishing grounds. The northern zone (12°40’N, 77°19’W) is characterized by the presence of seasonal upwelling events fuelled by the Trade Winds (Andrade, 2000), whereas the southern zone (11°50’N, 71°18’W) is significantly influenced by continental discharges (Patiño & Florez, 1993).

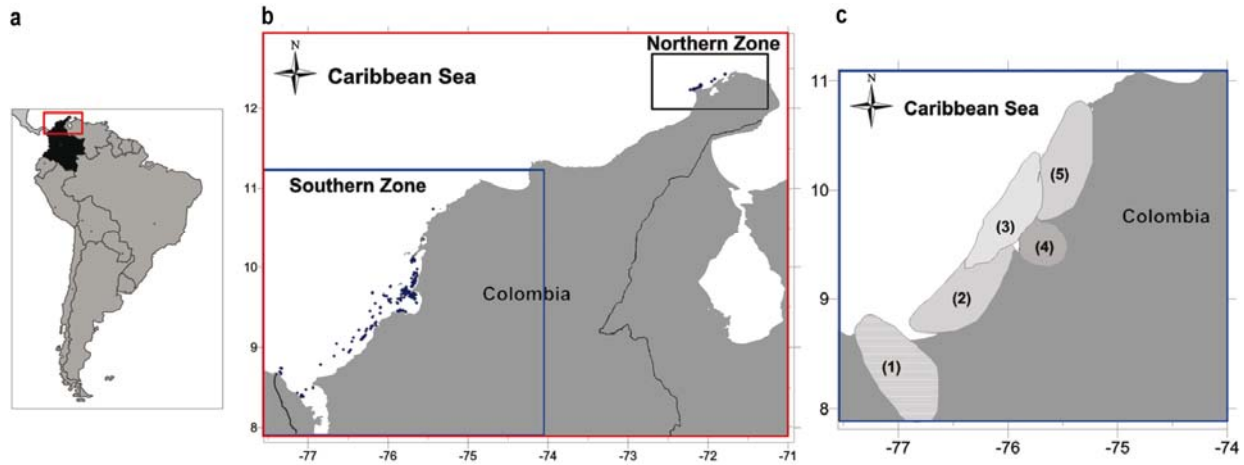


Figure 1. a) Study area. Colombian Caribbean Sea, b) distribution of the analyzed trawl hauls in the northern and southern zones, c) localization of the southern ecoregions: (1) Uraba Gulf, (2) South of Morrosquillo, (3) Islands, (4) Morrosquillo Gulf, and (5) North of Morrosquillo.

Figura 1. a) Área de estudio. Mar Caribe de Colombia, b) distribución de los lances analizados en las zonas norte y sur, c) localización de las ecorregiones de la zona sur: (1) Golfo de Urabá, (2) Sur de Morrosquillo, (3) Islas, (4) Golfo de Morrosquillo, y (5) Norte de Morrosquillo.

Nearly the entire length of the northern coast is arid, with a wide continental shelf, and there are large extensions of sandy bottoms reaching Riohacha, where sand and coral grounds are found (Piñeros & Sieguert, 1989). The southern coast has abundant vegetation and the continental shelf is narrow, no more than 84 m from the coast. The bottom is flat and composed of mud and muddy sand with depths ranging between 25 and 50 m. The water exchange between the northern and southern zones of the CCS, separated by the mouth of the Magdalena River, is minimal because the river water always tends to move southwards due to the anticyclonic gyre that is generated between Central America and the southern Colombian Caribbean (Andrade *et al.*, 2003). This constitutes a biogeographic barrier for most marine species.

The southern zone can be divided into three ecoregions (INVEMAR, 2000): i) the gulf of Morrosquillo ecoregion, influenced by continental discharges with low water transparency and low exposure to wind and wave action, seagrass beds, deltaic and estuarine systems with mangrove forests; ii) the Coralline Archipelagos ecoregion (Islands), encompassing islands, shallow carbonate platforms and coral shoals located off the mainland coast between Islas del Rosario and Isla Fuerte, as well as the continental shelf between the 40 and 130 m depth contours, and clear waters; and iii) the gulf of Urabá, a wide continental shelf, mainly terrigenous muds, high influence of continental discharges, predominantly

turbid waters, defined by alluvial plains with mangrove forests and a rapidly extending delta of the Atrato River. The gulf may be regarded as an estuary, with scattered coral reefs and seagrass beds along this mountainous coastline. North and South of Morrosquillo constitute Transition Zones.

Sources of information

Between August 2004 and July 2005, two observers were placed onboard commercial shrimp trawlers working in the CCS for a total of 10 fishing cruises (Table 1). Nine of those fishing cruises were conducted in the southern zone and one in the northern zone (September 2004). The vessels used, trips undertaken and station locations (Fig. 1) depended on the fleet activity. Historically, fishing activity has been circumscribed to very specific fishing grounds due to the fishermen's preference for traditional grounds with higher shrimp abundances and the spatial distribution of trawable grounds.

Sampling

Trawling vessels operating in the study area have steel hulls and are generally similar in terms of engines (450 HP in average), tonnage (around 100 ton), storage capacity, equipment, and fishing gear (Zúñiga *et al.*, 2004). The fishing gear is composed of four Korean or Japanese type nets, two per side, each with a 12 m head rope and mesh size of 4.45 mm (Zúñiga *et al.*, 2004). Excluding devices were not employed during the fishing operations. Similar tow speeds (2.8

Table 1. Number of tows and individuals sampled during each cruise in the Colombian Caribbean Sea.**Tabla 1.** Número de lances e individuos muestreados en cada crucero en el Mar Caribe de Colombia.

Cruise	Date	Tows (individuals)		Total
		North	South	
SVFA02	August 2004	-	17 (16 614)	17 (16 614)
SVFA03	September 2004	20 (17 388)	16 (20 875)	36 (38 263)
SVFA04	October 2004	-	14 (4 059)	14 (4 059)
SVFA05	November 2004	-	18 (1 802)	18 (1 802)
SVFA07	January 2005	-	18 (6 461)	18 (6 461)
SVFA08	February 2005	-	17 (7 886)	17 (7 886)
SVFA09	April 2005	-	15 (14 288)	15 (14 288)
SVFA10	May 2005	-	19 (7 536)	19 (7 536)
SVFA11	June 2005	-	7 (631)	7 (631)
Total		20 (17 388)	175 (80 152)	197 (97 640)

knots) and identical electronic equipment (satellite navigator and echo-sounder) were employed throughout (Viaña *et al.*, 2004).

Onboard, one of four fishing nets was randomly selected from each tow for the assessment of catch composition. The following information was recorded: date, hour, depth, location, and tow duration. Target and incidental catches were sorted, identified and weighed onboard with a hand-held spring scale, 20% of the homogenized discards (Pauly, 1983) were stored for further identification and processing in the laboratory on land. The precision of the onboard weighing procedure was verified by taking samples (30%) of target and incidental catches from 25% of the tows and re-analyzing these in the laboratory. Observed catches were extrapolated for the entire tow by multiplying the values of the selected net by four.

A total of 197 fishing trawl hauls were analyzed. Approximately 95,000 organisms were directly counted and measured, representing approximately 700,000 specimens caught in the fishing gear (Table 1). The majority of the tows lasted 3-4 h and were performed at night (between 18:00 and 6:00), covering a depth range of 12 to 65 m. Sporadically, some pelagic species were caught in the trawls, these species were not included in the calculations because they feed on resources allochthonous to the benthic system.

Construction and analysis of size spectra

The biomass and the number of individuals caught per hour (h) in each size range (expressed in grams) were calculated by the ratio estimator method (Scheaffer *et al.*, 1990):

$$\hat{R} = \sum_{i=1}^n a_i / \sum_{i=1}^n o_i$$

where n is the number of tows sampled, a_i is the biomass (B) or the number of individuals (N) caught in the size range during the i^{th} tow, and o_i is the duration of the i^{th} tow. R provides unbiased and confident estimates, especially because the bycatch and the time of the tows are highly variable (Ye, 2002).

Size distribution analyses are only applicable to data in the size range over which the gear effectively samples the community (Jennings & Dulvy, 2005). The spectra were constructed taking into consideration gear selectivity and therefore limits the computation to those individuals within a size range that is not strongly affected by gear selectivity. The lower limit of this range was determined by using an adaptation of the linearized catch curve based on length composition data proposed by Pauly (1983) and Sparre & Venema (1995) (Fig. 2). This method calculates the range of lengths in which the gear does not select 100% of the individuals. The upper limit on the other hand, was established as the highest size range found in at least 90% of tows.

Normalized size spectra for biomass (NBSS) and abundance (NASS) for pre-defined strata (zone, southern ecoregion, and monthly fishing cruises) were constructed following Blanco *et al.* (1994). The normalized size spectrum was obtained after dividing the biomass or abundance in every size class (M) by its amplitude. A base 2 logarithm was applied to the independent (weight) and dependent (abundance or biomass) variables as proposed by Platt & Denmann (1977) and Blanco *et al.* (1994). The least squares method was used to test the fit to a linear model (Zar, 1999).

To analyze the size distribution, we also used the Pareto distribution (Vidondo *et al.*, 1997), a model

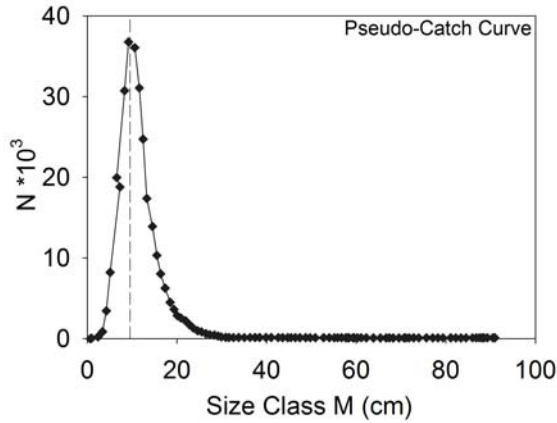


Figure 2. Pseudo-Catch Curve to determine the body mass on which gear selectivity has no effect.

Figura 2. Curva de pseudo-capturas para determinar el tamaño corporal a partir del cual la selectividad del arte no tienen ningún efecto.

widely used in other disciplines for dealing with size structured systems. The Pareto I distribution has a probability density function defined as:

$$\text{pdf}(s) = c * K^c * s^{-(c+1)} \quad (c > 0), (s \geq K > 0)$$

where s is the size, and c and K are the distribution's shape and scale parameters, respectively. The parameter K is a constant that, in this case, represents the size of the smallest object. The parameter c is an empirical constant that describes the decline of probability as size increases.

The size distributions were also analyzed using a non-linear Pareto II distribution (Vidondo *et al.*, 1997), whose probability density function is given by:

$$\text{pdf}(s) = c * (K+D)^c * (s+D)^{-(c+1)}$$

where D is an additive constant, different to zero in the type II Pareto distribution. The ecological meaning of the polynomial coefficients K , c , and D is far from obvious (Vidondo *et al.*, 1997) and, accordingly, no attempt was made to analyze them.

In order to compare the Pareto distributions, a Kolmogorov-Smirnov test (Zar, 1999) was conducted. To obtain a comparative picture of the size distribution from different fishing cruises, we performed a dendrogram applying a single linkage agglomeration clustering method (Legendre & Legendre, 1998) based on a modified Bray-Curtis dissimilarity index (Rodríguez & Mullin, 1986b). All calculations were performed using the JMP[®] statistical software package.

RESULTS

The linear model was not able to represent adequately the NBSS (Fig. 3) or the NASS (plots not shown) of these benthic/demersal communities because, even when they adjusted significantly to the linear model (Table 2), the clear presence of residuals with tendency (Fig. 3) violated the assumption of the linear model that the residuals must be randomly scattered (Zar, 1999). Residuals peaked around mid-range size classes (16-64 g) and troughed on either side, displaying a dome-like pattern (Fig. 3).

The cumulative biomass distribution function adjusted well to a type II Pareto model (i.e. Pareto's D parameter was different from 0 in all the cases; Table 2; Fig. 4). On the other hand, the cumulative biomass distribution function did not fit a type I Pareto model since the probability density of the bigger individuals was lower than that predicted by the model (Fig. 4).

No significant differences were found for the type II Pareto size distributions (Fig. 4) between the different zones (Table 3), among the southern ecoregions (Table 4), or among monthly fishing cruises (Table 5).

For the SVFA11 cruise, the size structure was discontinuous, with few or no individuals in the upper size classes (Figs. 3 and 4). All type II Pareto size distributions showed increased dispersal for the size range containing individuals larger than 256 g.

The most closely associated group of monthly cruises in the dendrogram (Fig. 5) had no temporal coherence or association with dry or rainy seasons. All cruises were associated under a Bray-Curtis dissimilarity index of 0.5.

DISCUSSION

Our results show that the linear model is inadequate for representing the size structure of this heavily fished benthic/demersal community of the CCS. Non-linear Pareto II distribution provides a proper description of the observed size structure. Several studies have shown non-linear trends (e.g. dome-like patterns) in size spectra, including empirical analyses (e.g. Sprules & Munawar, 1986; Sprules *et al.*, 1991; Boudreau *et al.*, 1991) and simulations (Maury *et al.*, 2007). A variety of reasons have put forward to explain this pattern, such as the propagation of a biomass or energy peak through the size spectrum (Silvert & Platt, 1978; Han & Straskraba, 2001) or the slowdown of growth in larger sizes close to the asymptotic length (Maury *et al.*, 2007), among others. Dickie *et al.* (1987) and Boudreau *et al.* (1991)

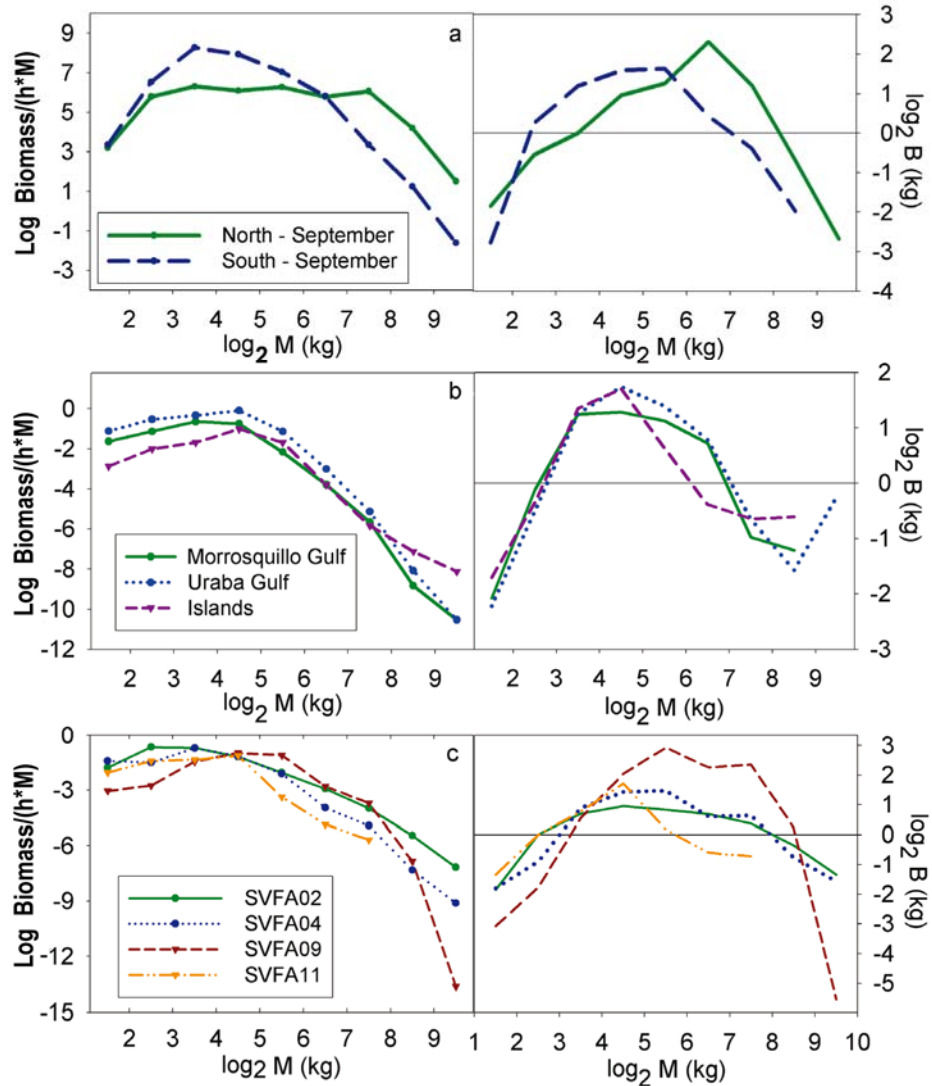


Figure 3. Examples of some of the normalized biomass size spectra (left panel) for the different a) zones, b) ecoregions, and c) cruises in the Colombian Caribbean Sea. The residuals for each NBSS (normalized size spectra for biomass) are added in the right panel.

Figura 3. Ejemplos de los espectros de tamaño de biomasa normalizados (panel izquierdo) para las diferentes a) zonas, b) ecorregiones, y c) cruceros en el Mar Caribe de Colombia. Los residuos para cada ETBN (espectro de tamaño normalizado para la biomasa) se observan en el panel derecho.

suggested that “there may exist a variety of smaller-scale strategies” that might explain the existence of a dome for each trophic group of organisms with similar production efficiencies (e.g. fish, meiofauna, large invertebrates; Dickie *et al.*, 1987). This argument does not apply to the benthic/demersal community analyzed herein because in this case the domes observed are composed of many species from several trophic groups and possessing many different production efficiencies. In fact, over 250 taxa of fish and invertebrates were found during our fishing trips, and at least 100 species were captured in each trawl haul.

The fitting of biomass size distributions to the Pareto type II model in this overexploited community emphasizes the need to explore the use of non-linear size spectra as a tool for analyzing community dynamics in heavily fished ecosystems. In fact, Benoit & Rochet (2004) and Shin & Cury (2004) suggest that fishing effects may be better captured by the curvature of the size spectrum than by its slope, proposing that this curvature is a candidate for determining a reference point at the community level that could be useful in detecting ecosystem overexploitation. In this context, the D value in the Pareto type II distribution

Table 2. Parameters of (i) the linear regressions fitted to normalized size spectra for abundance and biomass, and (ii) Pareto distributions for the different zones (Z), ecoregions (E), and cruises (C) in the Colombian Caribbean Sea.

Tabla 2. Parámetros del (i) ajuste al modelo lineal del espectro de tamaños normalizado para abundancia y biomasa, y (ii) para la distribución de Pareto para las diferentes zonas (Z), ecorregiones (E), y cruceros (C) en el Mar Caribe de Colombia.

Month	Abundance			Biomass			Pareto parameters		
	Elevation	Slope	r ²	Elevation	Slope	r ²	C	K*1000	D*100
North/September (Z)	9.73	-1.76	0.88	10.35	-0.78	0.58	7.66	-17.03	39.83
South/August (Z)	11.98	-2.16	0.94	13.21	-1.20	0.82	4.47	-4.72	7.03
South/September (Z)	12.43	-2.22	0.91	13.75	-1.28	0.75	4.46	4.91	3.95
North Morrosquillo (E)	9.09	-1.59	0.85	2.68	-1.10	0.80	4.34	2.16	3.23
South Morrosquillo (E)	10.50	-1.91	0.88	4.18	-1.35	0.83	2.45	7.29	0.66
Morrosquillo Gulf (E)	10.72	-1.91	0.87	4.61	-1.46	0.87	13.85	-13.71	38.91
Uraba Gulf (E)	11.81	-2.05	0.89	5.49	-1.52	0.89	5.29	-2.92	5.94
Islands (E)	8.92	-1.55	0.86	2.27	-1.03	0.80	2.25	4.18	0.73
SVFA02 (C)	11.02	-1.71	0.95	1.18	-0.74	0.77	3.91	-10.95	7.17
SVFA03 (C)	12.50	-2.02	0.90	2.70	-1.06	0.70	4.45	3.57	3.49
SVFA04 (C)	11.84	-1.99	0.94	1.87	-0.99	0.79	3.21	2.42	2.02
SVFA05 (C)	11.02	-1.70	0.90	1.07	-0.71	0.59	12.20	-11.48	27.84
SVFA07 (C)	12.26	-2.16	0.86	2.39	-1.18	0.65	4.99	9.99	4.04
SVFA08 (C)	12.24	-2.12	0.91	2.41	-1.15	0.75	4.71	3.21	3.85
SVFA09 (C)	11.37	-1.98	0.75	1.55	-1.01	0.41	13.08	-7.47	34.32
SVFA10 (C)	11.73	-2.10	0.86	1.96	-1.14	0.62	4.75	4.89	4.96
SVFA11 (C)	10.39	-1.73	0.90	0.35	-0.71	0.63	3.31	4.08	1.31

is an interesting candidate for working with the curvature of the size structure, especially if we consider that a $D = 0$ means an absence of curvature (i.e. the Pareto type I or linear model is considered to be a special case of the Pareto type II when $D=0$; Vidondo *et al.*, 1997).

No statistical differences were found in the size structure (Pareto distributions) between southern and northern zones, within the southern ecoregions, or among the analyzed months (Tables 3 to 5). This homogeneity in size structure is remarkable because the analyzed areas differ (Duarte *et al.*, 2006) in: (i) species composition, (ii) depth ranges of the fishing areas, (iii) levels of precipitation and river discharge in the different ecoregions, (iv) the presence of an upwelling focus in the northern zone, and (v) isolation through distance and multiple geographical barriers that reduces the exchange of individuals. Nevertheless, this result is consistent with the conservative nature of the size structure of marine communities proposed by several authors (e.g. Pope *et al.*, 1987; Quinones *et al.*, 2003; Sweeting *et al.*, 2009). In addition, our results support the idea that species composition and size structure may respond differently to environmental disturbances. Several examples are found in the literature in which – unlike

ours – species composition remains almost unaltered despite changes in the size structure. For instance, a negative temperature anomaly clearly affected the size distribution of zooplanktonic biomass in the central gyre of the North Pacific Ocean in the summer of 1969 (Rodríguez & Mullin, 1986b), nevertheless, the taxonomic approach did not show any effect of this temperature anomaly on the species composition of the macrozooplanktonic community (Rodríguez & Mullin, 1986b).

Most size spectra presented high dispersion within the relatively low abundance found in the size ranges corresponding to larger individuals. In fact, in one case (cruise SVFA11, Figs. 3 and 4), no individuals were found in the upper size classes. This could be explained by long-term overfishing of large sizes, as suggested for the CCS by Duarte *et al.* (2006), by the escape of larger individuals due to slow tow speeds, and/or by the migrations or nictimeral vertical movements of larger individuals to areas or depths beyond the reach of the fleet and/or the fishing gear. In fact, migratory events by larger individuals of some species (e.g. lane snapper, mutton snapper) are commonly observed in the study area (Manjarrés *et al.*, 2001; Gómez-Canchong *et al.*, 2004).

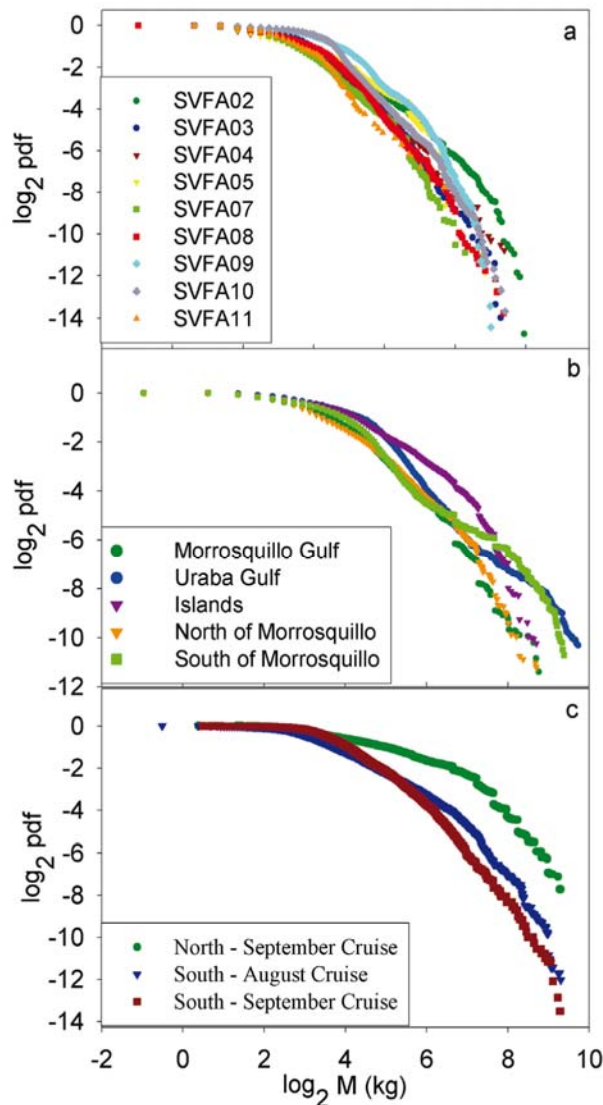


Figure 4. Cumulative Pareto distribution. a) North vs south, b) southern ecoregions, and c) cruises in the southern zone.

Figura 4. Distribución acumulada de Pareto. a) Norte vs sur, b) ecorregiones del sur, y c) cruceros en la zona sur.

We are aware that one of the limitations of our research is the relatively short time period covered (i.e. one year). Nevertheless, the wide spatial coverage of the sampling, as well as the consistency of the non-linear pattern found, suggests that the results obtained are representative of the size structure of the study area for the period analyzed. Unfortunately, we have not had the opportunity to conduct new research onboard the shrimp trawling fleet. However, we have had the opportunity to sample the size spectra of the benthic/demersal community during two scientific cruises (August and December 2005) in the northern Morrosquillo ecoregion (data not shown), finding a

Table 3. D_{KS} values for the Kolmogorov-Smirnov test performed to compare Pareto type II distributions for the southern and northern zones in the Colombian Caribbean Sea.

Tabla 3. Valores D_{KS} para las pruebas de Kolmogorov-Smirnov realizadas para comparar las distribuciones de Pareto tipo II en las distintas zonas del Mar Caribe de Colombia.

	Zones		
	North-03	South-02	South-03
North-03	*****	0.63	0.61
South-02		*****	0.54
South-03			*****

non-linear size distribution and no significant differences with the size distribution found during the sampled year (Figs. 3 and 4).

Shrimp trawling fisheries kill benthic invertebrates as the fishing gear is dragged across the seabed (Cook, 2003; Duarte *et al.*, 2006; Kaiser & Hiddink, 2007) reducing the overall biomass and production of benthic invertebrate communities (Hiddink *et al.*, 2006). Most of the carbon released by discarding could fuel microbial pathways rather than metazoan fish food pathways (e.g. Jennings *et al.*, 2001; Kaiser *et al.*, 2003). Furthermore, the discarded fish have low chances of survival, unlike most crustaceans and mollusks (40-50%), and starfish (90%) (Groenewold & Fondss, 2000). Due to the shallowness (12 to 65 m depth) of the fishing grounds, these discards produce an important energy input into the benthic system. Both trawling and discarding seem to favor the dominance of small benthic organisms and scavengers (Cook, 2003; Duarte *et al.*, 2006; Kaiser & Hiddink, 2007), even when no real increase in benthic scavenger abundance has been observed (Ramsay *et al.*, 2000). In other words, bottom trawling removes other populations but does not alter scavenger populations (Kaiser & Hiddink, 2007). The deterioration of the benthic/demersal communities due to trawling and discarding has been put forward as a possible cause for the decreased catches and biomasses of shrimp and demersal resources in the CCS (Duarte *et al.*, 2006; García *et al.*, 2007). Figure 6 represents a conceptual scheme of how the biomass size spectra of a community could be affected by fishing, producing non-linear spectra as a possible output. The key factors in the case of the shrimp trawling fishery (Fig. 6d-h) are the more or less uniform removal of individuals (non-selective gear) across the size spectrum and the high levels of

Table 4. D_{KS} values for the Kolmogorov-Smirnov test performed to compare between the Pareto type II distributions for the southern ecoregions of the Colombian Caribbean Sea.

Tabla 4. Valores D_{KS} para las pruebas de Kolmogorov-Smirnov realizadas para comparar entre las distribuciones de Pareto tipo II de las ecorregiones del sur del Mar Caribe de Colombia.

	Ecoregion				
	Morrosquillo Gulf	Uraba Gulf	Islands	North of Morrosquillo	South of Morrosquillo
Morrosquillo Gulf	*****	0.66	0.66	0.64	0.70
Uraba Gulf		*****	0.62	0.60	0.66
Islands			*****	0.61	0.67
North of Morrosquillo				*****	0.65
South of Morrosquillo					*****

Table 5. D_{KS} values for the Kolmogorov Smirnov test performed to compare between the Pareto type II distributions for the different cruises performed in the southern zone in the Colombian Caribbean Sea.

Tabla 5. Valores D_{KS} para las pruebas Kolmogorov-Smirnov realizadas para comparar entre las distribuciones de Pareto tipo II de los diferentes cruceros llevados a cabo en la zona sur en el Mar Caribe de Colombia.

	Month								
	SVFA02	SVFA03	SVFA04	SVFA05	SVFA07	SVFA08	SVFA09	SVFA10	SVFA11
SVFA02	*****	0.69	0.71	0.70	0.67	0.68	0.71	0.70	0.72
SVFA03		*****	0.65	0.65	0.62	0.62	0.66	0.65	0.66
SVFA04			*****	0.66	0.63	0.64	0.67	0.66	0.68
SVFA05				*****	0.62	0.63	0.67	0.65	0.67
SVFA07					*****	0.60	0.64	0.62	0.64
SVFA08						*****	0.64	0.63	0.65
SVFA09							*****	0.66	0.68
SVFA10								*****	0.67
SVFA11									*****

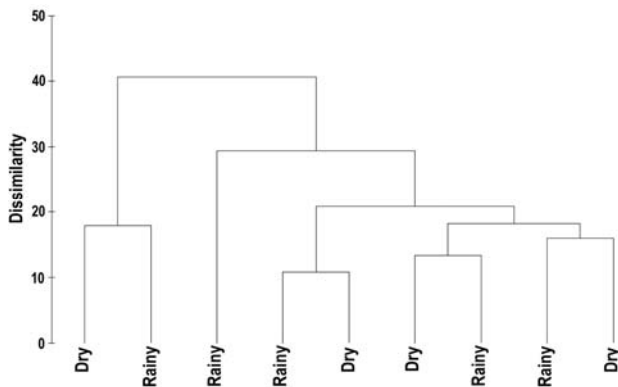


Figure 5. Dendrogram of dissimilarities (Bray-Curtis index) of size distribution between southern cruises.

Figura 5. Dendrograma de disimilaridades (Índice de Bray-Curtis) de la distribución de tamaños entre los cruceros de la región sur.

discards that increase the relative biomass of scavengers.

The case of the CCS shrimp trawling fishery is not unique; trawling fisheries are considered to be among those with the highest impact on the ecosystem (Jennings & Kaiser, 1998; Caddy, 2007). Accordingly, there is growing interest in generating ecological indicators that support an ecosystem approach to fisheries (e.g. Rice, 2000; Garcia *et al.*, 2003; Rice & Rochet, 2005). In line with what Rodríguez (1994) has suggested, “only when we understand the sources, scales and mechanisms that control variability will we be able to make biomass spectrum a useful approach in biological oceanography”, we believe that the case presented here (the size structure of these benthic/demersal communities associated with the shrimp fishery in the CCS and especially the fact that

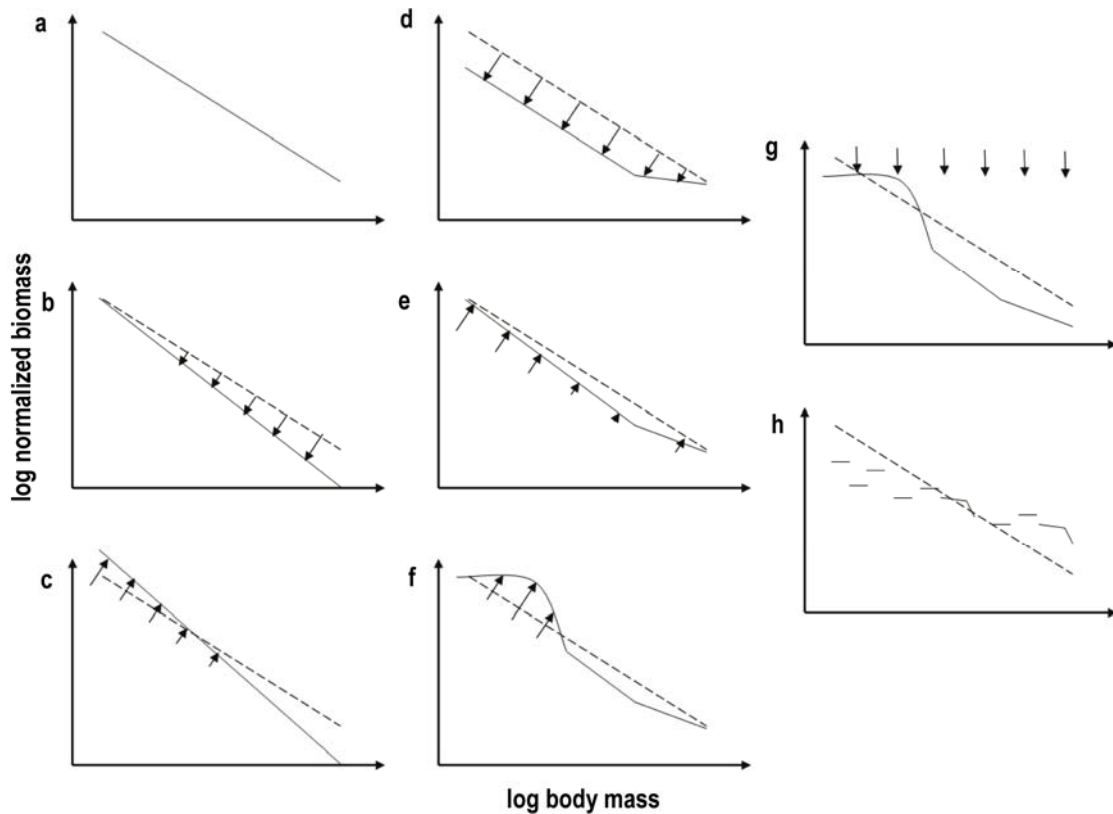


Figure 6. Conceptual diagram of the changes expected in a community size spectrum when dealing with fishing impacts, prey release and bycatch. a) Unexploited state, b) as fishing mortality increases and the relative abundance of large individuals decreases, a steeper biomass size spectrum is expected, c) on the other hand, fishing may indirectly increase the abundance of small prey species through the removal of their predators, making the slope of the size spectrum even steeper, (d-i) non size-selective fishing (e.g. shrimp trawling). Different processes are analyzed including (c and e) prey release, especially of smaller individuals, d) the escape of larger individuals from the fishing gear, f) increased scavengers due to discarding, g) the carbon released by discarding, which could also fuel microbial pathways and not just the metazoan fish food web, thereby potentially reducing fisheries production, and h) continued fishing forcing over time that causes a resilience threshold to be crossed after which the community size structure is lost, increasing the dispersal and gaps in the size structure. Plots (a) to (c) are based on Sweeting *et al.* (2009). Dashed lines represent the slope of a theoretical size spectrum from an unexploited system. Arrows indicate the trend followed by the biomass in different size ranges due to the analyzed forcing process.

Figura 6. Diagrama conceptual de los cambios esperados en el espectro de tamaños de una comunidad cuando enfrenta impactos de la pesca, liberación de presas, y bycatch. a) Estado no explotado, b) conforme se incrementa la mortalidad por pesca y la abundancia relativa de los individuos más grandes decrece, se espera un ETBN más empinado, c) por otro lado, la pesca puede indirectamente incrementar la abundancia de las pequeñas presas al remover a sus depredadores, haciendo más empinada la pendiente, d-i) pesca no selectiva por tamaño (e.g. arrastre camaroneo). Diferentes procesos son analizados incluyendo (c y e) liberación de la presa, especialmente de los pequeños individuos, d) el escape de individuos grandes del arte de pesca, f) incremento de los carroñeros debido al descarte, g) el carbono liberado por el descarte, puede alimentar las rutas microbianas y no solamente la ruta clásica hacia los depredadores, potencialmente reduciendo la producción pesquera, y h) la continuación del forzante pesquero a lo largo del tiempo puede causar cruzar un umbral de resiliencia luego del cual la estructura de tamaños de la comunidad se pierde, incrementando la dispersión y los espacios en la estructura de tamaños. Gráficos (a) a (c) están basados en Sweeting *et al.* (2009). Líneas entrecortadas representan la pendiente del espectro de tamaños teórico de un sistema no explotado. Las flechas indican la tendencia seguida por la biomasa en las diferentes clases de tamaño debido al forzamiento analizado.

their spectra were far from linear), emphasizes the need to achieve greater insight into the dynamics of non-linearities in size spectra analyses. It also

emphasizes the need for a size structure theory capable of dealing with ecosystems subject to strong disturbances, in order to use size spectrum as an

appropriate and successful fisheries management indicator so as to contribute to the development of an ecosystem approach to fisheries.

ACKNOWLEDGEMENTS

The sampling program and data acquisition was financed by the Instituto Colombiano para el Desarrollo de la Ciencia y la Tecnología COLCIENCIAS (Grant No. 1117-09-13273 “Valoración Biológico-Pesquera y Ecológica de la Pesca Industrial de Arrastre Camaronero e Impacto de la Introducción de Dispositivos Reductores de Fauna Acompañante, en el Mar Caribe Colombiano”). We wish to thank the valuable field and laboratory support of the members of the Grupo de Investigación Evaluación y Ecología Pesquera (GIEEP, Universidad del Magdalena, Colombia). Paúl Gómez-Canchong was funded by a Doctoral scholarship of the Deutscher Akademischer Austausch Dienst, (DAAD, Germany). The size structure analysis and Renato A. Quiñones were funded by the COPAS Center (FONDAP, CONICYT, Chile).

REFERENCES

- Andrade, C.A. 2000. The circulation and variability of the Colombian Basin in the Caribbean Sea. PhD Thesis, University of Wales, 223 pp.
- Andrade, C.A., E.D. Barton & C.N.K. Mooers. 2003. Evidence for an eastward flow along the Central and South American Caribbean Coast. *J. Geophys. Res.*, 108(C6): 3185.
- Benoit, E. & M.J. Rochet. 2004. A continuous model of biomass size spectra governed by predation and the effects of fishing on them. *J. Theor. Biol.*, 226: 9-21.
- Bianchi, G., H. Gislason, K. Graham, L. Hill, X. Jin, K. Koranteng, S. Manickchand-Heileman, I. Payá, K. Sainsbury, F. Sanchez & K. Zwanenburg. 2000. Impact of fishing on size composition and diversity of demersal fish communities. *ICES J. Mar. Sci.*, 57: 558-571.
- Blanco, J.M., F. Echevarría & C. García. 1994. Dealing with size-spectra: some conceptual and mathematical problems. *Sci. Mar.*, 58: 17-29.
- Borgmann, U. 1983. Effect of somatic growth and reproduction on biomass transfer up pelagic food web as calculated from particle-size-conversion efficiency. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44: 136-140.
- Boudreau, P.R. & L.M. Dickie. 1992. Biomass spectra of aquatic ecosystems in relation to fisheries yield. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49: 1528-1538.
- Boudreau, P.R., L.M. Dickie & S. Kerr. 1991. Body-size-spectra of production and biomass as system-level indicators of ecological dynamics. *J. Theor. Biol.*, 152: 329-339.
- Brown, J.H., J.P. Gillooly, A.P. Allen, V.M. Savage & G.B. West. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85: 771-1789.
- Caddy, J. 2007. Marine habitat and cover: their importance for productive coastal fishery resources. UNESCO Publishing, Paris, 256 pp.
- Cohen, J.E., T. Jonsson & S.R. Carpenter. 2003. Ecological community description using the food web, species abundance, and body size. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 100: 1781-1786.
- Cook, R. 2003. The magnitude and impact of bycatch mortality by fishing gear. In: M. Sinclair & G. Valdimarsson (eds.). *Responsible fisheries in the marine ecosystem*. FAO, Rome, pp. 219-233.
- Dickie, L.M., S.R. Kerr & P.R. Boudreau. 1987. Size-dependent processes underlying regularities in ecosystem structure. *Ecol. Monogr.*, 57: 233-250.
- Duarte, L.O., P.G. Gómez-Canchong, L. Manjarrés, C.B. García, F. Escobar, J. Altamar, J.E. Viaña, K. Tejada, J. Sánchez & F. Cuello. 2006. Variabilidad circadiana de la tasa de captura y la estructura de tallas en camarones e ictiofauna acompañante en la pesquería de arrastre del Mar Caribe de Colombia. *Invest. Mar., Valparaíso*, 34(1): 23-42.
- Duplisea, D.E. 2000. Benthic organism biomass size-spectra in the Baltic Sea in relation to the sediment environment. *Limnol. Oceanogr.*, 45(3): 558-568.
- Echevarría, F., P. Carrillo, F. Jimenez, P. Sanchez-Castillo, L. Cruz-Pizarro & J. Rodriguez. 1990. The size-abundance distribution and taxonomic composition of plankton in an oligotrophic, high mountain lake (La Caldera, Sierra Nevada, Spain). *J. Plankton Res.*, 12: 415-422.
- Gaedke, U. 1993. Ecosystem analysis based on biomass size distributions: a case study of a plankton community in a large lake. *Limnol. Oceanogr.*, 38: 112-127.
- García, C.B., L.O. Duarte, L. Altamar & L. Manjares. 2007. Demersal fish density in the upwelling ecosystem off Colombia, Caribbean Sea: historic outlook. *Fish. Res.*, 85: 68-73.
- García, S., A. Zerbi, C. Aliaume, T. Do Chi & G. Lasserre. 2003. The ecosystem approach to fisheries. Issues, terminology, principles, institutional foundations, implementation and outlook. *FAO Fish. Tech. Pap.*, 443: 1-71.
- Gislason, H. & J. Rice. 1998. Modelling the response of size and diversity spectra of fish assemblages to

- changes in exploitation. *ICES J. Mar. Sci.*, 55: 362-370.
- Gobert, B. 1994. Size structures of demersal catches in a multispecies multigear tropical fishery. *Fish. Res.*, 19: 87-104.
- Gómez-Canchong, P.G., J. Rodríguez, J.C. Arévalo & L. Manjarrés. 2004. Identificación de stocks de pargo rayado *Lutjanus synagris* (Linnaeus, 1758) en el área norte del Caribe colombiano. In: L. Manjarrés (ed.). *Pesquerías demersales del área norte del mar Caribe de Colombia y parámetros biológico-pesqueros y poblacionales del recurso pargo*. Editorial Gente Nueva, Bogotá, pp. 155-179.
- Groenewold, S. & M. Fonds. 2000. Effects on benthic scavengers of discards and damaged benthos produced by the beam trawl fishery in the southern North Sea. *ICES J. Mar. Sci.*, 57: 1395-1406.
- Han, B.P. & M. Straskraba. 2001. Size dependence of biomass spectra and abundance spectra: the optimal distributions. *Ecol. Model.*, 145: 175-187.
- Hiddink, J.G., S. Jennings, M.J. Kaiser, A.M. Queirós, D.E. Duplisea & G.J. Piet. 2006. Cumulative impacts of seabed trawl disturbance on benthic biomass, production and species richness in different habitats. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 63: 721-736.
- Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (INVEMAR). 2000. Programa Nacional de Investigaciones en Biodiversidad Marina y Costera-PNIBM. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR-FONADE, MMA, Santa Marta, Colombia, 83 pp.
- Jennings, S. & N.K. Dulvy. 2005. Reference points and reference directions for size-based indicators of community structure. *ICES J. Mar. Sci.*, 62: 397-404.
- Jennings, S., T.A. Dinmore, D.E. Duplisea, K.J. Warr & J.E. Lancaster. 2001. Trawling disturbance can modify benthic production processes. *J. Anim. Ecol.*, 70: 459-475.
- Jennings, S. & M.J. Kaiser. 1998. The effects of fishing on marine ecosystems. *Adv. Mar. Biol.*, 34: 201-352.
- Kaiser, M.J. & J.G. Hiddink. 2007. Food subsidies from fisheries to continental shelf benthic scavengers: are they important? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 318: 267-276.
- Kaiser, M.J., J.S. Collie, S.J. Hall, S. Jennings & I.R. Poiner. 2003. Impacts of fishing gear on marine benthic habitats. In: M. Sinclair & G. Valdimarsson (eds.). *Responsible fisheries in the marine ecosystem*. FAO, Rome, pp. 197-216.
- Kelleher, K. 2005. Discards in the world's marine fisheries: an update. *FAO Fish. Tech. Pap.*, 470: 1-131.
- Kerr, S.R. 1974. Theory of size distribution in ecological communities. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 31: 1859-1862.
- Legendre, L. & P. Legendre. 1998. *Numerical ecology*. Elsevier Science, New York, 853 pp.
- Manjarrés, L., C.B. García & A. Acero. 2001. Caracterización ecológica de las asociaciones de peces demersales del Caribe colombiano norte con énfasis en pargos (Lutjanidae). *Bol. Inst. Invest. Mar.*, 30: 77-107.
- Maury, O., B. Faugetas, Y.J. Shin, J.C. Poggiale, T. Ben Ari & F. Marsac. 2007. Modeling environmental effects on the size-structured energy flow through marine ecosystems. Part 1: the model. *Prog. Oceanogr.*, 74(4): 479-499.
- Moloney, C.L. & J.G. Field. 1985. Use of particle-size data to predict potential pelagic-fish yields of some southern african areas. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 3: 119-128.
- Patiño, F. & F. Florez. 1993. *Ecología marina del Golfo de Morrosquillo*. Universidad Nacional de Colombia, FEN. Bogotá, 109 pp.
- Pauly, D. 1983. A selection of a simple methods for the assessment of tropical fish stocks. *FAO Fish. Circ.*, 729: 1-54.
- Peters, R.H. 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge, 329 pp.
- Piñeros, V. & P. Sieguert. 1989. *La pesquería del camarón en el Caribe colombiano*. Tesis, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Colombia, 132 pp.
- Platt, T. 1985. Structure of the marine ecosystem: Its allometric basis. In: R.E. Ulanowicz, & T. Platt (eds.). *Ecosystem theory for biological oceanography*. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, 213: 55-64.
- Platt, T. & K. Denman. 1977. Organization in the pelagic ecosystem. *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, 30: 575-581.
- Platt, T. & K. Denman. 1978. The structure of the pelagic marine ecosystems. *Rapp. Proces-Verbaux Reun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer*, 173: 60-65.
- Pope, J.G., T.K. Stokes, S.A. Murawski & S.I. Idoine. 1987. A comparison of fish size composition in the North Sea and on Georges Bank. In: W. Wolff, C.J. Soeder & F.R. Drepper (eds.). *Ecodynamics: contributions to theoretical ecology*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 146-152.
- Quiñones, R.A. 1994. A comment on the use of allometry in the study of pelagic ecosystem processes. *Sci. Mar.*, 58: 11-16.
- Quiñones, R.A., T. Platt & J. Rodríguez. 2003. Patterns of biomass size spectra from oligotrophic waters of the Northwest Atlantic. *Prog. Oceanogr.*, 57: 405-427.

- Quintana, X.D., F.A. Comin & R. Moreno-Amich. 2002. Biomass-size spectra in aquatic communities in shallow fluctuating Mediterranean salt marshes (Empordà wetlands, NE Spain). *J. Plankton Res.*, 24: 1149-1161.
- Quiroga, E., R.A. Quiñones, M. Palma, J. Sellanes, V.A. Gallardo, D. Gerdes & G. Rowe. 2005. Biomass size-spectra of macrobenthic communities in the oxygen minimum zone off Chile. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 62: 217-231.
- Ramsay, K., M.J. Kaiser, A.D. Rijnsdorp, J. Craeymeersch & J. Ellis. 2000. The impact of beam trawling on populations of the benthic scavenger *Asterias rubens*. In: M.J. Kaiser & S.J. de Groot (eds.). *The effects of trawling on non-target species and habitats: biological, conservation and socioeconomic issues*. Blackwell Science, Oxford, pp. 151-162.
- Rice, J.C. 2000. Evaluating fishery impacts using metrics of community structure. *ICES J. Mar. Sci.*, 57: 682-688.
- Rice, J.C. & M.J. Rochet. 2005. A framework for selecting a suite of indicators for fisheries management. *ICES J. Mar. Sci.*, 62: 516-527.
- Rodríguez, J. 1994. Some comments on the size based structural analysis of the pelagic ecosystem. *Sci. Mar.*, 58: 1-10.
- Rodríguez, J. & M. Mullin. 1986a. Relation between biomass and body weight of plankton in a steady state oceanic ecosystem. *Limnol. Oceanogr.*, 31(2): 361-370.
- Rodríguez, J. & M. Mullin. 1986b. Diel and interannual variation of size distribution of oceanic zooplanktonic biomass. *Ecology*, 67: 215-222.
- Scheaffer, R.L., W. Mendenhall & L. Ott. 1990. *Elementary survey sampling*. Duxbury Press, New York, 321 pp.
- Schwinghamer, P. 1981. Characteristic size distributions of integral benthic communities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 1255-1263.
- Sheldon, R.W., A. Prakash & W.H. Sutcliffe Jr. 1972. The size distribution of particles in the ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 17: 327-340.
- Sheldon, R.W., W.H. Sutcliffe Jr. & A. Prakash. 1977. Structure of pelagic food chain and relationships between plankton and fish production. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 34: 2334-2353.
- Shin, Y.J. & P.M. Cury. 2004. Using an individual-based model of fish assemblages to study the response of size spectra to changes in fishing. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 61: 414-431.
- Silvert, W. & T. Platt. 1978. Energy flux in the pelagic ecosystem: a time dependent equation. *Limnol. Oceanogr.*, 18: 813-816.
- Sparre, P. & S. Venema. 1995. *Introduction to tropical fish stock assessment*. Manual. FAO Fish. Tech. Pap., 306(1): 1-420.
- Sprules, W.G. & M. Munawar. 1986. Plankton size spectra in relation to ecosystem productivity, size and perturbation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 1789-1794.
- Sprules, W.G., S.B. Brandt, D.J. Stewart, M. Munawar, E.H. Jin & J. Love. 1991. Biomass size-spectrum of the Lake Michigan pelagic food web. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48: 105-115.
- Stobberup, K.A., C.A.O. Inejih, S. Traore, C. Monteiro, P. Amorim & K. Erzini. 2005. Analysis of size spectra off northwest Africa: a useful indicator in tropical areas? *ICES J. Mar. Sci.*, 62: 424-429.
- Sweeting, C.J., F. Badalamenti, G. D'Anna, C. Pipitone & N.V.C. Polunin. 2009. Steeper biomass spectra of demersal fish communities after trawler exclusion in Sicily. *ICES J. Mar. Sci.*, 66: 195-202.
- Viaña, J., A. Medina, M. Barros, L. Manjarrés, J. Altamar & M. Solano. 2004. Inventario y caracterización general de la flota industrial de arrastre que operó en la zona norte del Caribe colombiano durante el año 2000. In: L. Manjarrés (ed.). *Pesquerías demersales del área norte del mar Caribe de Colombia y parámetros biológico-pesqueros y poblacionales del recurso pargo*. Editorial Gente Nueva. Bogotá, pp. 115-151.
- Vidondo, B., Y. Prairie, J.M. Blanco & C.M. Duarte. 1997. Some aspects of the analysis of size spectra in aquatic ecology. *Limnol. Oceanogr.*, 42(1): 184-192.
- Warwick, R.M. 1984. Species-size distributions in marine benthic communities. *Oecologia*, 61: 32-41.
- Ye, Y. 2002. Bias in estimating bycatch-to-shrimp ratios. *Aquat. Living Resour.*, 15: 149-154.
- Zar, J. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey, 718 pp.
- Zúñiga, H., J. Altamar & L. Manjarrés. 2004. Colombia: Caracterización tecnológica de la flota de arrastre camarero del Mar Caribe de Colombia. Technical report. REBYC (EP/GLO/201/GEF). FAO, UNEP. Available at: ftp://ftp.fao.org/FI/DOCUMENT/rebyc/colombia/Fishing_Technology_Atlantic_Coast_PPR_1.pdf. [Revised: 9 June 2008].

4.2.- Capítulo 2. Robustez de la estructura de tamaños a través de redes ecológicas de sistemas pelágicos

Título: Robustness of size-structure across ecological networks in pelagic systems

Autores: **Paúl Gómez-Canchong**, Renato A. Quiñones y Ulrich Brose.

Estatus: Enviado a *Theoretical Ecology*.

Resumen:

El estudio de la estructura de tamaños se ha convertido en una herramienta importante para abordar la complejidad del ecosistema acuático. Usando un modelo dinámico bioenergético multiespecífico del tipo consumidor/recurso, se simula la trayectoria en el tiempo de las biomasa de 10,000 redes tróficas de diferentes características comunitarias y específicas, para evaluar cuales propiedades de las redes tróficas son importantes para determinar la estructura de tamaños en los sistemas pelágicos. Las pendientes de los espectros de tamaño de biomasa normalizada (ETBN) de las comunidades modeladas son consistentes con los valores esperados teóricamente para sistemas en estado estable y con pendientes de ETBN empíricos reportados para diversos ecosistemas acuáticos. Una relación inversa entre la pendiente del ETBN y el parámetro de forma de Pareto (γ) se encontró en los análisis entre redes tróficas. En concordancia con la teoría, el γ de Pareto y la pendiente del ETBN pueden calcularse el uno a partir del otro. Sin embargo, una pequeña discrepancia fue encontrada al convertir los valores esperado y observado del γ de Pareto ($\gamma_{\text{Esperado}} = \gamma_{\text{Observado}} + 0.2$). Esta discrepancia podría ser explicada por la alta sensibilidad del método de Pareto a la presencia de baches en el eje de tamaño hacia los organismos de mayor tamaño. Se encontró que los principales parámetros que determinan la pendiente del ETBN fueron la pendiente de la relación entre el tamaño corporal y el nivel trófico, la estabilidad de la biomasa comunitaria y el nivel trófico máximo de la red trófica. Los análisis muestran que la estructura de tamaños es una propiedad de las comunidades pelágicas que se mantiene robusta frente a la variación en la mayoría de los rasgos de la red trófica y de sus especies.

Theoretical Ecology

Robustness of size-structure across ecological networks in pelagic systems

--Manuscript Draft--

Manuscript Number:	THEE-205R2
Full Title:	Robustness of size-structure across ecological networks in pelagic systems
Article Type:	Original Research
Keywords:	bioenergetics; ecological networks; generalized Pareto distribution; normalized biomass-size spectra; pelagic systems; predator-prey model
Corresponding Author:	Paul Gregorio Gomez-Canchong, Ph.D. Center for Oceanographic Research in the eastern South Pacific (COPAS Center –FONDAP-CONICYT) Concepcion, Bio Bio CHILE
Corresponding Author Secondary Information:	
Corresponding Author's Institution:	Center for Oceanographic Research in the eastern South Pacific (COPAS Center –FONDAP-CONICYT)
Corresponding Author's Secondary Institution:	
First Author:	Paul Gregorio Gomez-Canchong, Ph.D.
First Author Secondary Information:	
All Authors:	Paul Gregorio Gomez-Canchong, Ph.D. Renato Quiñones Ulrich Brose
All Authors Secondary Information:	
Abstract:	<p>The study of biomass-size distributions has become an important tool for addressing aquatic ecosystem complexity and the consequences of anthropogenic disturbances. Nevertheless, remains unclear how changes in pelagic food-web topology affect the biomass-size structure. Employing a dynamic multi-species bioenergetic consumer-resource model, we simulated biomass trajectories over time in 10,000 virtual networks of varying topology to address which food-web properties are important in determining the size structure in pelagic systems. The slopes of the normalized biomass-size spectra (NBSS) and Pareto's of our modeled communities are consistent with theoretically expected values for steady-state systems and empirical values reported for several aquatic ecosystems. We found that the main properties driving the NBSS slope and the Pareto's were the slope of the relationship between body mass and trophic level, the maximum trophic levels of the food-web, and the stability of total community biomass. Our analyses show a clear conservative trend in pelagic community size structure as demonstrated by the robustness of the NBSS slope and Pareto's against most of the topological changes in virtual networks. Nonetheless, these analyses also caution that major disturbances in large-bodied or top-trophic level individuals may disrupt this stable pattern.</p>

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Robustness of size-structure across ecological networks in pelagic systems

Paúl Gómez-Canchong, Renato A. Quiñones, Ulrich Brose

P. Gómez-Canchong, R. A. Quiñones

*Graduate Program in Oceanography, Department of Oceanography,
University of Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile;*

P. Gómez-Canchong, R. A. Quiñones

*Center for Oceanographic Research in the eastern South Pacific (COPAS
Center –FONDAP-CONICYT), Facultad de Ciencias Naturales y
Oceanográficas, University of Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile;*

U. Brose

*Systemic Conservation Biology, Department of Biology, Georg-August
University Goettingen, Berliner Str. 28, 37073 Goettingen, Germany;*

Corresponding author.

e-mail: paulgomez@udec.cl phone: +56-41- 22204520 fax: +56-41-2207254

Abstract

The study of biomass-size distributions has become an important tool for addressing aquatic ecosystem complexity and the consequences of anthropogenic disturbances. Nevertheless, remains unclear how changes in pelagic food-web topology affect the biomass-size structure. Employing a dynamic multi-species bioenergetic consumer-resource model, we simulated biomass trajectories over time in 10,000 virtual networks of varying topology to address which food-web properties are important in determining the size structure in pelagic systems. The slopes of the normalized biomass-size spectra (NBSS) and Pareto's shape parameter (γ) of our modeled communities are consistent with theoretically expected values for steady-state systems and empirical values reported for several aquatic ecosystems. We found that the main properties driving the NBSS slope and the Pareto's γ were the slope of the relationship between body mass and trophic level, the maximum trophic levels of the food-web, and the stability of total community biomass. Our analyses show a clear conservative trend in pelagic community size structure as demonstrated by the robustness of the NBSS slope and Pareto's γ against most of the topological changes in virtual networks. Nonetheless, these analyses also caution that major disturbances in large-bodied or top-trophic level individuals may disrupt this stable pattern.

Keywords *bioenergetics, ecological networks, generalized Pareto distribution, normalized biomass-size spectra, pelagic systems, predator-prey model*

Introduction

The evident degradation of marine ecosystems (Jackson et al. 2001; Cicerone et al. 2004; Hughes et al. 2005) puts forward the challenge of understanding anthropogenic impacts on ecosystems. Several approaches have been employed to understand how fisheries, disturbances or environmental variability impact marine ecosystems, such as analyses of complex food-web dynamics (Yodzis 1998; Bascompte et al. 2005; Berlow et al. 2009) and size spectrum theory (Gislason and Rice 1998; Jennings et al. 2001; Blanchard et al. 2005; Daan et al. 2005). These approaches are based on representations of energy fluxes through ecosystems while focusing on network structure (food-web models) or biomass distributions across body-size classes (size spectrum theory), but both research agendas remain largely unrelated, save a few exceptions (e.g. Cohen et al. 2003; Cohen and Carpenter 2005; Rossberg et al. 2008). In natural ecosystems, populations are embedded in diverse, complex food-webs, which depict how energy is transferred and dissipated through ecosystems along interwoven food chains, from primary producers to top predators. These energy fluxes connect species to each other creating networks of populations, where direct and indirect effects among populations can play important roles for both the stability of focal species as well as the stability of the community (Neutel et al. 2002; Ebenman et al. 2004; Brose et al. 2005a; Brose et al. 2006a; Berlow et al. 2009). Despite certain roots in marine ecology (Petersen 1918; Hardy 1924), ecological food-web theory has traditionally focused on freshwater and terrestrial food-webs, while largely omitting marine communities (Link et al. 2005). Currently, the majority of the select few marine food-webs studied are estuarine, coastal or intertidal (Dunne

1 et al. 2004; Bascompte et al. 2005; Brose et al. 2006b), and thus not are
2 representative of the vast majority of the world's open oceans (Link et al. 2005).
3

4 Most marine ecosystems are extremely diverse and heterogeneous with poorly
5 described community structures (Maury et al. 2007). This imposes difficulties on
6 the modeling of ecosystem dynamics at the species level. Hence, most models of
7 marine ecosystems rely on (i) coarse taxonomic aggregations (e.g. Polovina 1984;
8 Walters et al. 1997; Pauly et al. 2000) and (ii) biomass distributions across non-
9 taxonomic size classes of individuals (Gin et al. 1998; Shin and Cury 2004; Brose
10 et al. 2006a; Pope et al. 2006; De Roos et al. 2008). Size-structure analyses
11 provide insight into community functioning and energy transfer among organisms
12 while avoiding tedious species identification and time-consuming acquisition of
13 knowledge of the trophic roles and population dynamics of the different species
14 involved. Many ecological traits (including population abundance, growth rate
15 and productivity, spatial niche, and trophic, competitive and facilitative
16 interactions between species) as well as metabolic processes are strongly
17 correlated with body-size (Sheldon et al. 1972; Blueweiss et al. 1978; Gillooly et
18 al. 2001; Brown and Gillooly 2003; Marquet et al. 2005; West and Brown 2005;
19 Vucic-Pestic et al. 2010), making allometric models (i.e. parameterized models
20 based on the mean body-size of individuals within a population), appropriate for
21 simulating food-web dynamics.
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47

48 Biomass-size spectra, a two-dimensional graphical representation of ecological
49 pyramids (Cousins 1985), have been recommended as an alternative way to
50 describe the trophic state of aquatic ecosystems and energy flows within food-
51 webs (Rodriguez and Mullin 1986; Dickie et al. 1987; Gaedke 1993; Quiñones et
52 al. 2003; Quintana et al. 2006). The study of biomass-size distribution has become
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

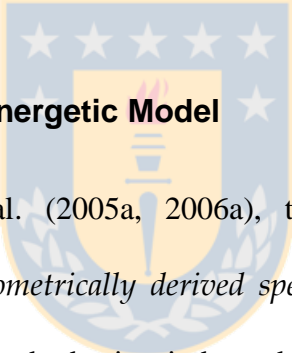
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

an important tool for confronting complexity, particularly in pelagic environments.

Here, based on communities generated from a niche model and a dynamic multispecies predator-prey model that has been extensively used and validated in terrestrial, freshwater and marine ecosystems (Brose et al. 2005a,b, 2006a,b), we simulated population biomass trajectories over time in communities of varying network topologies to ascertain which food-web parameters are important in determining the biomass-size spectra in pelagic systems.

Materials and Methods

The General Bioenergetic Model



Following Brose et al. (2005a, 2006a), the food-web models were built considering *virtual allometrically derived species* (VADS), i.e. aggregation of individuals with the same body size, independently of their taxonomy, and sharing the same set of predator and prey. According to our approach all individuals possessing the same metabolism, growth, ingestion rate etc., are included in the same VADS, disregarding any taxonomic consideration. Therefore, theoretically, in our approach a “single taxonomic species” can be included in more than one VADS (e.g. juveniles and adults in different VADS).

Trophic virtual networks were generated according to the following process: (1) the link structure of the food-web was created with the niche model (Williams and Martinez 2000), (2) the prey-averaged trophic levels of VADS were calculated

1 from the link structure, (3) the body masses of the VADS were calculated based
2 on their trophic levels, and (4) the dynamic consumer-resource model was
3
4 allometrically parameterized based on the body masses of the VADS.
5
6

7 The food-web structures followed the niche model (Williams and Martinez
8 2000), yielding a binary feeding matrix that was used to calculate the prey-
9 averaged trophic levels of populations (TL): each VADS was assigned a trophic
10 level of one plus the average trophic level of its resource VADS (Williams and
11 Martinez 2004a).
12
13
14
15
16
17
18

19 We calculated the average body masses of VADS depending on their trophic
20 level according to:
21
22

$$\log_{10} M_i = TL^d + rsd \quad (1)$$

23
24
25
26
27 where d is the exponent of the relationship between the trophic level and the
28 body mass (hereafter: TL-M slope) of each VADS, and rsd is a stochastic variable
29 that is randomly sampled from a normal distribution (mean = 1, sd = 2). This
30 calculation implies that: (i) predator-prey body-mass ratios are partially fixed
31 because they are modulated by the random function rsd , (ii) primary producers are
32 the smaller individuals in the network, and (iii) predators are always bigger than
33 their prey, which is consistent with the structure of pelagic systems (Cury et al.
34 2003; Brose et al. 2006b) where unicellular phototrophs dominate aquatic primary
35 production (Lindeman 1942; Shurin et al. 2006) and body-size is considered to be
36 the main constraint on the predator's ability to catch its prey (Lundvall et al. 1999;
37 Brose et al. 2006b). Size-based predation in the aquatic environment is supported
38 by the fact that fish live in a medium that is 800 times denser than air, where only
39 a streamlined morphology facilitates active and efficient movements (Sheldon et
40 al. 1977).
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

The population dynamics within these virtual food-webs follows a bioenergetic consumer–resource model of biomass over time (Yodzis and Innes 1992; McCann and Yodzis 1994; McCann and Hastings 1998) that has been updated by Brose et al. (2005a, 2006a) with new allometric coefficients (Brown et al. 2004) and extended to multispecies systems (Williams and Martinez 2004b). Accordingly, changes in relative biomass densities of primary producers (eq. 2) and consumer species (eq. 3) are described:

$$B_i' = r_i(M_i)G_iB_i - \sum_{j=\text{consumers}} \frac{x_j(M_j)y_jB_jF_{ji}(B)}{e_{ji}f_{ji}} \quad (2)$$

$$B_i' = -x_i(M_i)B_i + \sum_{j=\text{resources}} x_i(M_i)y_iB_jF_{ji}(B) - \sum_{j=\text{consumers}} \frac{x_j(M_j)y_jB_jF_{ji}(B)}{e_{ji}f_{ji}} \quad (3)$$

In these equations, B_i is the biomass density of population i , r_i is i 's mass-specific maximum growth rate, M_i is the body mass of individuals within population i , G_i is i 's logistic net growth rate of producers, where $G_i = 1 - (B_i/K)$ and K is i 's carrying capacity, x_i is i 's mass-specific metabolic rate, y_i is i 's maximum consumption rate relative to its metabolic rate, e_{ij} is i 's assimilation efficiency when consuming population j , f_{ji} is the fraction of the biomass removed from the resource population i that is actually eaten by population j , F_{ij} is the functional response which describes the realized fraction of i 's maximum rate of consumption achieved when consuming population j :

$$F_{ij} = \frac{\varpi_{ij}B_j^h}{B_0^h + c_iB_iB_0^h + \sum_{k=\text{resources}} \varpi_{ik}B_k^h} \quad (4)$$

1 where ϖ_{ij} is the weight factor representing the proportion (0-1) of i 's attack rate
2 targeted to prey j , B_0 is the half-saturation density, h is the Hill coefficient (Real
3 1977) and c quantifies predator interference. The predator-interference term
4 quantifies the degree to which individuals within population i interfere with one
5 another's consumption activities, which reduces i 's per capita consumption if $c > 0$
6 (Beddington 1975; DeAngelis et al. 1975; Skalski and Gilliam 2001).
7

8 Feeding in marine food webs can be considered as opportunistic and less
9 dependent on prey taxonomy than on prey size (Cury et al. 2003), accordingly, we
10 used uniform weight factors for consumers with n resources ($\varpi_{ij} = 1/n$). That is,
11 consumers have no active resource preference, but rather feed according to the
12 relative biomasses of their resource VADS.
13

14 More detailed information about the model can be found in the Online
15 Supporting Information.
16

17 The absence of physical restrictions in our model, imply that our communities,
18 like pelagic ones, are not influenced by hard surfaces (Sheldon et al. 1977); in
19 contrast to benthic communities, where the physical characteristics of the
20 sediment (Schwinghamer 1981; Drgas et al. 1998; Duplisea 2000), the gradient of
21 organic matter (Schwinghamer 1985), the life-history strategies of dominant taxa
22 (Warwick 1984) and oxygen levels (Quiroga et al. 2005) are thought to constrain
23 the size spectrum of faunal species (Marquet et al. 2005), producing in some cases
24 a trimodal distribution with biomass peaks corresponding to bacteria, interstitial
25 meiofauna, and macrofauna (Schwinghamer 1983).
26

27 Finally, considering: (i) the absence of physical restrictions, (ii) the
28 opportunistic feeding behavior used for consumers, (iii) primary producers being
29 the smaller individuals, and (iv) the forced pattern of predators bigger than their
30 preys, our model is capable of adequately represent virtual networks of pelagic
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

food webs. Nevertheless, the model could be used to represent communities from other habitats as long as they meet these four criteria.

Determination of the number of VADS

An issue in our modeling is whether the use of mean body size of the VADS adequately represents the individual size distribution of the community. If we increase the number of populations *ad infinitum*, both formulations must converge. In order to determine an appropriate number of VADS to be used we ran 1680 simulations over 800 time steps, 20 for each number of VADS from 7 to 90 (Figure 1). We observe that increasing the number of VADS over 40 has no effect on the simulation outputs (NBSS and Pareto parameters). Taking this into consideration we decide to use networks with 70 VADS. Prior work by Berlow et al. (2009) demonstrated that 800 time steps is a sufficient time series length for obtaining stable mean biomass densities from populations that are independent from initial biomass densities. Simulations up to $t=2000$ (results not shown) indicated similar average biomass densities, with no changes in densities after $t=800$.

Food-web simulations, normalized biomass-size spectrum and generalized Pareto distribution

We ran 10^4 simulations over 800 time steps. For each run, we generated a niche model food-web, assigning random initial biomass densities to the 70 VADS while systematically varying the following food-web variables: connectance, functional response type (hill coefficients from a uniform distribution between

one and two), the strength of predator interference (c_i from a uniform distribution between one and two), the metabolic types of populations (invertebrates or ectothermal vertebrates), the carrying capacity of the system, the number of basal species (1 to 12) and the $TL-M$ slope (0.8 to 3.0, see d in eq. 1).

After each simulation run, community stability was calculated as the inverse of the temporal variability of the total community biomass, measured as the coefficient of variation of aggregated biomass of all VADS (Worm and Duffy 2003).

NBSS were constructed following Blanco et al. (1994), adding up the biomasses of all those VADS whose average body mass falls in the same size class, on a geometric size scale. The NBSS was then obtained after averaging the biomass of each VADS over all time steps and then dividing the biomass of each size class (M) by its amplitude (ΔM). It is important to note that when the NBSS is unnormalized, a slope equal to -1 becomes equal to zero (Platt and Denman 1977; Blanco et al. 1994). To calculate the NBSS parameters, we used linear least squares regressions of aggregated biomass VADS against the mean body mass for each size class.

To analyze the size distribution, we also used the generalized Pareto distribution (gPd) (Clauset et al. 2009), a model widely used in other disciplines for dealing with size structured systems (Vidondo et al. 1997). We consider the distribution function of the gPd given by:

$$(c>0), (s \geq K > 0) \quad pdf(x) = \gamma * \sigma^\gamma * x^{-(\gamma+1)} \quad (5)$$

where x is the size, and γ and σ are the distribution's shape and scale parameters, respectively. The parameter γ is an empirical constant that describes the decline of probability as size increases. The parameter σ is a constant that, in

1 this case, represents the size of the smallest object ($x \geq \sigma > 0$) (Vidondo et al. 1997).
2 For this calculation, we standardize the smallest object in all virtual networks to
3 be equal to 1 (i.e. $\sigma=1$). To estimate the gPd parameters we use the asymptotic
4 maximum likelihood method (Clauset et al. 2009).
5
6
7
8
9

10 The first quarter of the time steps of each simulation run was not taken into
11 account in the construction of the NBSS to avoid transient dynamics implications.
12 Choosing biomass densities over this time period allowed initial transient
13 dynamics to settle down, and captured inherent variability among runs, thus
14 increasing consistency with empirical studies (Brose et al. 2006a).
15
16
17
18
19
20
21

22 The relationships between the NBSS slope and the Pareto's γ with the food-
23 web variables and the community stability were evaluated by Pearson correlation
24 analyses. In this analysis, the following additional topological food-webs
25 variables were included: maximum trophic level, cannibalism, percentage of
26 herbivores, and the number of intermediate species, among others (for a full list
27 and description of the 47 variables see the online Supporting Information).
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37 Subsequently, a data mining technique, the Partition Analysis (Gaudard et al.
38 2006) was performed to assist in data exploration, to help with variable reduction
39 and to identify the combination of parameters affecting the response variables,
40 which are the NBSS slope and Pareto's γ . Almost all the predictors considered
41 were continuous variables; the only exception was the metabolic type (a
42 categorical factor). Both the variable to be split at a given level and the cutting
43 value for the split are determined by maximizing a quantity, called the *LogWorth*,
44 which is related to the p-value associated with the sum of squares due to the
45 difference in means (Gaudard et al. 2006). The only criterion used to end splitting
46 was the explained percentage of the variation of the NBSS slope and the Pareto's
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

γ (i.e.; stop once the 95% is obtained). Correlation and Partition analyses were performed using the JMP software.

Time series analyses

To ensure that the NBSS slope obtained was not a mathematical artifact of the initially assigned biomasses, we also analyzed the variation of the NBSS parameters during the time series by calculating the NBSS for each time step ($200 \leq t \leq 800$).

At each time step, we calculated the total biomass of the community directly from the data, and also from the area under the NBSS from the arbitrarily chosen \log_{10} body-sizes ($w_l=1$ and $w_u=5$) by means of the integral under the curve:

$$TotalBiomass(w_l, w_u) = \int_{w_l=1}^{w_u=5} aw^b dw = \left[\frac{a}{b+1} w^{b+1} \right]_1^5 \quad (6)$$

where, a and b represents the intercept and the slope of the NBSS and w the body-size. A good fit between the community biomass calculated using both approaches indicates that the NBSS adequately represents the size-structure of the community because the area under the curve method assumes a linear size spectrum (Platt et al. 1984; Blanco et al. 1994).

Results

1 Most of the simulated food-webs had an NBSS that fits well into a linear model
2 (example given in Fig. 2a). The main exceptions were food-webs with a narrow
3 range of trophic levels or body masses (i.e. TL-M slope close to zero or a low
4 number of size classes). The slope of the different NBSS ranged between -12.00
5 and 4.00, whereas approximately 90% of the communities had slopes between -
6 1.40 and -0.80 (Fig. 2b). Overall, these NBSS regression models fit very well with
7 90% of the determination coefficients above 0.70. For the case of the Pareto shape
8 parameter, approximately 90% of the communities had γ between 1.0 and 1.50
9 (Fig. 2b). Although both parameters display symmetric distributions, the NBSS
10 slope values present a highly leptokurtic distribution (Fig. 2b).

11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24 According to the correlation analyses (Fig. 3), the main predictor factor driving
25 community size-structure (i.e. NBSS slope and Pareto shape parameter) were the
26 TL-M slope (Fig. 3e, $r_{\text{NBSS}} = 0.399$ and $r_{\text{Pareto}} = -0.325$), the average trophic level
27 of the food-web (Fig. 3b, $r_{\text{NBSS}} = 0.102$ and $r_{\text{Pareto}} = -0.135$), and the stability of the
28 community biomass (Fig. 3c, $r_{\text{NBSS}} = 0.204$ and $r_{\text{Pareto}} = -0.186$). The food-webs
29 containing a small number of size classes, or with a TL-M slope close to zero, or
30 with a smaller average or maximum trophic level, displayed a wider range of
31 NBSS slopes (Fig. 3). The food-webs containing a TL-M slope close to zero, or
32 with a smaller average trophic level, displayed a wider range of Pareto shape
33 parameter (Fig. 3). All other independent predictor factors were only weakly
34 correlated with the NBSS slope or the Pareto's γ (Fig. 3, $p < 0.1$).

35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51 The relationship found between the NBSS slope and the number of size classes
52 in the correlation analysis (Fig. 3a) was mainly a methodological artifact, since
53 the NBSS, as a discrete model, is highly dependent on the choice of size scale and
54 the interval amplitude (Han and Straskraba 1998).

1 The partition analysis (Fig. 4, see also the online Supporting Information)
2 explained 95% of the variation in NBSS slopes while including only four
3 predictor variables. Most importantly, the TL-M slope and the maximum trophic
4 level of the food-web accounted for more than 70% of the variance explained by
5 the model (Fig. 4). In the case of the Pareto's γ the partition analysis (Fig. 4, see
6 also the online Supporting Information) explained 95% of the variation while
7 including only two independent variables, the TL-M slope and the number of
8 survivor species. The relationship found between the Pareto's γ and the number of
9 survivor species in the partition analysis (Fig. 4) may be also generated by a
10 methodological artifact because the gPd considers every single individual
11 (Vidondo et al. 1997), and accordingly, when lesser VADS survive the effect on
12 gPd estimates is higher.

13 Our analysis shows that the NBSS slope and the Pareto's γ were inversely
14 correlated when comparing different food-webs ($r = -0.8593$, $p\text{-value} = 0.000$;
15 Fig. 5). Although this relationship fits adequately to a linear model, extreme
16 values for both parameters (i.e. NBSS slope >0 or <-4 , and Pareto's $\gamma >1.7$ or
17 <0.5) present higher residual dispersion (Fig. 5).

18 Our analysis also shows that the slope and the intercept of the NBSS were
19 inversely correlated when comparing different food-webs (Fig. 6). This
20 relationship presented two states according to the value of the NBSS slope:

21 (i) communities with slopes lower than -1 (i.e. more negative than -1): in these
22 cases the relationship between the NBSS slope and intercept was well fitted by a
23 linear model with a shallow slope (Fig. 6 green dots, slope = -0.825, intercept = -
24 1.283, $r^2 = 0.781$); and,

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

(ii) cases with NBSS slopes higher than -1 (i.e. less negative than -1, 0 or positive), which corresponded to inverted biomass pyramids: in these cases, the relationship between the NBSS slope and the intercept was fitted by an alternative linear model (Fig. 6 blue dots, slope = -5.487, intercept = -5.769, $r^2 = 0.622$).

We found a similarly strong inverse relationship between the slope and the intercept of the NBSS when tracking the relationship throughout the time series of certain individual food-webs (see Fig. 7a for an example). Surprisingly, we also found some food-webs that lacked such a relationship between the NBSS slope and intercept (see Fig. 7b for an example). Interestingly, all of the latter cases were food-webs with either a type II functional response or an inverted biomass pyramid (i.e. NBSS slope higher than -1). However, not all food-webs with type II functional responses or inverted biomass pyramids lacked a relationship between the NBSS slope and intercept. Food-webs displaying this strong inverse relationship between the slope and the intercept of the NBSS were adequately represented by the NBSS, as shown by the similarity of both approaches in measuring community biomass (Fig. 7c). On the contrary, when this inverse relationship was lost, the two approaches followed different trends (Fig. 7d). This occurred when the linear model of the NBSS failed to describe the size-structure, indicating that the NBSS was an inadequate representation of the biomass distributions across the different size classes for these food-webs.

In 82.7% of food-webs, the parameters of the NBSS followed the same trend as community biomasses. The behavior of the NBSS parameters and community biomasses exhibited stable states (65.2%, *sensu* May 1973, for examples see Figs. 8a and 8b) or oscillated with constant amplitude with or without a trend (8.5%, *sensu* May 1973, for an example see Fig. 8c), or with non-periodic oscillations (6.6%, *sensu* May 1973, for an example see Fig. 8d), or simply irregularly (2.4%,

1 for an example see Fig. 8e). In 17.3% of food-webs, the NBSS parameters and the
2 community biomasses followed different trends (*sensu* May 1973), including
3 neutral stability (see Fig. 8f for example), dampened oscillations (see Fig. 8g for
4 example) or non-periodic oscillations (see Fig. 8h for example).
5
6
7
8

9 In some cases, VADS extinction occurred. When this extinction did not
10 involve the complete disappearance of an entire size class, the size-structure
11 remained the same and the NBSS parameters kept following the community
12 biomass trend. On the other hand, the loss of a whole size class produced jumps in
13 the values of the NBSS parameters, with a consequent deviation from the
14 community biomass trend (see Fig. 8i for an example).
15
16
17
18
19
20
21
22
23

24 Cases displaying constant or chaotic community biomass oscillations occurred
25 in food-webs with type II functional responses. Here, food-webs preserved the
26 linearity of the NBSS, and the slope and intercept of the NBSS remained within
27 the same range as cases with different functional response values. Constant or
28 chaotic oscillations were also evident in the behavior of the slope and the intercept
29 of the NBSS during the time-series, the inverse relationship between these two
30 parameters remained unaffected in the majority of these cases.
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44

45 Discussion

46 Our results are consistent with previous studies (i.e. Maury et al. 2007) in showing
47 that the NBSS slope is quite conservative and stable with respect to changes in
48 several topological parameters of simulated food-webs. Our food-web modeling
49 shows that the biomass-size distribution fits well to a linear model with slopes
50 between -0.9 and -1.3 (Fig. 2b), which is in agreement with theoretical values (i.e.
51 -1.22, Platt and Denman 1977), empirical observations (between -0.90 and -1.16,
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1 Sprules and Munawar 1986; between -1.07 and -1.34, Rodríguez and Mullin
2 1986; between -0.96 and -1.18, Quiñones et al. 2003) and the simulations from
3
4 other models based on size spectra (-1.06, Maury et al. 2007) for marine systems.
5
6 Our results when considering Pareto's γ , also show the conservative nature of the
7
8 size-structure with respect to changes in several topological parameters of the
9
10 simulated food-webs.
11
12

13
14 According to Vidondo et al. (1997), Pareto's γ and NBSS slope can be
15
16 calculated from each other, simply by this calculation: NBSS slope = - Pareto's γ .
17
18 However, in our case as shown in Figures 1 and 2b, Pareto's γ give a value 0.2
19
20 higher than expected from the NBSS slope value. Besides, the more leptokurtic
21
22 shape of the NBSS slope (Fig. 2b) implies a non-exact transformation between
23
24 these two parameters. Clauset et al. (2009), indicates that the estimates of the
25
26 NBSS slope based on Least Squares give significantly biased values; moreover, in
27
28 each case where the estimate is biased, the corresponding error estimate gives no
29
30 warning of the bias. The discrepancy found between Pareto's γ and NBSS slope in
31
32 our simulations may be explained by the lesser VADS in the bigger size classes,
33
34 which generate gaps in the size axis. In the case of the NBSS these few VADS are
35
36 grouped in one or two size classes (Blanco et al. 1994) making the spectrum
37
38 insensitive to this condition. In contrast, Pareto's γ is highly sensitive to these gaps
39
40 because uses every single data (Vidondo et al. 1997).
41
42
43
44
45
46
47
48

49
50 In our network model, the variables that had an effect on the NBSS slope and
51
52 the Pareto's γ (i.e. TL-M slope, and average and maximum trophic levels) are
53
54 affecting the predator-prey body-mass ratio, a parameter with important
55
56 implications for species interaction strengths, population dynamics, and possibly
57
58 food-web structure, function and evolution (Yodzis and Innes 1992; Jonsson and
59
60
61
62
63
64
65

1 Ebenman 1998; Emmerson and Raffaelli 2004; Brose et al. 2005b, 2006b;
2 Woodward et al. 2005). A wider range of possible NBSS slope and Pareto's γ
3
4 values occurred when the TL-M slope was close to zero (i.e. a small difference in
5
6 size between species with different trophic levels, a predator-prey ratio tending
7
8 towards zero) or when the number of size classes or survivor species was small
9
10 (i.e. absence of bigger animals). These aspects are consistent with the observation
11
12 that pelagic systems display narrow ranges for the NBSS slope when the body-
13
14 size of predators is greater than that of their prey (i.e. non-zero TL-M slope and
15
16 over seven size classes) (e.g. Cury et al. 2003). These results suggest that any
17
18 natural (e.g. climate change; Perry et al. 2005) or anthropogenic (e.g. fishing;
19
20 Pauly et al. 1998) factor that modifies the average trophic level or the mean
21
22 predator-prey body-mass ratio can alter the community size-structure and,
23
24 accordingly, the energy transfer efficiency of the system. This finding gains
25
26 particular importance from the fact that disturbances usually have
27
28 disproportionately strong negative effects on larger species (Solan et al. 2004). If
29
30 the average body-size of a top predator in a community is reduced (e.g. because of
31
32 harvesting), the predator-prey body-size ratio will decline and this should, in
33
34 theory, reduce the strength of trophic interactions (i.e. effects of predators on
35
36 prey) (Berlow et al. 2009).
37
38
39
40
41
42
43
44
45

46 For certain combinations of topological parameter values in food-web models,
47
48 the stationary solution becomes unstable and oscillatory behavior emerges in the
49
50 NBSS parameters and community biomass (see Figs. 8c and 8f for examples of
51
52 these exceptions). All these combinations presented a type II functional response.
53
54 A similar unstable stationary solution has been reported for food-webs that
55
56 display type II functional responses by Arino et al. (2004), Maury et al. (2007)
57
58 and Rall et al. (2007). Our simulations also corroborate findings from Williams
59
60
61
62
63
64
65

1 and Martinez (2004b) and Rall et al. (2007), whereby a small increase in the Hill-
2 coefficient (i.e. h increases from 1.00 to 1.12, see eq. 3) stabilizes population
3 dynamics, producing the disappearance of oscillatory behavior. An important
4 consequence of this oscillating behavior, is the so called “paradox of
5 enrichment” (Rosenzweig 1971; Gilpin 1972; Lima et al. 2002; Rall et al. 2007),
6 where the increasing enrichment of an ecosystem produces an increase in the
7 amplitude of the limit cycle oscillations of population abundance, and as a
8 consequence, populations become more prone to extinction. The degree of
9 resource enrichment needed to destabilize community dynamics critically depends
10 on the mathematical nature of the uptake function (Fussmann and Blasius 2005).
11 If we consider that the type II functional response in marine systems is the most
12 common and well documented in empirical studies (e.g. Rothschild and Osborn
13 1988; Jeschke et al. 2004), then changes in the relative abundance of prey per
14 predator can be expected to destabilize the system. In fact, our results indicate that
15 the factor that modifies the functional response of populations may alter the
16 robustness of the size-structure of the system and even facilitate the extinction of
17 certain consumers in the ecosystem.

18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41 The inverse relationship between the slope and the intercept of the NBSS (Figs.
42 6 and 7a) revealed by our network analysis is consistent with empirical results for
43 fish communities (Bianchi et al. 2000; Daan et al. 2005; Stobberup et al. 2005),
44 planktonic communities (Quiñones et al. 2003), and benthic invertebrate
45 communities (Jennings et al. 2001). The results presented in Figure 6 suggest that
46 disturbances yielding steeper slopes do not reduce total community biomass, but
47 do re-distribute biomass across different size ranges by reducing the biomass of
48 larger size classes. On the contrary, possible disturbances resulting in flatter size
49 distributions reduce the total biomass of the community. This effect is enhanced
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1 when the value of the slope crosses the -1.0 threshold, becoming less negative,
2 and therefore, transforming the size distribution into an inverted biomass pyramid,
3
4 with a consequently lower level of stability.
5
6

7 Our simulations show that when the system maintains constant carrying
8 capacity, increments in the intercept of the NBSS take place while the slope
9 decreases (Fig. 7), even when community biomass remains constant. Total
10 community biomass is more associated with the area under the NBSS (i.e. the
11 integral below the NBSS) than with the NBSS intercept. However, this
12 relationship is lost when the NBSS does not adequately represent size-structure
13 (i.e. low correlation coefficient) in some extreme cases (e.g. extinction of all
14 individuals in a size class), or when the TL-M slope presents values close to zero.
15 The lack of NBSS linearity precludes the use of the integral under the slope (Platt
16 and Denman 1977, 1978) or the height of the size spectrum (Daan et al. 2005) to
17 estimate ecosystem biomass.
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33

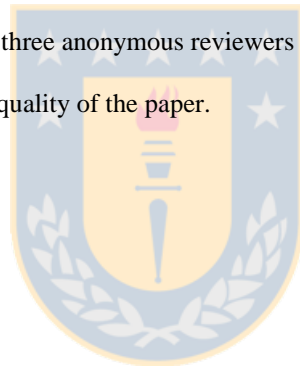
34 The simulation of topological changes in virtual pelagic food-webs shows a
35 clear conservative trend in the size structure as demonstrated by the robustness of
36 the NBSS slope and Pareto's γ . Species and their associated functions in marine
37 ecosystems are currently being lost at an unprecedented rate, the need for an
38 improved understanding of the role of body-size in structural–functional
39 relationships is imperative, particularly since species losses are highly non-
40 random with respect to body-size (e.g. Solan et al. 2004). This suggests that
41 modeling based on size-structure is a promising area of development, although
42 body-size (and its associated correlates) is by no means the only important
43 ecological trait. Nevertheless, we can capture a significant proportion of the
44 ecologically relevant characteristics of an ecosystem by considering body-size
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

parameters and allometric relationships (Whitfield 2004; Woodward et al. 2005; Berlow et al. 2008).

Acknowledgements

We wish to thank the valuable support of the members of the Ecological Network Lab (Darmstadt, Germany). Paúl Gómez-Canchong was funded by a Doctoral and Short Term Stay scholarship provided by the Deutscher Akademischer Austausch Dienst, (DAAD, Germany). Renato A. Quiñones and Paúl Gómez-Canchong were funded by the COPAS-Sur Austral Program (Programa Bicentenario de Ciencia y Tecnología Grant PFB-31/2007, CONICYT, Chile). Ulrich Brose acknowledges funding by the Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG, BR 2315/4-1). The authors would like to thank three anonymous reviewers for their valuable comments and suggestions to improve the quality of the paper.



References

- Arino O, Shin Y-J, Mullon C (2004) A mathematical derivation of size spectra in fish populations. *C R Biologies* 327:245–254.
- Bascompte J, Melian CJ, Sala E (2005) Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proc Natl Acad Sci* 102:5443-5447.
- Beddington JR (1975) Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency. *J Anim Ecol* 44:331–340.
- Berlow EL, Brose U, Martinez ND (2008) The “Goldilocks factor” in food webs. *Proc Natl Acad Sci* 105:4079-4080
- Berlow EL, Dunne JA, Martinez ND, Stark PB, Williams RJ, Brose U (2009) Simple prediction of interaction strengths in complex food webs. *Proc Natl Acad Sci* 106: 187-191.

- 1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65
- Bianchi G, Gislason H, Graham K, Hill L, Jin X, Koranteng K, Manickchand-Heileman S, Payá I, Sainsbury K, Sanchez F, Zwanenburg K (2000) Impact of fishing on size composition and diversity of demersal fish communities. *ICES J Mar Sci* 57:558-571.
- Blanchard JL, Dulvy NK, Jennings S, Ellis JR, Pinnegar JK, Tidd A, Kell LT (2005) Do climate and fishing influence size-based indicators of Celtic Sea fish community structure?. *ICES J Mar Sci* 62:405-411.
- Blanco JM, Echevarría F, García C (1994) Dealing with size spectra: some conceptual and mathematical problems. *Sci Mar* 58:17-29.
- Blueweiss L, Fox H, Kudzma V, Nakashima D, Peters R, Sams S (1978) Relationships between body size and some life history parameters. *Oecologia* 37:257–272.
- Brose U, Williams RJ, Martinez ND (2006a) Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecol Lett* 9:1228-1236.
- Brose U, Jonsson T, Berlow EL, Warren P, Banasek-Richter C, Bersier LF, Blanchard JL, Brey T, Carpenter SR, Cattin MF, Cushing L, Dawah HA, Dell T, Edwards F, Harper-Smith S, Jacob U, Ledger ME, Martinez ND, Memmott J, Mintenbeck K, Pinnegar JK, Rall BC, Rayner TS, Reuman DC, Ruess L, Ulrich W, Williams RJ, Woodward G, Cohen JE (2006b) Consumer-resource body-size relationships in natural food webs. *Ecology* 87(10):2411-2417
- Brose U, Berlow EL, Martinez ND (2005a) Scaling up keystone effects from simple to complex ecological networks. *Ecol Lett* 8:1317-1325.
- Brose U, Pavao-Zuckerman M, Eklof A, Bengtsson J, Berg M, Cousins SH, Mulder C, Verhoef HA, Wolters V (2005b) Spatial aspects of food webs. In: de Ruiter PC, Wolters V, Moore JC (eds) *Dynamic Food Webs: Multispecies Assemblages, Ecosystem Development and Environmental Change*, Academic Press. pp 463-469.
- Brown JH, Gillooly JF (2003) Ecological food webs: high-quality data facilitate theoretical unification. *Proc Natl Acad Sci* 100:1467–1468.
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85:1771–1789.
- Cicerone R, Orr J, Brewer P, Haugan P, Merlivat L, Ohsumi T, Pantoja S, Poertner HO, Urban E (2004) The Ocean in a High-CO₂ World. *Oceanography* 17(3):72-78.
- Clauset A, Shalizi CR, Newman MEJ (2009) Power-law distributions in empirical data. *SIAM Rev* 51:661-703

- 1 Cohen JE, Carpenter SR (2005) Species' average body mass and numerical abundance in a
2 community food web: statistical questions in estimating the relationship. In de Ruiter PC,
3 Wolters V, Moore JC (Eds.) *Dynamic Food Webs: Multispecies Assemblages, Ecosystem*
4 *Development and Environmental Change*. Academic Press, pp. 137-156.
5
6
7
8 Cohen JE, Jonsson T, Carpenter SR (2003) Ecological community description using the food web,
9 species abundance, and body size. *Proc Natl Acad Sci (USA)* 100:1781–1786.
10
11
12 Cousins SH (1985) Ecologists build pyramids again. *New Scientist* 106:50-54.
13
14 Cury P, Shannon L, Shin Y (2003) The functioning of marine ecosystems: a fisheries perspective.
15 In: Sinclair M, Valdimarsson G (eds) *Responsible fisheries in the marine ecosystem*, FAO,
16 Rome, pp 103-123.
17
18
19
20 Daan N, Gislason H, Pope JG, Rice JC (2005) Changes in the North Sea fish community: evidence
21 of indirect effects of fishing?. *ICES J Mar Sci* 62:177-188.
22
23
24 DeAngelis DL, Goldstein RA, O'Neill RV (1975) A model for trophic interactions. *Ecology*
25 56:881–892.
26
27
28 De Roos AM, Schellekens T, Van Kooten T, Van De Wolfshaar K, Claessen D, Persson L (2008)
29 Simplifying a physiologically structured population model to a stage-structured biomass
30 model. *Theor Popul Biol* 73:47–62.
31
32
33
34 Dickie LM, Kerr SR, Boudreau PR (1987) Size-dependent processes underlying regularities in
35 ecosystem structure. *Ecol Monogr* 57:233–250.
36
37
38 Drgas A, Radziejewska T, Warzocha J (1998) Biomass size spectra of near-shore shallow-water
39 benthic communities in the Gulf of Gdansk (Southern Baltic Sea). *PSZN. Mar Ecol* 19:209–
40 228.
41
42
43
44 Dunne JA, Williams RJ, Martinez ND (2004) Network structure and robustness of marine food
45 webs. *Mar Ecol Prog Ser* 273:291-302.
46
47
48 Duplisea DE (2000) Benthic organism biomass size-spectra in the Baltic Sea in relation to the
49 sediment environment. *Limnol Oceanog* 45(3):558–568
50
51
52 Ebenman B, Law R, Borrvall C (2004) Community viability analysis: the response of ecological
53 communities to species loss. *Ecology* 85:2591–2600.
54
55
56 Emmerson MC, Raffaelli D (2004) Predator–prey body size, interaction strength and the stability
57 of a real food web. *J Anim Ecol* 73:399–409.
58
59
60
61
62
63
64
65

- 1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65
- Fussmann GF, Blasius B (2005) Community response to enrichment is highly sensitive to model structure. *Biol Lett* 1:9-12.
- Gaedke U (1993) Ecosystem analysis based on biomass-size distributions: a case study of a plankton community in a large lake. *Limnol Oceanogr* 38:112-127.
- Gaudard M, Ramsey P, Stephens M (2006) *Interactive Data Mining and Design of Experiments: the JMP® Partition and Custom Design Platforms*. North Haven Group.
- Gillooly JF, Brown JH, West GB, Savage VM, Charnov EL (2001) Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293:2248–2251.
- Gilpin ME (1972) Enriched predator-prey systems-theoretical stability. *Science* 177: 902-904.
- Gin KYH, Guo J, Cheong HF (1998) A size-based ecosystem model for pelagic waters. *Ecol Model* 112:53–72.
- Gislason H, Rice J (1998) Modelling the response of size and diversity spectra of fish assemblages to changes in exploitation. *ICES J Mar Sci* 55:362–370.
- Han BP, Straskraba M (1998) Size dependence of biomass spectra and population density. I. The effect of size scales and size intervals. *J Theor Biol* 191:259-265.
- Hardy AC (1924) The herring in relation to its animate environment, Part 1. The food and feeding habits of the herring. *Fish Investig Lond Ser II* 7:1–53.
- Hughes T, Bellwood D, Folke C, Steneck R, Wilson J (2005) New paradigms for supporting the resilience of marine ecosystems. *Trend Ecol Evol* 20(7):381-386.
- Jackson JBC, Kirby MX, Berger WH, Bjorndal KA, Botsford LW, Bourque BJ, Bradbury RH, Cooke R, Erlandson J, Estes JA, Hughes TP, Kidwell S, Lange CB, Lenihan HS, Pandolfi JM, Peterson CH, Steneck RS, Tegner M, Warner RR (2001) Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293:629-638.
- Jennings S, Dinmore TA, Duplisea DE, Warr KJ, Lancaster JE (2001) Trawling disturbance can modify benthic production processes. *J Anim Ecol* 70:459–475.
- Jeschke JM, Koop M, Tollrian R (2004) Consumer-food systems: why type I functional responses are exclusive to filter feeders. *Biol Rev* 79:337-349.
- Jonsson T, Ebenman B (1998) Effects of predator-prey body size ratios on the stability of food chains. *J Theor Biol* 193:407–417.
- Lima ID, Olson DB, Doney SC (2002) Intrinsic dynamics and system stability properties of size-structured pelagic ecosystem models. *J Plankton Res* 24:533–556.

- 1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65
- Lindeman RL (1942) The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23:399–418.
- Link JS, Stockhausen WT, Methratta ET (2005) Food-web theory in marine ecosystems. In: A. Belgrano A, Scharler U, Dunne JA, Ulanowicz RE (eds) *Aquatic Food Webs: an ecosystem approach*, Oxford University Press, New York, pp 98–113.
- Lundvall D, Svanbäck R, Persson L, Byström P (1999) Size-dependent predation in piscivores: interactions between predator foraging and prey avoidance abilities. *Can J Fish Aquat Sci* 56:1285–1292.
- Marquet PA, Quiñones RA, Abades S, Labra F, Tognelli M, Arim M, Rivadeneira M (2005) Scaling and power-laws in ecological systems. *J Exp Biol* 208:1749-1769.
- Maury O, Faugeras B, Shin YJ, Poggiale JC, Ben Ari TC, Marsac F (2007) Modeling environmental effects on the size-structured energy flow through marine ecosystems. Part 1: the model. *Prog Oceanogr* 74 (4):479–499.
- May RM (1973) *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- McCann K, Hastings A (1998) Re-Evaluating the Omnivory-Stability Relationship in Food Webs. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 264(1385):1249-1254.
- McCann K, Yodzis P (1994) Biological Conditions for Chaos in a Three-Species Food Chain. *Ecology* 75:561-564.
- Neutel A-M, Heesterbeek JAP, De Ruiter PC (2002) Stability in real food webs: weak links in long loops. *Science* 296:1120–1123.
- Pauly D, Christensen V, Dalsgaard J, Froese R, Torres Jr FC (1998) Fishing down marine food webs. *Science* 279:860-863.
- Pauly D, Christensen V, Walters C (2000) Ecopath, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES J Mar Sci* 57:697–706.
- Perry AL, Low PJ, Ellis JR, Reynolds JD (2005) Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science* 308:1912-1915.
- Petersen CGJ (1918) The sea bottom and its production of fish food. *Rep Dan Biol Stn* 25:1–62.
- Platt T, Denman K (1977) Organization in the pelagic ecosystem. *Helgol Wiss Meeresunters* 30:575–581.
- Platt T, Denman K (1978) The structure of the pelagic marine ecosystems. *Rapp P-V Reun Cons Int Explor Mer* 173 :60–65.

- 1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65
- Platt T, Lewis MR, Geider R (1984) Thermodynamics of the pelagic ecosystem: Elementary closure conditions for biological production in the open ocean. Flows of energy and materials in marine ecosystems: Theory and practice. NATO Conference Series 4, Mar Sci 13:49-84.
- Polovina JJ (1984) Model of a Coral Reef Ecosystem. I. The ECOPATH Model and Its Application to French Frigate Shoals. Coral Reefs 3:1-11.
- Pope JG, Rice JC, Daan N, Jennings S, Gislason H (2006) Modelling an exploited marine fish community with 15 parameters e results from a simple size-based model. ICES J Mar Sci 63:1029-1044.
- Quintana XD, Boix D, Badosa A, Brucet S, Compte J, Gascón S, López-Flores R, Sala J, Moreno_Amich R (2006) Community structure in mediterranean shallow lentic ecosystems: size-based vs. taxon-based approaches. Limnetica 25(1-2):303-320.
- Quiñones RA, Platt T, Rodríguez J (2003) Patterns of biomass size spectra from oligotrophic waters of the Northwest Atlantic. Prog Oceanogr 57:405-427.
- Quiroga E, Quiñones RA, Palma M, Sellanes J, Gallardo VA, Gerdes D, Rowe G (2005) Biomass size-spectra of macrobenthic communities in the oxygen minimum zone off Chile. Estuar Coast Shelf Sci 62:217-231.
- Rall BC, Guill C, Brose U (2007) Food-web connectance and predator interference dampen the paradox of enrichment. Oikos 117(2):202–213.
- Rodríguez J, Mullin M (1986) Relation between biomass and body weight of plankton in a steady state oceanic ecosystem. Limnol Oceanogr 31(2):361-370.
- Rosenzweig ML (1971) Paradox of enrichment: destabilization of exploitation of ecosystems in ecological time. Science 171:385-387.
- Rossberg AG, Ishii R, Amemiya T, Itoh K (2008) The top-down mechanism for body-mass–abundance scaling. Ecology 89(2):567–580
- Rothschild BJ, Osborn TR (1988) Small-scale turbulence and plankton contact rates. J Plankton Res 10:465–474.
- Schwinghamer P (1981) Characteristic size distributions of integral benthic communities. Can J Fish Aquat Sci 38:1255-1263.
- Schwinghamer P (1983) Generating ecological hypotheses from biomass spectra using causal analysis: a benthic example. Mar Ecol Prog Ser 13:151-166

- 1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65
- Schwinghamer P (1985) Observations on size-structure and pelagic coupling of some shelf and abyssal benthic communities. In: Gibbs PE (ed) Proceedings 19th European Marine Biology Symposium. Cambridge, UK: Cambridge University Press, pp. 347-359.
- Sheldon RW, Prakash A, Sutcliffe Jr, WH (1972) The size distribution of particles in the ocean. *Limnol Oceanogr* 17:327-340.
- Sheldon RW, Sutcliffe WH, Paranjape MA (1977) Structure of the pelagic food chain and relationship between plankton and fish production. *J Fish Res Board Can* 34:2344-2353.
- Shin YJ, Cury P (2004) Using an individual-based model of fish assemblages to study the response of size spectra to changes in fishing. *Can J Fish Aquat Sci* 61:414-431.
- Shurin JB, Gruner DS, Hillebrand H (2006) All wet or dried up? Real differences between aquatic and terrestrial food webs. *Proc R Soc B* 273:1-9.
- Skalski GT, Gilliam JF (2001) Functional responses with predator interference: viable alternatives to the Holling type II model. *Ecology* 82:3083-3092.
- Solan M, Cardinale BJ, Downing AL, Engelhardt KAM, Ruesink JL, Srivastava DS (2004) Extinction and ecosystem function in the marine benthos. *Science* 306:1177-1180.
- Sprules WG, Munawar M (1986) Plankton size spectra in relation to ecosystem productivity, size and perturbation. *Can J Fish Aquat Sci* 43:1789-1794.
- Stobberup KA, Inejih CAO, Traore S, Monteiro C, Amorim P, Erzini K (2005) Analysis of size spectra off northwest Africa: a useful indicator in tropical areas? *ICES J Mar Sci* 62:424-429.
- Vidondo B, Prairie Y, Blanco JM, Duarte CM (1997) Some aspects of the analysis of size spectra in aquatic ecology. *Limnol Ocean* 42(1):184-192.
- Vucic-Pestic O, Rall BC, Kalinkat G, Brose U (2010) Allometric functional response model: body masses constrain interaction strengths. *J Anim Ecol* 79:249-256.
- Walters C, Christensen V, Pauly D (1997) Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic massbalance assessments. *Rev Fish Biol Fish* 7(2):139-172.
- Warwick RM (1984) Species size distributions in marine benthic communities. *Oecologia* 61: 32-41.
- West GB, Brown JH (2005) The origin of allometric scaling laws in biology from genomes to ecosystems: Towards a quantitative unifying theory of biological structure and organization. *J Exp Biol* 208:1575-1592.
- Whitfield J (2004) Ecology's big hot idea. *PLoS Biol* 2:2023-2027

- 1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65
- Williams RJ, Martinez ND (2000) Simple rules yield complex food webs. *Nature* 404:180–183.
- Williams RJ, Martinez ND (2004a) Limits to trophic levels and omnivory in complex food webs: theory and data. *Am Nat* 163:458-468.
- Williams RJ, Martinez ND (2004b) Stabilization of chaotic and non-permanent food web dynamics. *Eur Phys J B* 38:297–303.
- Woodward G, Ebenman B, Emmerson M, Montoya JM, Olesen JM, Valido A, Warren PH (2005) Body size in ecological networks. *Trend Ecol Evol* 20(7):402–409.
- Worm B, Duffy E (2003) Biodiversity, productivity and stability in real food webs. *Trend Ecol Evol* 18(12):628-632.
- Yodzis P, Innes S (1992) Body size and consumer-resource dynamics. *Am Nat* 139:1151–1175.
- Yodzis P (1998) Local trophodynamics and the interaction of marine mammals and fisheries in the Benguela ecosystem. *J Anim Ecol* 67:635–658.



Figure captions

Figure 1. Behavior of (a) the slope of the normalized biomass-size spectrum (NBSS), and (b) the Pareto shape parameter γ when increasing the number of virtual allometrically derived species (VADS).

Figure 2. (a) Example of a normalized biomass-size spectrum (NBSS) (green) fitting to a linear model and a generalized Pareto distribution (gPd) (blue) of a simulated food-web model and, (b) frequency distribution of the slopes of the NBSS and the Pareto's shape parameter γ from 10,000 simulated food-webs.

Figure 3. Range of values obtained for the slope of the normalized biomass-size spectra (NBSS) (green dots) and the Pareto's γ (blue dots) when changing food-web parameters. P-values correspond to the outcome of the Pearson correlation test.

Figure 4. Partition analysis performed considering the slope of the normalized biomass-size spectra (NBSS) and the Pareto's shape parameter γ as the response variables, and all the topological network parameters of the food-webs as predictor factors (only the variables chosen by the analysis are shown). Overall $r_{\text{NBSS}}^2 = 0.594$; overall $r_{\text{Pareto}}^2 = 0.519$.

Figure 5. Relationship between the slope of the normalized biomass-size spectra (NBSS) and the Pareto's shape parameter γ from 10,000 simulated food-webs.

1
2
3
4
5 **Figure 6.** Relationship between the slope and the intercept of the normalized
6
7 biomass-size spectra (NBSS) of the 10,000 simulated food-webs.
8
9

10
11 **Figure 7.** Examples of the relationship between the slope and the intercept of the
12 normalized biomass-size spectra (NBSS; upper panels) and between the two
13 approaches used to measure total community biomass (lower panels), adding up
14 the biomass of all the virtual allometrically derived species (VADS) (green line),
15 or calculating the surface area under the NBSS (blue line). Panels (a) and (c) show
16 a regular biomass pyramid, and panels (b) and (d) represent an inverted biomass
17 pyramid.
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30

31 **Figure 8.** Dynamics of the total biomass community (green line) and the slope of
32 the normalized biomass-size spectra (NBSS) (black line) over time in selected
33 simulated food-webs. (a) and (b) represent typical model outputs; (c) to (i)
34 examples of particular cases of model outputs; for an explanation see the Results
35 section.
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Figure 1
[Click here to download high resolution image](#)

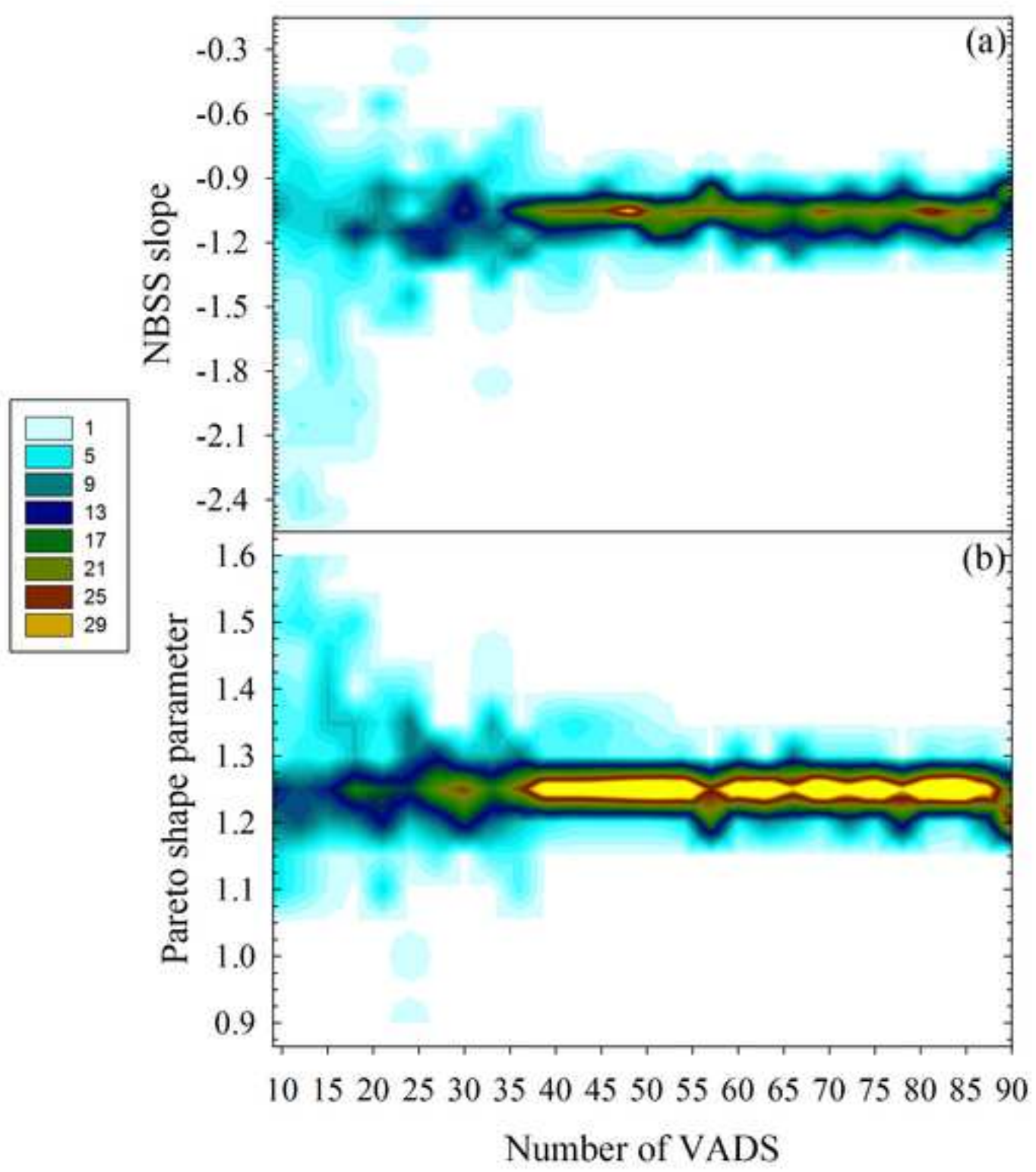


Figure 2

[Click here to download high resolution image](#)

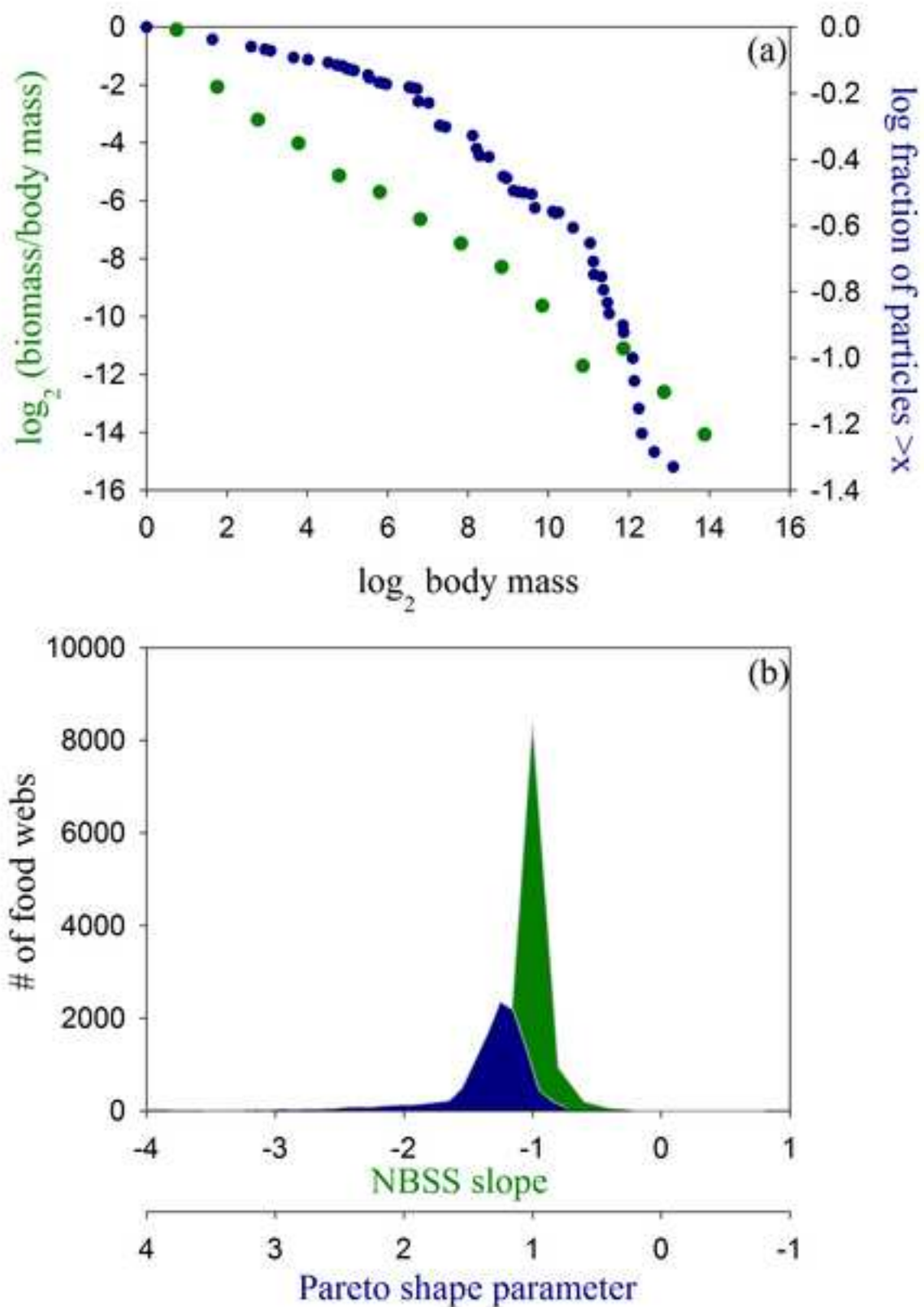


Figure 3

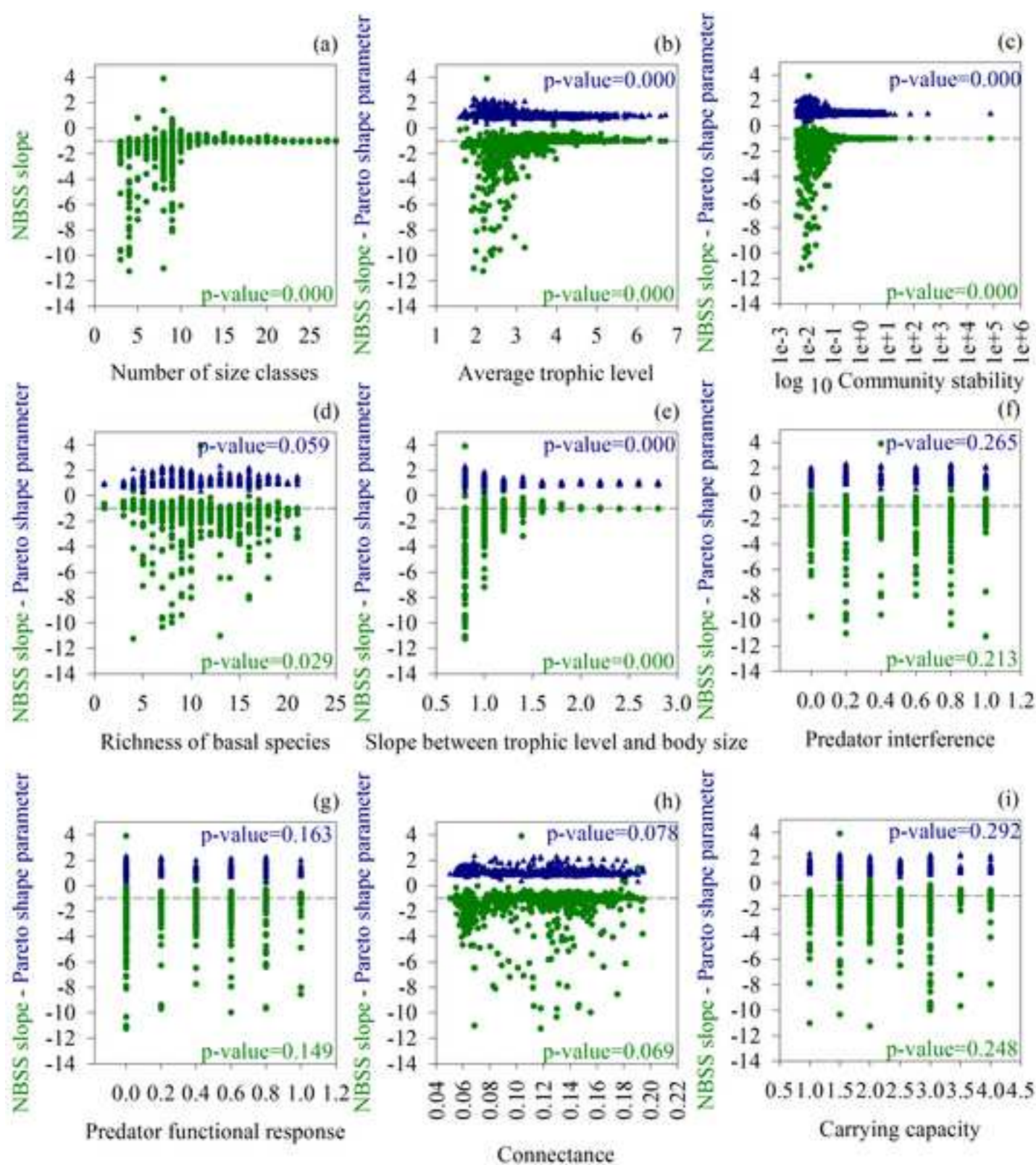
[Click here to download high resolution image](#)

Figure 4
[Click here to download high resolution image](#)

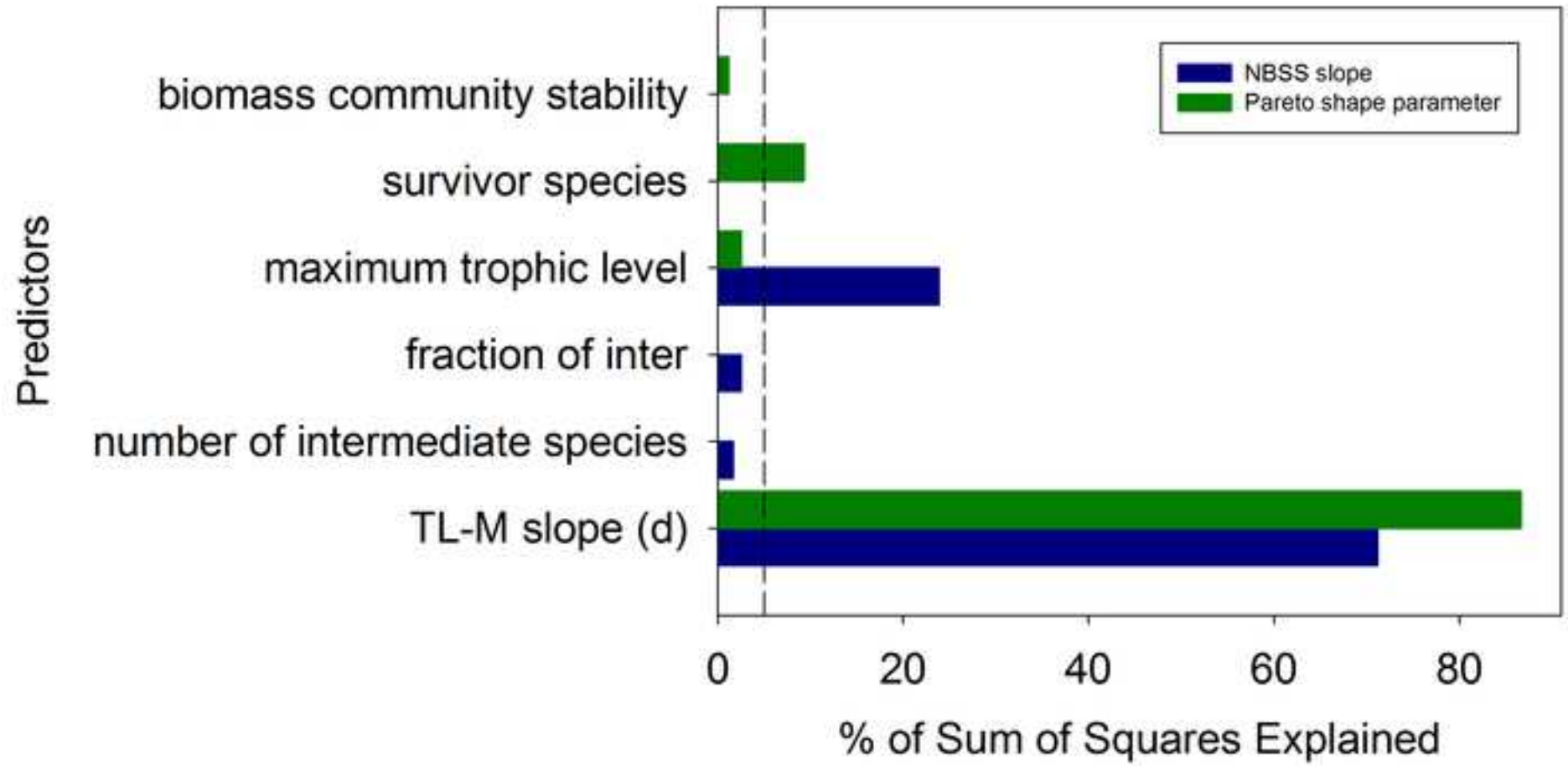


Figure 5
[Click here to download high resolution image](#)

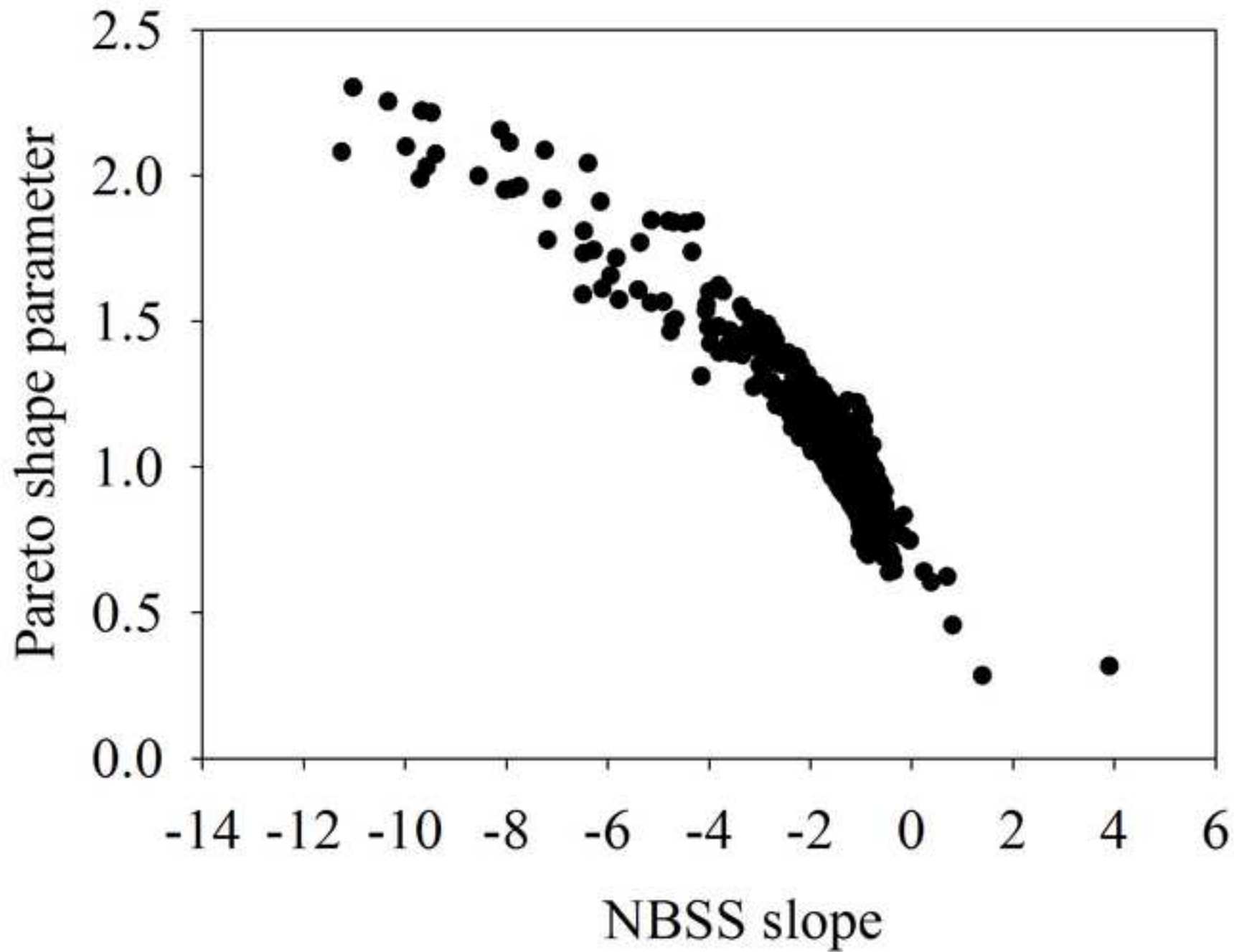


Figure 6
[Click here to download high resolution image](#)

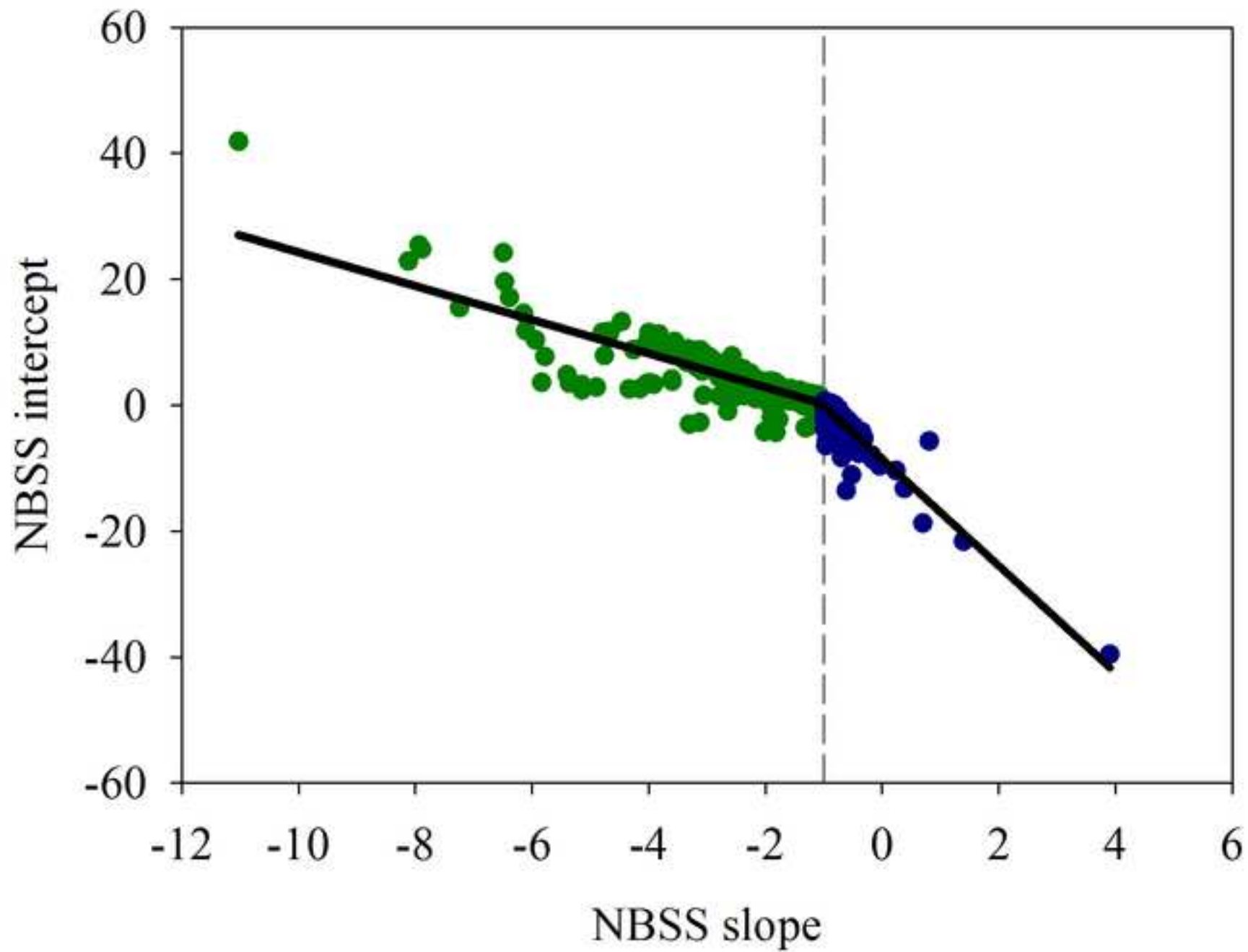


Figure 7
[Click here to download high resolution image](#)

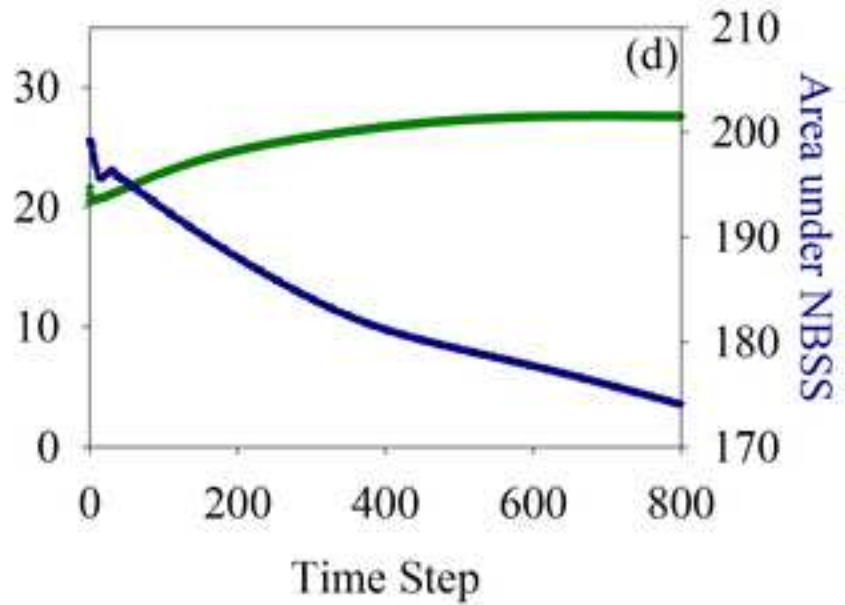
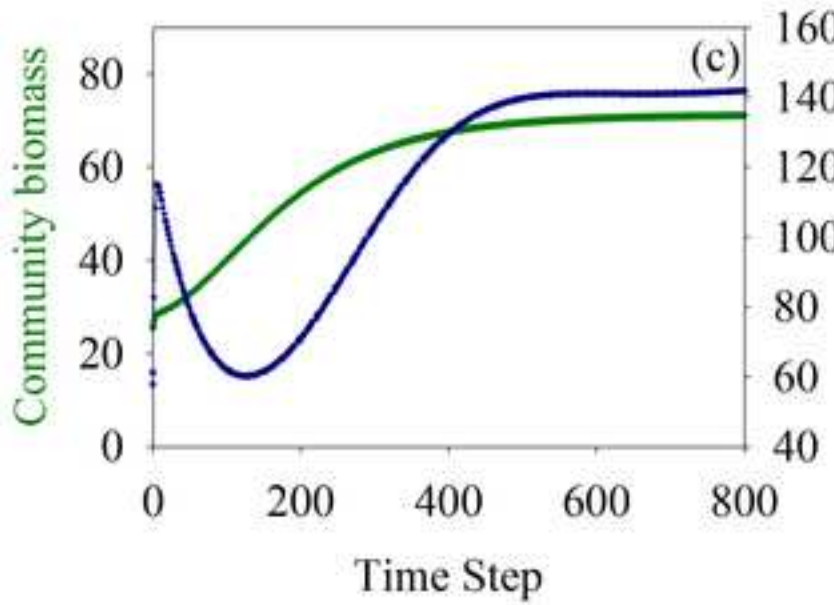
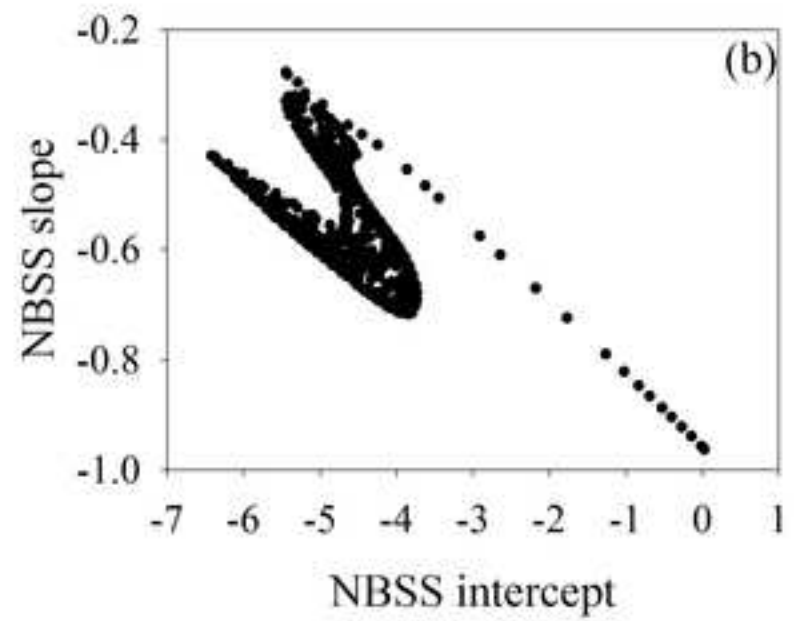
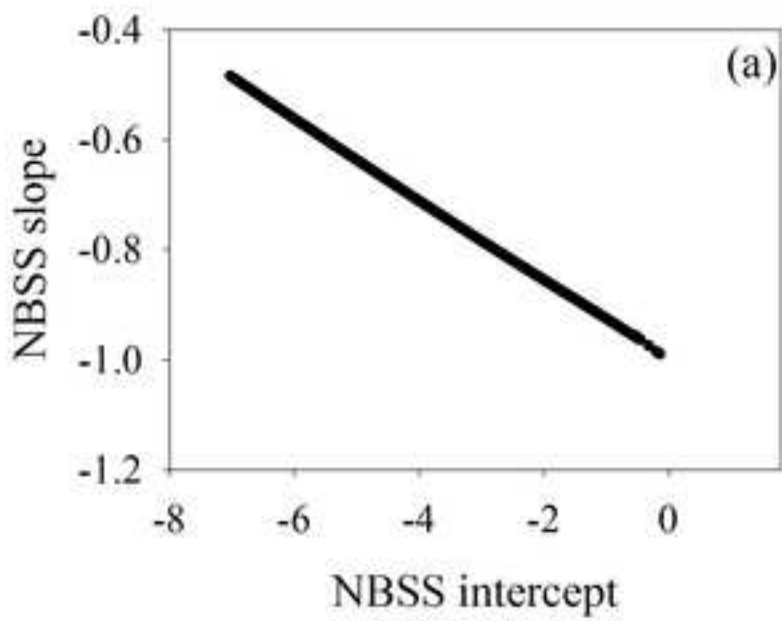


Figure 8
[Click here to download high resolution image](#)

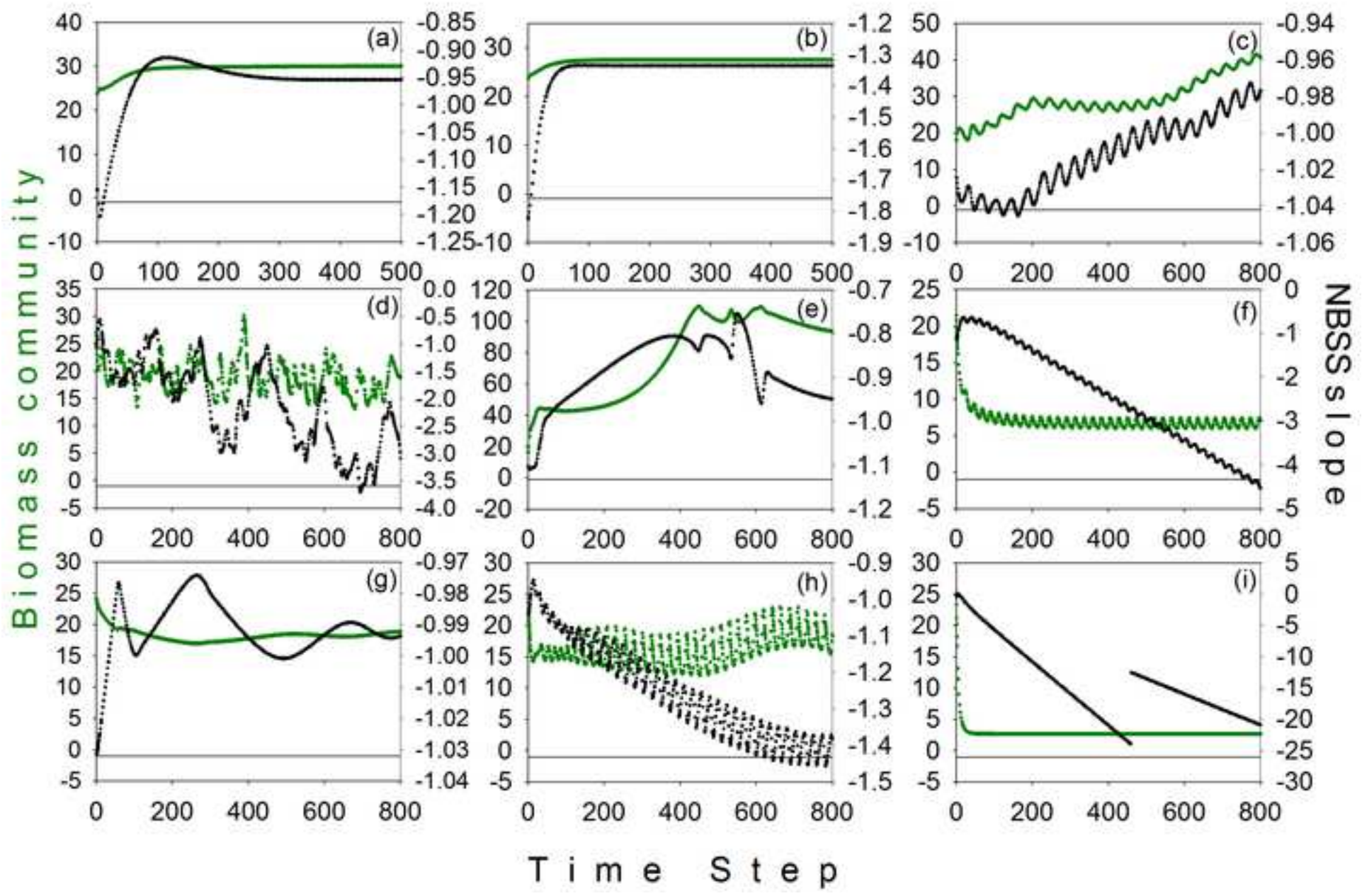


Table A1. Summary of the variables used/calculated by the model. **User:** Parameters set by the user before running the simulations. **Model Structure:** These variables are set automatically when the initial species abundances are generated according to the model structure. **Simulation:** These variables are constantly changing during the simulation.

Variable	Abbreviation	Type
Number of time steps	t	User
Initial number of species	S_0	User
Final number of species	S	Simulation
Initial number of basal species	B_0	User
Number of top species	T	Model Structure
Number of intermediate species	I	Model Structure
Number of basal species	B	User
Number of herbivores species	Herb	Model Structure
Number of carnivores species	Carn	Model Structure
Number of omnivore species	Omn	Model Structure
Number of species presenting cannibalism	Can	Model Structure
Fraction of top species	%T	Model Structure
Fraction of intermediate species	%I	Model Structure
Fraction of basal species	%B	User
Fraction of herbivore species	%Herb	Model Structure
Fraction of omnivore species	%Omn	Model Structure
Fraction of carnivore species	%Carn	Model Structure
Fraction of canibal species	%Can	Model Structure
Initial Mean Trophic Level	TL_0	Model Structure
mean trophic level	TL	Simulation
Standard Deviation of trophic level	TL.SD	Simulation
maximum trophic level	TLmax	Simulation
Links between top and intermediate species	links ti	Model Structure
Links between top and basal species	links tb	Model Structure
Links between two intermediate species	links ii	Model Structure
Links between intermediate and basal species	links ib	Model Structure
links per species	L/S	Model Structure
links	L	Simulation
Standard Deviation of linkedness	LinkSD	Simulation
Initial Connectance	C_0	User
Final connectance	C	Simulation
clustering coefficient	Cl	Simulation
Standard Deviation of generality	GenSD	Simulation
Standard Deviation of vulnerability	VulSD	Simulation
mean chain length	ChLen	Simulation
Standard Deviation of chain length	ChSD	Simulation
maximum chain length	ChMax	Simulation
Type of Functional Response	F	User
Predator Interference	c	User
Carrying capacity	K	User
Metabolic type		User
size ratio		User
mean Amplitude	Ampli	Simulation
mean Biomass	Biom	Simulation
mean Standard Deviation	StnDv	Simulation
mean Variance	Var	Simulation
mean CoVariance	CoVar	Simulation

Some definitions and formulations related to the model

Organisms with identical sets of prey and identical sets of predators have been combined into a single "lumped" species. Throughout the paper, "species" means trophic species, not necessarily a single biological species.

A **top species** is a predator that has no predator. An **intermediate species** is a species that is both a predator and a prey. A **basal species** is a prey that has no prey. The number of basal, intermediate, top, and all species in a web will be denoted by b , i , t , and S .

Cannibalism (*Can*) is the act of one individual of a species consuming all or part of another individual of the same species as food. Size structured cannibalism, in which large individuals consume smaller conspecifics, is more common.

Omnivores (*Omn*) is the fraction of species that consume two or more species and have food chains of different lengths (where a food chain is a linked path from a non-basal to a basal species).

Herbivores (*Herb*) is the fraction of species that feed exclusively on basal species.

Carnivores (*Carn*) is the fraction of species that feed exclusively on non-basal species.

The number and proportion of top (t/S), intermediate (i/S), basal (b/S), herbivores ($Herb/S$), carnivores ($Carn/S$), omnivores (Omn/S) and cannibals (Can/S) are calculated considering that for all the cases the total number of species is S .

We calculated a **trophic level** measure called the mean ‘shortweighted trophic level’ (TL) (Williams & Martinez 2004). For a particular taxon, short-weighted trophic level is the average of ‘prey-averaged trophic level’ (1 plus the mean trophic level of all the taxon’s trophic resources) and ‘shortest trophic level’ (1 plus the shortest chain length from the consumer taxon to a basal taxon).

$$TL_j = 1 + \sum_{i=1}^S l_{ij} \frac{TL_i}{n_j}$$

where n_j is the number of prey species in the diet of species j , l_{ij} represents the links between the species i and j in a food web with S species.

A **trophic link** (hereafter, **link**) is any reported feeding or trophic relation between two species in a web. For example, a link between a top and an intermediate species is denoted as $t-i$ and a link between two intermediate species as $i-i$.

Connectance (C) is the proportion of realized links within the food webs, calculated as the number of actual links (L) divided by the squared number of species (S), which gives the number of possible links within a network.

$$C = L/S^2$$

This is considered a standard measure of food-web trophic interaction richness, as well as the links per species (L/S), which equals the mean number of species’ predators plus prey, also referred to as link density.

Other concepts related to the connectance are the **Clustering coefficient** (Cl), i.e. the average fraction of pairs of species one link away from a species that are also linked to each other, and the SD linkedness, i.e. the variation of the overall number of links.

The **standard deviation of mean generality** (*GenSD*) and **vulnerability** (*VulSD*), quantify the respective variabilities of species' normalized prey (G_i) and predator (V_i) counts (Williams & Martinez 2000).

$$G_i = \frac{1}{L/S} \sum_{j=1}^s a_{ji} \qquad V_i = \frac{1}{L/S} \sum_{j=1}^s a_{ij}$$

Normalizing with L/S makes standard deviations comparable across different webs by forcing mean G_i and V_i to equal 1.

Functional Response type: functional response, F_{ij} , describes the realized fraction of i 's maximum rate of consumption achieved when consuming species j :

$$F_{ij} = \frac{\varpi_{ij} B_j^h}{B_0^h + c_i B_i B_0^h + \sum_{k=\text{resources}} \varpi_{ik} B_k^h}$$

where ϖ_{ij} is the weight factor representing the proportion (0-1) of i 's attack rate targeted to prey j , B_0 is the half-saturation density, h is the Hill coefficient (Real 1977) and c quantifies predator interference. The predator-interference term in the denominator quantifies the degree to which individuals within population i interfere with one another's consumption activities, which reduces i 's per capita consumption if $c > 0$ (Beddington 1975; DeAngelis et al. 1975; Skalski and Gilliam 2001). We used uniform weight factors for consumers with n resources ($\varpi_{ij} = 1/n$). That is, consumers have no active resource preference, but rather feed according to the relative biomasses of their resource species. We also employed a constant $B_0 = 0.5$ and modified F_{ij} between type II ($h = 1$), type III ($h = 2$) and intermediate values (i.e. systematic variation between 1.0 and 2.0 in steps of 0.1).

Several function response models have been proposed, all of these models have deficiencies that affect their utility (Gutierrez 1996). We employ here the Holling

model that considers a (constant) population of N identical individuals which can engage in only two activities, searching for food and handling an item just found (Gurney & Nisbet 1998). It is assumed that while an organism is handling a food item it cannot continue to search, so the length of time required to process each item sets an upper limit to the rate at which food can be consumed. Holling argued that as prey density increases, search becomes trivial, and handling (time the predator spends pursuing, subduing and consuming each prey item it finds, and then preparing itself for further search) takes up an increasing proportion of the predator's time (Begon, Mortimer & Thompson 1996).

Predator Interference (c) is the degree to which individuals within population i interfere with one another's consumption activities, which reduces i 's per capita consumption if $c > 0$ (Brose *et al.* 2006). If there are many predators, all concentrated on profitable patches, they remove prey rapidly reducing the profitability of those patches. Thus, in general, we can expect the apparent attacking efficiency to decrease as predator density increases (Begon *et al.* 1996)

Carrying capacity: carrying capacity of logistic growth: the population size at which competition is so great, and net reproductive rate so modified, that the population can do no better than replace itself each generation (Begon et al. 1996).

Biological rates: the biological rates of production, R , metabolism, X , and maximum consumption, Y , follow negative-quarter power-law relationships with the species' body masses:

$$R_p = a_y M_p^{-0.25}$$

$$X_C = a_x M_C^{-0.25}$$

$$Y_C = a_y M_C^{-0.25}$$

where a_r , a_x and a_y are allometric constants and the subscripts C and P indicate consumer and producer parameters, respectively (Yodzis and Innes 1992). The time scale of the system was defined by normalizing all rates according to the growth rate of the basal population, and the maximum consumption rates were normalized by the metabolic rates:

$$\bar{r}_i = 1$$

$$x_i = \frac{X_C}{R_P} = \frac{a_x}{a_r} \left(\frac{M_C}{M_P} \right)^{-0.25}$$

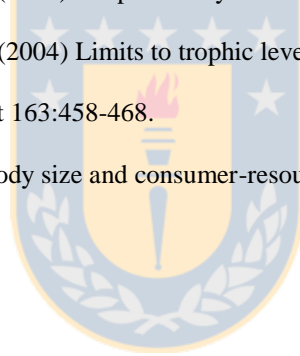
$$y_i = \frac{Y_C}{X_C} = \frac{a_y}{a_x}$$

Inserting these three equations into eqs. 2 and 3 (of Main Document) yields a population dynamics model with allometrically scaled parameters. The constants used ($y_j = 4$ for ectotherm vertebrates and $y_i = 8$ for invertebrates; $e_{ij} = 0.85$ for carnivores and $e_{ij} = 0.45$ for herbivores; $K = 1$; $a_r = 1$; $a_x = 0.314$ for invertebrates and $a_x = 0.88$ for ectotherm vertebrates) are consistent with prior studies (Brose et al. 2006; Otto et al. 2007; Rall et al. 2007; Brose 2008).

References

- Beddington JR (1975) Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency. *J Anim Ecol* 44:331–340.
- Begon M, Mortimer M, Thompson D (1996) *Population Ecology: A Unified Study of Animals and Plants*. 3rd edn. Wiley-Blackwell, UK.
- Brose U (2008) Complex food webs prevent competitive exclusion among producer species. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 275:2507–2514.
- Brose U, Williams RJ, Martinez ND (2006) Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecol Lett* 9:1228–1236.

- DeAngelis DL, Goldstein RA, O'Neill RV (1975) A model for trophic interactions. *Ecology* 56:881–892.
- Gurney WSC, Nisbet RM (1998) *Ecological Dynamics*. Oxford University Press, USA.
- Gutierrez AP (1996) *Applied Population Ecology: A Supply/Demand Approach*. John Wiley & Sons, New York, USA.
- Otto SB, Rall BC, Brose U (2007) Allometric degree distributions facilitate food-web stability. *Nature* 450:1226–1229.
- Rall BC, Guill C, Brose U (2007) Food-web connectance and predator interference dampen the paradox of enrichment. *Oikos* 117(2):202–213.
- Real LA (1977) Kinetics of functional response. *Am Nat* 111:289-300.
- Skalski GT, Gilliam JF (2001) Functional responses with predator interference: viable alternatives to the Holling type II model. *Ecology* 82:3083-3092.
- Williams RJ, Martinez ND (2000) Simple rules yield complex food webs. *Nature* 404:180–183.
- Williams RJ, Martinez ND (2004) Limits to trophic levels and omnivory in complex food webs: theory and data. *Am Nat* 163:458-468.
- Yodzis P, Innes S (1992) Body size and consumer-resource dynamics. *Am Nat* 139:1151–1175.



4.3.- Capítulo 3. Análisis de los principales stocks de Chile central empleando un enfoque de redes virtuales

Título: Analysis of the main fishing stocks off central Chile using a virtual network approach

Autores: **Paúl Gómez-Canchong**, Renato A. Quiñones, Sergio Neira y Hugo Arancibia.

Estatus: Manuscrito en Preparación.

Resumen:

El área de surgencia de Chile central (33°–39°S) es considerada a nivel mundial uno de los ecosistemas más productivos, con algunas de los niveles de captura pesquera más altos alguna vez registrados. Sin embargo, las principales pesquerías (i.e. merluza común y jurel) presentan claros signos de sobreexplotación. Empleando un modelo bioenergético, parametrizado alométricamente, se evaluó las consecuencias de varios escenarios de manejo pesquero para los principales recursos en el área. Además, la recuperación de los stocks y el tiempo requerido se evaluó simulando el cierre de una pesquería tras un periodo de pesca intensa. El incremento del esfuerzo pesquero provocó una reducción del nivel trófico de la captura, del valor de la pendiente del ETBN, y de la biomasa total del ecosistema, en particular de las poblaciones de especies de gran tamaño corporal. Las simulaciones sugieren que la abundancia de los pequeños pelágicos (sardina común *Strangomera bentincki* y anchoveta *Engraulis ringens*) parecen controlar la abundancia de otras especies en el ecosistema ejerciendo un control trófico similar al cintura de avispa, pero de un modo asimétrico, es decir con un mayor impacto sobre la abundancia de los niveles tróficos superiores. De acuerdo a nuestros resultados, el manejo mono-específico no es una alternativa viable, el manejo pesquero no debe considerer solamente las restricciones de captura de la especie objetivo, sino además los efectos sobre las especies con las cuales interactúa.

Analysis of the main fishing stocks off central Chile using a virtual network approach

Paúl Gómez-Canchong^{1,2}, Renato A. Quiñones^{1,2}, Sergio Neira^{3,4}, Hugo Arancibia⁴

¹ *Programa de Postgrado en Oceanografía, Departamento de Oceanografía, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile;*

² *Centro de Investigación Oceanográfica en el Pacífico Sur-Oriental (Centro COPAS), Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile;*

³ *Centro de Investigación en Ecosistemas de la Patagonia, Francisco Bilbao 449, Coyhaique, Chile*

⁴ *Departamento de Oceanografía, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile*



Abstract

The central Chile upwelling area (33°–39°S) is considered one of the most productive marine ecosystems, with some of the highest catch levels ever recorded. Nevertheless, the state of the main fisheries is considered critical, like the purse-seine fishery on horse mackerel (*Trachurus murphyi*) and the trawl fishery on common hake (*Merluccius gayi*). Due to marine stocks of target species that sustain fisheries are usually affected by both fishing and environment, the development of management plans with an ecosystem approach is considered necessary. Using a bioenergetic allometrically parameterized model, this work assesses the consequences of various scenarios of fisheries management for the main target species in the study area, in which catch effort is increased from a no fishing strategy, to an intense fishing situation. Furthermore, the stock recovery and the time required are estimated by simulating fishery closure after an intense fishing period. For each scenario, a selected list of bioindicators is calculated in this work and then their trend analyzed. The following bioindicators show some effects on ecosystems of the increase of fishing effort: a reduction in the catch trophic level, a reduction in the normalized biomass size spectra, and a decrease in the total ecosystem biomass, in particular in exploited populations with individual large body size. Results of simulations suggest that the abundance of small pelagics (common sardine *Strangomera bentincki* and anchovy *Engraulis ringens*) seems to drive the abundance of other species in the ecosystem by exerting a trophic control similar to the “wasp-waist”, but in an asymmetric manner, with a greater impact (i.e. change in abundance) on higher trophic levels. When simulations consider a closure of the fisheries, after an overfishing period, a slow recovery of the stocks near to the levels observed in 1992. According with our results, single-species management should not be considered only catch restriction on target species, but also the effect on the species with which it interacts.

Key words: Bioindicators, bio-energetic modeling, food webs.

Introduction

For long time many scientists (Casey and Myers 1998, Pauly et al. 1998, Jackson et al. 2001, Worm et al. 2006) have been claiming the imminent collapse of fisheries on a global scale. Fortunately, it seems that this is not necessarily happening. In fact, Worm et al. (2009) assess fisheries management in areas where results have been both successful and unsuccessful, reaching the conclusion that a small change in fishing practices can have strong effects on the sustainability of fisheries. Despite a long history of overexploitation, some marine fish stocks can recover if exploitation rates are substantially reduced, resources are included in restoration experiments, or protected areas are established in their fishing grounds (e.g. Micheli et al., 2004; Worm et al., 2006). However, stocks recovery is not always simple and not without short term costs (Beddington et al., 2007), besides, the actual time required for recovery appears to be considerable and highly dependent on the life history of the fishing resource (Hutchings, 2000).

From economic and local perspectives, fishing is one of the oldest and most important human activities, being one of the primary ways of life of human populations, especially in coastal communities (Jackson et al., 2001; Pitcher 2001). Although coastal zones comprise only 2.2% of the terrestrial area (Sachs, 2008), approximately 10% of the world population strongly depends on them. This is why policies intended to decrease fishing effort or even stop fishing activities have high political and social costs, which generally no government is willing to assume.

Effects of fishing extend well beyond target species (Jennings and Kaiser, 1998; Hall et al. 2001). Therefore, fisheries management needs to incorporate ecosystem as well as social and economic considerations when evaluating the impacts of any action on the fishing system. Thus, the ecological and economic impact of different management scenarios needs to be assessed in order to support responsible fishing. Decisions must be based on the best information and knowledge available, and tools for evaluating all possible consequences of

different fisheries management scenarios are required (FAO, 1996; García, 1996; González-Laxe, 2005).

We use a virtual network approach where species are defined using bioenergetic models, which parameterize the various populations using allometric functions. The model was developed by Brose et al. (2005a, 2006a)

To determine the extent to which a community or ecosystem has been altered, and the reversibility of these changes, a series of models (Plaganyi, 2007) and bioindicators (Rice and Rochet, 2005; Link, 2005; Methratta and Link, 2006) have been applied to fisheries. The popularity of bioindicators has led to the development of more and more of them, leading to a variety of indicators based on different processes, observations or branches of ecology. In few cases has there been an attempt to verify the consistency of results among the different bioindicators (e.g. Shannon et al. 2010).

This study focuses on the Humboldt Current system of central Chile, one of the most productive upwelling ecosystems of the world oceans (Fossing et al., 1995; Daneri et al., 2000). The structure and trophic dynamics of this pelagic ecosystem have been described using ECOPATH models (Neira et al. 2004; Neira 2008), in particular including temporal variability (Neira et al. 2004; Arancibia and Neira 2005b), the El Niño Southern Oscillation (Neira et al. 2009), and the invasion of heavy predators like jumbo squid, *Dosidicus gigas* (Arancibia and Neira 2005a).

Based on the description of the upwelling ecosystem of central Chile (Neira et al., 2004), in this work the consequences of fisheries management scenarios on the abundance of the main fishing stocks are evaluated (i.e. common hake *Merluccius gayi*, horse mackerel *Trachurus symmetricus*, common sardine *Strangomera bentincki* and anchovy *Engraulis ringens*). In particular, we analyze trends on ecosystem bioindicators when species-specific fishing efforts are increased. Closure fishing scenarios, after an overfishing period, are also simulated in order to evaluate system recovery time for the main fishing stocks.

Materials and Methods

The study area corresponds to the marine zone off central Chile (33°–39°S) and extends up to 30 nautic miles offshore, then covering an area of around 50 thousand km² (Fig. 1). This zone is part of a typical eastern boundary current system or upwelling ecosystem. The high levels of primary production reported for this upwelling system, which are among the highest for the world ocean (Fossing et al., 1995; Daneri et al., 2000), sustains a remarkably high fish biomass which, in turn, sustains one of the most productive fisheries worldwide (FAO, 1995). This area has been traditionally considered the main fishing ground of both the purse-seine and the trawl fishing fleets (Neira et al., 2004). Currently, the main target species in the area are considered to be in a “critical” state by the Chilean Fishing Authority (SUBPESCA 2009; SUBPESCA 2010a, b) (i.e. common hake *Merluccius gayi*, horse mackerel *Trachurus symmetricus*, common sardine *Strangomera bentincki* and anchovy *Engraulis ringens*).

The population dynamics within this food web follows a bioenergetic consumer–resource model of species biomass over time (Yodzis and Innes 1992; McCann and Yodzis 1994; McCann and Hastings 1998) that has been extended to multispecies systems (Williams and Martinez 2004b), and updated by Brose et al. (2005a, 2006a) with new allometric coefficients (Brown et al. 2004). Accordingly, changes in relative biomass densities of primary producers (eq. 1) and consumer species (eq. 2) are described as follow:

$$B_i' = r_i(M_i)G_iB_i - \sum_{j=\text{consumers}} \frac{x_j(M_j)y_jB_jF_{ji}(B)}{e_{ji}f_{ji}} \quad (\text{Eq. 1})$$

$$B_i' = x_i(M_i)B_i + \sum_{j=\text{resources}} x_i(M_i)y_iB_iF_{ji}(B) - \sum_{j=\text{consumers}} \frac{x_j(M_j)y_jB_jF_{ji}(B)}{e_{ji}f_{ji}} - B_iEm_i \quad (\text{Eq. 2})$$

In these equations, B_i is the density of population I ; r_i is i 's mass-specific maximum growth rate; M_i is the body mass of individuals within population I ; G_i is the logistic net growth rate of each of the producers species, where $G_i = 1 - (B_i/K)$ and K is i 's carrying capacity;

x_i is i 's mass-specific metabolic rate; y_i is i 's maximum consumption rate relative to its metabolic rate; e_{ij} is i 's assimilation efficiency when consuming population j . According to our approach, energy is proportional to biomass, which assumes strict homeostasis and constant chemical stoichiometry between organisms.

The functional response, F_{ij} , describes the fraction of i 's maximum consumption rate achieved by consuming species j , and it is described as follow

$$F_{ij} = \frac{\varpi_{ij} B_j^h}{B_0^h + c_i B_i B_0^h + \sum_{k=\text{resources}} \varpi_{ik} B_k^h} \quad (\text{Eq. 3})$$

where ϖ_{ij} is the weight factor representing the proportion (0-1) of i 's attack rate targeted to prey j , B_0 is the half-saturation density, h is the Hill coefficient (Real 1977) and c quantifies predator interference. The predator-interference term in the denominator quantifies the degree to which individuals within population i interfere with one another's consumption activities, which reduces i 's per capita consumption if $c > 0$ (Beddington 1975; DeAngelis et al. 1975; Skalski and Gilliam 2001). We used uniform weight factors for consumers with n resources ($\varpi_{ij} = 1/n$). That is, consumers have no active resource preference, but rather feed according to the relative biomasses of their resource species. We also employed a constant $B_0 = 0.5$ and modified F_{ij} between type II ($h = 1$), type III ($h = 2$) and intermediate values (i.e. systematic variation between 1.0 and 2.0 in steps of 0.1).

The biological rates of production, R , metabolism, X , and maximum consumption, Y , follow negative-quarter power-law relationships with the species' body masses:

$$R_P = a_y M_P^{-0.25} \quad (\text{Eq. 4})$$

$$X_C = a_x M_C^{-0.25} \quad (\text{Eq. 5})$$

$$Y_C = a_y M_C^{-0.25} \quad (\text{Eq. 6})$$

where a_r , a_x and a_y are allometric constants and the subscripts C and P indicate consumer and producer parameters, respectively (Yodzis and Innes 1992). The time scale of the system was defined by normalizing all rates according to the growth rate of the basal population, and the maximum consumption rates were normalized by the metabolic rates:

$$r_i = 1 \quad (\text{Eq. 7})$$

$$x_i = \frac{X_C}{R_p} = \frac{a_x}{a_r} \left(\frac{M_C}{M_p} \right)^{-0.25} \quad (\text{Eq. 8})$$

$$y_i = \frac{Y_C}{X_C} = \frac{a_y}{a_x} \quad (\text{Eq. 9})$$

Inserting eqs. 7, 8 and 9 into eqs. 1 and 2 yields a population dynamics model with allometrically scaled parameters. The constants used ($y_j = 4$ for ectotherm vertebrates and $y_i = 8$ for invertebrates; $e_{ij} = 0.85$ for carnivores and $e_{ij} = 0.45$ for herbivores; $K = 1$; $a_r = 1$; $a_x = 0.314$ for invertebrates and $a_x = 0.88$ for ectotherm vertebrates) are consistent with prior studies (Brose et al. 2006a; Otto et al. 2007; Rall et al. 2007; Brose 2008).

A fishing term has been added to simulate the effects of increase the fishing effort on community structure, where E represents fishing effort (i.e.; percentage of the available biomass allowed to catch) and m_i is i 's fishing mortality based on size selective selection curve similar to a trawling net curve (Paloheimo and Cadima 1964, Kimura 1977):

$$m_i = \frac{1}{1 + e^{(s_1 - s_2 M_i)}} \quad (\text{Eq. 10})$$

where s_1 and s_2 were constants.

$$s_1 = \frac{M_{50\%} * \ln(3)}{(M_{75\%} - M_{50\%})} \quad (\text{Eq. 11})$$

$$s_2 = \frac{\ln(3)}{(M_{75\%} - M_{50\%})} \quad (\text{Eq. 12})$$

$$M_{50\%} = SF * (\text{mesh_size}) \quad (\text{Eq. 13})$$

The multispecies model encompasses 21 functional groups of the Humboldt Current off central Chile, including the main trophic components of the system, in term of biomass. However, emphasis is put on fish species—both target species and species of the bycatch (Table 1).

Ensembles (sensu Baird, 2010) are defined as sets of experiments with small, but well-defined differences such as in the initial conditions or in specific variables. Other than the

defined differences, model simulations within an ensemble were set identical. The following food web parameters were set constant for all the runnings of the ensembles: connectance, functional response type, the strength of predator interference, the metabolic types of the populations (invertebrates or ectothermal vertebrates), and the carrying capacity of the system.

We ran 1000 simulations with over 800 time steps each. A time step represents the turnover rate of a phytoplankton cell, which correspond approximately to one day. The food webs in our food webs follow a niche topological model (sensu Williams and Martinez 2000). For each simulation, the structure of trophic relationships, trophic levels and initial biomass of populations were assigned according to data and estimates by Neira et al. (2004) based on 1992 data (Tables 1 and 2), a year during which almost all fisheries were with open access, stocks were healthy and in full exploitation regime, with the only exception of red squat lobster, (*Pleuroncodes monodon*), which was under a recovery regime (Arana, 1993).

For the first ensemble, fishing effort was systematically varied with increments of 0.1 units from 0.0 (no fishing activity) to 4.0 (intensive fishing). Fishing mortality was applied to all commercially exploitable functional groups (all groups that are either historical target species or species that are by-catch of the commercial fisheries). Mortality rates were directly proportional to the average body size of the group, and exploitation was greatest on the groups with higher trophic levels. Thereafter, fisheries closure was simulated ($F=0.0$), and simulations were run for 800 time steps to assess if community biomass return to their original values.

For the second ensemble, fishing effort was only directed at specific functional groups: (i) anchovy (*E. ringens*) and common sardine (*S. bentsicki*), (ii) common hake (*M. gayi*), (iii) horse mackerel (*T. symmetricus*) and (iv) sea lion (*O. flavescens*). The first three analysis attempt to assess the main stocks in the Central Chile area. While the sea lions analysis attempts to assess the interaction of this group with main fisheries in the area (De la Torre et al. 2010). For these groups, initial biomass was established based on existing information from 1992 (all fisheries under full exploitation regime), and then from 2009

(when the main fisheries were considered in critical status, and the fisheries on common hake and horse mackerel were closed, SUBPESCA 2009; SUBPESCA 2010a, b). In these simulations, two values for fishing effort were used: E=0.0 (no fishing) and E=4.0 (intensive exploitation).

In order to analyze bioindicators for the first ensemble, after each simulation run, community stability was calculated as the inverse of the temporal variability of total community biomass, measured as the variation coefficient of aggregated biomass of all the species (Worm and Duffy 2003). a second measure for the community stability was calculated as the number of species suffering extinction (i.e. biomass less than 1×10^{-30}) during dynamic simulations.

Later, normalized biomass size spectra (NBSS) were constructed following Blanco et al. (1994), adding up the biomasses of species whose average body mass falls in the same size class, on a geometric size scale. The normalized size spectrum was then obtained by averaging the biomass of each species across all time steps and then dividing the biomass of each size class (M) by its amplitude (ΔM). To calculate the NBSS parameters we used linear least squares regressions (Zar 1999) of aggregated biomass species against the mean body mass for each size class. Total biomass of the community was calculated directly from the data, and also from the area under the normalized biomass-size spectra from arbitrarily chosen log10 body sizes, between one and five by means of the integral under the curve, which equation is:

$$TotalBiomass(w_l, w_u) = \int_{w_l=1}^{w_u=5} a w^b dw = \left[\frac{a}{b+1} w^{b+1} \right]_1^5 \quad (\text{Eq. 14})$$

where a and b represents intercept and slope of the NBSS, and w the body size. The area under the curve method assumes a linear size spectrum (Platt et al. 1984; Blanco et al. 1994). In order to assess if the NBSS represents adequately the size structure of the community, we test the goodness of fit between the community biomass calculated using both approaches.

Cumulative relative biomass spectra along the trophic level (TL) gradient (Sosa-López et al. 2005) is obtained by summing up the biomass of each species after ordering by TL the whole set of species.

Related with the fishing in balance index (FiB; Pauly et al, 2000), a positive trend may be caused by an increase in the fishing effort or by an increase in the nutrients availability, which, in turn, leads to an increase in the productivity of the ecosystem and in landings. FiB is calculated as follow:

$$FiB_k = \log \left(\frac{Y_k * \left(\frac{1}{TE} \right)^{m*TLk}}{Y_0 * \left(\frac{1}{TE} \right)^{m*TL0}} \right) \quad (\text{Eq. 15})$$

where: $mTLk$ is the mean trophic level of landings for time k ; Y_k represents landings for time k ; TE is the transfer efficiency, specific to an ecosystem, set as 0.1.

For the second ensemble we calculated the mixed trophic impact, which is a measure of the relative impact of a change in the biomass of one component on other components of the system (Ulanowicz and Pucia, 1990). In the case of an increase in the abundance of the component we talk of a positive impact, in the case of a decrease in the abundance we talk of a negative impact. We present a variation of this bioindicator, where we fished one component of the system, assuming no take of other species in the system, and observe the impact on the other components of the system. This analysis allows us to observe the relative change between a continuous fishing scenario and a closed fishery.

$$q_{ij} = b_{i0} - b_{ij} \quad (\text{Eq. 16})$$

where b_{i0} represents the i 's biomass when none of the resources is being fished, b_{ij} represents the i 's biomass when the resource j is being fished, and q_{ij} is the net impact fishing the resource j upon the i component of the ecosystem.

Results

Most of the indicators calculated displayed a response to fishing effort (Fig. 2), with the exception in the community biomass stability and the cluster coefficient, which remained insensitive to changes in fishing effort. Even when the increase in fishing effort did not affect the stability of community biomass, the extinction probability increased (Fig 2b). Bioindicators displaying a response to fishing effort can be classified into two groups: (i) those that vary directly (species extinct, Fig 2b) or inversely (NBSS determination coefficient, Fig 2g) with fishing effort, and (ii) those that initially respond quickly to fishing effort, but later become insensitive presenting potential ecological thresholds (FiB index, Catch Mean Trophic Level, NBSS slope and Curve under NBSS, Figs 2d-f, h).

The catch mean TL (Fig. 2d) and the FiB index (Fig. 2e) decreased when fishing mortality increased. However, FiB index constantly remained with values <-0.4 .

The increase in fishing effort resulted in the steepening of the NBSS slope (more negative) (Fig 2f), and a reduction on both the determination coefficient (Fig. 2g) and the total community biomass estimated as the area under the NBSS curve (Fig. 2h).

Total community biomass reduces while increasing fishing effort. However, this reduction does not occur across all size ranges, since smaller size groups (phytoplankton, NT = 1.0) show a slight increase in biomass (Fig. 2i).

A constant drop in the biomass of the main fishing target species during the first 800 time steps (Fig. 3), at the same time as an increase in planktonic biomass. Thereafter, during the following 800 time steps (fisheries closure) biomass recovery was observed in all of the main fishing resources, as well as a reduction in plankton biomass. The speed of recovery was slightly lower than the rate of depletion, thus final biomass almost reached initial simulation values.

In all simulations with the fishing effort focus on one or two fishing target species, the abundance of other species (target and non-target species) in the ecosystem was affected. The majority of species were negatively affected (i.e.; the biomass level was lower than the obtained under a non-fishing scenario), and the negative effects were of greater magnitude

than positive effects (Figs 4 and 5). The indirect impacts on the other species of the system were of greater magnitude in the analysis carried out based on data from 1992 (Fig. 4) compared with analysis of 2009 data (Fig. 5).

Discussion

In our analysis we simulated only the effects of fisheries, thus our results are mainly based on a top-down approach. However, there is evidence which suggests that this type of trophic control can also influence the fluctuations taking place in small pelagic species due to bottom-up trophic control in the Central Chile upwelling system (Pedraza and Cubillos 2007; Neira et al. 2009). Here, we have not considered the effect of by-catch and discards, or the effects of fishing gears on benthic biota and habitats.

Fisheries can have a variety of impacts on ecosystems, such as a reduction in trophic level of catch (Pauly et al. 1998), a lower value of NBSS slope (Gislason and Rice, 1998; Bianchi et al., 2000), a reduction in total ecosystem biomass, in particular in populations of species of greater size (Steele and Schumacher, 2000), and a reduction in total community stability (Jennings and Kaiser, 1998). Almost all the indicators employed, (for example, Mean Trophic Level of Catch, NBSS slope, Fishing in Balance), behaved according to what is expected when fishing effort was increased. Probably, the only unclear result is the apparent contradiction between the two approaches used to calculate community stability, in terms of the variability of total community biomass (Fig. 2a) and of the number of possible extinctions (Fig. 2b), which could be explained if surviving species in the food web replace the species that have disappeared. In natural systems, this occurs when there are several species which occupy the same ecological niche and thus display ecological redundancy (Walker, 1992). In our model, any size species could be replaced by any other size species having a similar mean body size.

We observed a reduction in total community biomass, but also a redistribution of localized biomass within different size ranges and trophic levels, increasing the proportion of planktonic organisms and reducing the proportion of larger individuals. The decreasing

trend in abundance of species of commercial interest is directly explained by fishing effort. The changes observed in non-commercial species abundance are more complex. These can be explained by release of predation (when predators are extracted by fishing activity), release of competition (when competitors are removed by fishing activity), or by increased competition (when competitors are favored by release of predation or release of competition). The reduction in the abundance of commercial species, despite the increase in food supply (abundance of planktonic organisms and detritus), can easily lead to the domination of smaller-sized species with no commercial value that are not subjected to fishing pressures (Parrish 1995). It can also lead to the entrance of allochthonous species into the system, for which there is not necessarily a direct fishery. Concurrent with the increase in the abundance of jumbo squid, an allochthonous species to Central Chile and a mainly piscivorous predator, was a reduction in the availability and abundance of traditional fisheries such as southern hake, longtail hake (*Macruronus magellanicus*), and the cardinalfish (*Epigonus crassicaudus*) (Arancibia et al. 2007). However, Arancibia and Neira (2008) suggest that cannibalism in *M. gayi* is more important than predation by *D. gigas*.

The mean trophic level of the catch and of the entire community showed a decreasing trend from time steps 0 to 800, which suggests the process of “fishing down marine food webs” (Pauly et al. 1998). This is consistent with the negative values of the FiB index obtained for food webs, which indicate that fisheries have extracted so much biomass from the ecosystem that ecosystem function deteriorates (Pauly and Palomares 2005). The fishing down the food web is explained by the sequential replacement of species of high commercial value and trophic level, by species of low trophic level due to the collapse of the former (Pauly et al. 1998). This is coherent with the decrease in abundance of top predators and the relative increase in plankton. Arancibia and Neira (2005b) suggest that fishing down the food web has occurred in the coastal areas of Central Chile. Essington et al. (2006) consider an alternative mechanism to Pauly et al. (1998) to explain catch trophic level, known as “fishing through the marine food web”, which consists in the sequential addition of new fisheries of species of lower trophic level. In our analysis, there is evidence for catch reduction at all trophic levels. However, since our model discriminates according

to size, captured species of lower trophic level could belong to species of the same size not previously captured, thus both mechanisms could be working.

The NBSS slope values are in accordance with the prediction of decline in slope values with an increase in fishing effort (Gislason and Rice, 1998; Bianchi et al., 2000). However, the observed increase in the dispersion of the NBSS residuals (a lower r^2 , Fig. 7b), as well as the reduction in the capacity of the NBSS linear model to describe community size structure, reflects the gradual loss of community structure (Jennings and Kaiser, 1998), becoming further removed from equilibrium states (Quiñones, 1994; Rodriguez, 1994). In addition to the increase in residual dispersion, Gómez-Canchong et al. (2011) observed in the case of shrimp trawl fisheries, that discards and the mechanical action of the trawl modified the size structure of the community, making a linear model inadequate to describe those communities. In fact, Benoit and Rochet (2004) and Shin and Cury (2004) suggest that the effects of fishing are better captured with the curvature of the size spectrum than by its slope.

The bioindicators that present a potential ecological threshold, as we increase the fishing effort, first deployed a rapid shift to later become insensitive, show that these bioindicators are not good indicators of the fishing effort, however when they became insensitive they can show the ecosystem reach a point of no return, or a change to a different phase of the ecosystem.

Despite high recovery levels of various fisheries once the fishery is closed, this result should be handled with caution, for the following reasons: firstly, that recovery rate is slightly lower than the rate of initial depletion, and that the recovery period is slightly longer than that of active fishing; and secondly, in this model we do not consider the other effects of fisheries on communities and ecosystems (genetic structure, Jennings and Kaiser, 1998; size structure, Gómez-Canchong et al., 2011), which do not recover immediately after fishery closure. It is also necessary to assess the projected impacts of human activities and the environment on fishery recovery.

The analysis of the effects of fishing on only one species (Figures 4 and 5), shows that the effects on other species in the community vary from case to case. An assemblage of species is favored in each case, but in all simulations most species displayed decreased abundances and positive effects were always lower than negative effects. For example, the greatest impact observed on species that are not part of sea lion diet, comparing 1992 biomass (Figure 4) with 2009 biomass (Figure 5), can be explained by lower average connectance within the food web in 2009 after the runnings ($Con_{1992}=0.1315$ vs. $Con_{2009}=0.1047$). Thus, the effects on one node of the food web are less intense in nodes that are further away compared to the same situation in 1992. The observed effect on the other species in the food web is consistent with Yodzis (2001), in terms that indirect effects of fishing, such as the lack of predation or competition, make predicting the effects of fishing on the abundance of interacting species more difficult. This could explain why the declines of populations perceived as competitors of fisheries, may not necessarily have the desired effect, i.e., improve fishery yields. This is particularly relevant due to the increasing concern regarding the interaction of sea lions, *Otaria flavescens*, and fisheries (De la Torre et al. 2010). Our simulations show that extracting sea lions would negatively affect most species, probably with the exception of Chilean hake, which displayed a slight increase in abundance. A sea lion cull would therefore have a negative effect at population, ecosystem and fishery levels. Thus, removing sea lions to improve fisheries is not so clear cut, especially since interactions between species can generate food web-mediated reactions that are difficult to predict using a two-species approach.

Cury et al. (2000) put forward the hypothesis that small pelagic fish could exert “wasp-waist” control in upwelling ecosystems. Thus their removal would impact the entire food web. In our simulations, changes in the abundance of small pelagic fish (common sardine and anchovy) affected the abundances of all species in the food web, with more important effects on higher trophic levels (Fig. 11), making the wasp-waist trophic control asymmetrical. The presence of microbial webs, important in the transfer of matter and energy in the coastal upwelling system of Central Chile (Quiñones et al., 2010), and gelatinous species, that could be significant under certain environmental conditions (Gonzalez et al., 2000, 2004), could reduce the impact of changes in the abundance of small

pelagic fish on the primary productivity of the system. This is consistent with the hypothesis of Vargas et al. (2007) that in the Humboldt Current System a multivorous food web is in occurrence (Legendre and Rassoulzadegan, 1996).

Pedraza and Cubillos (2007) indicate that density-dependent mechanisms could be important in the population dynamics of both species (sardine and anchovy) of small pelagic in central south Chile. When we simulated the effect of only fishing adult individuals of small pelagics, juveniles were favored, due to the reduction in competition and reduction in cannibalism, supporting Pedraza and Cubillos (2007).

Despite the fact that the current status of sardines is “healthy”, given the mixed character of its aggregations, and considering that the anchovy resource is considered to be in a rather “critical” state, our results support the recommendation by the Chilean Fishing Authority (SUBPESCA 2009) to take on a conservative approach in establishing sardine quotas in 2011. Even more so when our results suggest that the other species indirectly affected by this fishery are mackerel and common hake, resources that are currently considered to be already on a “critical” state. This exposes an issue that is not normally considered within single-species management, we should not rely only on reducing fishing mortality for a given species, but the current status of the other species with which it interacts (prey, predators, and competitors) should be also regarded. In fact, when reviewing the reasons suggested for the collapse of Chilean fisheries, the effects mediated through the food web are not often mentioned. The only exception is the analysis of the impact of jumbo squid on demersal fisheries, in particular Chilean hake (Arancibia et al., 2007). This signals that unfortunately fisheries in Chile have been fundamentally managed with a single-species approach.

References

Arana P., Arredondo M., Silva N., Venturini V. (1993) Evaluación directa del stock de langostino colorado en la zona centro-sur. Final Report of Project FIP 93-05.

Arancibia, H., and S. Neira. 2005a. Modelling the predation of common hake (*Merluccius gayi*) by jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in central Chile (33–39°S). ICES CM 2005/BB: 16, 16 pp.

Arancibia, H., and S. Neira. 2005b. Long-term changes in the mean trophic level of Central Chile fishery landings. *Sci. Mar.*, 69 (2): 295-300

Arancibia H, Barros M, Neira S, Markaida U, Yamashiro C, Icochea L, Salinas C, Cubillos L, Ibáñez Ch, León R, Pedraza M, Acuña E, Cortés A, Kesternich V (2007) Informe Final Proyecto FIP 2005-38. Análisis del impacto de la jibia en las pesquerías chilenas de peces demersales. Universidad de Concepción/Universidad Católica del Norte, 299 pp. + Anexos.

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

Baird, M.E. 2010. Limits to prediction in a size-resolved pelagic ecosystem model. *Journal of Plankton Research*, 32(8):1131-1146.

Beddington JR, Agnew DJ, Clark CW (2007) Current Problems in the Management of Marine Fisheries. *Science* 316: 1713-1716.

Bianchi G, Gislason H, Graham K, Hill L, Jin X, Koranteng K, Manickchand-Heileman S, Payá I, Sainsbury K, Sanchez F, Zwanenburg K (2000) Impact of fishing on size composition and diversity of demersal fish communities. *ICES J Mar Sci* 57:558-571.

Blanco JM, Echevarría F, García C (1994) Dealing with size spectra: some conceptual and mathematical problems. *Sci Mar* 58:17-29.

Brose U, Williams RJ, Martinez ND (2006a) Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecol Lett* 9:1228-1236.

Brose U, Berlow EL, Martinez ND (2005a) Scaling up keystone effects from simple to complex ecological networks. *Ecol Lett* 8:1317-1325.

Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85:1771–1789.

Casey, J.M. & Myers, R.A. 1998. Near Extinction of a Large, Widely Distributed Fish . *Science* 281(5377): 690-692.

Christensen, V., Pauly, D., 1992. ECOPATH II. A software for balancing steady state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecol. Model.* 61, 169– 185.

Christensen, V., Pauly, D., 1995. Fish production, catches and the carrying capacity of the world oceans. *Naga* 18 (3), 34–40.

Cury P, Shannon L, Shin Y (2003) The functioning of marine ecosystems: a fisheries perspective. In: Sinclair M, Valdimarsson G (eds) *Responsible fisheries in the marine ecosystem*, FAO, Rome, pp 103-123.

Daneri, G., Dellarossa, V., Quiñones, R., Jacob, B., Montero, P., Ulloa, O., 2000. Primary production and community respiration in the Humboldt Current System off Chile and associated oceanic areas. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 197, 41– 49.

de la Torriente, A., Quiñones, R. A., Miranda-Urbina, D. A., and Echevarría, F. 2010. South American sea lion and spiny dogfish predation on artisanal catches of southern hake in fjords of Chilean Patagonia. – *ICES Journal of Marine Science*, 67: 294–303.

FAO, 1995. World fishery production. Supplement of the FAO Yearbook of Fishery Statistics, vol. 76. 35 pp.

FAO (1996) Precautionary approach to capture fisheries and species introductions. *FAO Technical Guidelines for Responsible Fisheries 2*,FAO.

Fossing, H., Gallardo, V.A., Jbrgensen, B.B., Hqttel, M., Nielsen, L.P., Schulz, H., Canfield, D.E., Forster, S., Glud, R.N., Gundersen, J.K., Kqver, J., Ramsing, N.B., Teske, A., Thamdrup, B., Ulloa, O., 1995. Concentration and transport of nitrate by the mat-forming sulphur bacterium *Thioploca*. *Nature* 374, 713–715.

García SM (1996) The Precautionary Approach to Fisheries and its Implications for Fishery Research, Technology and Management: An Updated Review. In: FAO. *Precautionary approach to fisheries. Part 2: scientific papers*. FAO Fisheries Technical Paper 350 (2): 6-55. Rome, FAO.

Gislason H, Rice J (1998) Modelling the response of size and diversity spectra of fish assemblages to changes in exploitation. *ICES J Mar Sci* 55:362–370.

GLFA. General Law of Fishing and Aquaculture. Law No. 18.892 of 1989 and its modifications, Laws No. 19.079 and 19.080 both of 1991. In Spanish “Ley General de Pesca y Acuicultura (LGPA).

González-Laxe F (2005) The precautionary principle in fisheries management. *Marine Policy* 29:495-505.

Hilborn, R., 2006. Faith-based Fisheries. *Fisheries* 31, 554–555.

Hückstädt, L. A., and Antezana, T. 2003. Behaviour of the southern sea lion (*Otaria flavescens*) and consumption of the catch during purse-seining for jack mackerel (*Trachurus symmetricus*) off central Chile. *ICES Journal of Marine Science*, 60: 1–9.

Hückstädt, L. A., Rojas, C. P., and Antezana, T. 2007. Stable isotope analysis reveals pelagic foraging by the southern sea lion in central Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 347: 123–133.

Hutchings JA (2000) Collapse and recovery of marine fishes. *Nature* 406:882-885.

Jackson JBC, Kirby MX, Berger WH, Bjorndal KA, Botsford LW, Bourque BJ, Bradbury RH, Cooke R, Erlandson J, Estes JA, Hughes TP, Kidwell S, Lange CB, Lenihan HS, Pandolfi JM, Peterson CH, Steneck RS, Tegner M, Warner RR (2001) Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293:629-638.

Kimura, 1977 D.K. Kimura, Logistic model for estimating selection ogives from catches of codends whose gives overlap, *J. Cons. Ciem.* 38 (1977) (1), pp. 116–119.

Link JS, Stockhausen WT, Methratta ET (2005) Food-web theory in marine ecosystems. In: A. Belgrano A, Scharler U, Dunne JA, Ulanowicz RE (eds) *Aquatic Food Webs: an ecosystem approach*, Oxford University Press, New York, pp 98–113.

Longhurst, A. 2007. Doubt and certainty in fishery science: Are we really headed for a global collapse of stocks?. *Fisheries Research* 86:1–5

McCann K, Hastings A (1998) Re-Evaluating the Omnivory-Stability Relationship in Food Webs. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 264(1385):1249-1254.

McCann K, Yodzis P (1994) Biological Conditions for Chaos in a Three-Species Food Chain. *Ecology* 75:561-564.

Methratta, E.T. & Link, J.S. 2006. Evaluation of quantitative indicators for marine fish communities. *Ecological Indicators* 6: 575–588.

Micheli F, Halpern BS, Botsford LW, Warner RR (2004) Trajectories and Correlates of Community Change in No-Take Marine Reserves. *Ecol Appl* 14(6):1709-1723.

Neira, S., Arancibia, H., Cubillos, L., 2004. Comparative analysis of trophic structure of commercial fishery species off central Chile in 1992 and 1998. *Ecological Modelling* 172 (2–4), 233–248.

Neira, S., 2008. Assessing the Effects of Internal (Trophic Structure) and External (Fishing and Environment) Forcing Factors on Fisheries of Central Chile: Basis for an

Ecosystem Approach to Fisheries. Ph.D. Thesis, University of Cape Town, Cape Town, South Africa.

Neira, S., Moloney, C.L., Cury, P., Mullon, C. & Christensen, V. 2009. Mechanisms affecting recovery in an upwelling food web: The case of the southern Humboldt. *Progress in Oceanography*, 53: 404–416.

Paloheimo, J. E., and E. Cadima. 1964. Excerpts from "On statistics of mesh selection". ICNAF Ann. Meet. Doc., No. 98.

Parrish, R.H., 1995. Laternfish heaven: the future of world fisheries? *Naga ICLARM Q.* 18 (3), 7–9.

Pauly D, Christensen V, Dalsgaard J, Froese R, Torres Jr FC (1998) Fishing down marine food webs. *Science* 279:860-863.

Pauly D, Christensen V, Walters C (2000) Ecopath, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES J Mar Sci* 57:697–706.

Pauly, D & Palomares, M.L. 2005. Fishing down marine food webs: it is far more pervasive than we thought. *Bulletin of Marine Science* 76(2): 197-211.

Pedraza, M.J., Cubillos, L.A. 2007. Population dynamics of two small pelagic fish in the central-south area off Chile: delayed density-dependence and biological interaction. *Environmental Biology of Fishes*.

Pitcher TJ, Pauly D (1998) Rebuilding ecosystems, not sustainability, as the proper goal of fishery management. In: *Reinventing Fisheries Management* (eds Pitcher TJ, Hart PJB, Pauly D), Fish and Fisheries Series 23, Kluwer Academic Press, Netherlands, pp. 311–329.

Platt T, Denman K (1977) Organization in the pelagic ecosystem. *Helgol Wiss Meeresunters* 30:575–581.

Platt T, Lewis MR, Geider R (1984) Thermodynamics of the pelagic ecosystem: Elementary closure conditions for biological production in the open ocean. *Flows of energy and materials in marine ecosystems: Theory and practice*. NATO Conference Series 4, Mar Sci 13:49-84.

Polovina, J.J., 1984. Model of a coral reef ecosystem I. The ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals. *Coral Reefs* 3 (1), 1–11.

Poulin, F.J. & Franks, P.J.S. 2010. Size-structured planktonic ecosystems: constraints, controls and assembly instructions. *Journal of Plankton Research*, 32(8): 1121-1130.

Rice, J.C., Rochet, M.-J. 2005. A framework for selecting a suite of indicators for fisheries management. *ICES Journal of Marine Science* 62, 516–527.

Sachs J (2008) *Common Wealth: Economics for a Crowded Planet*. Penguin Press HC, USA. 400 p.

Shannon L J, Coll M, Yemane D, Jouffre D, Neira S, Bertrand A, Diaz E, Shin Y-J (2010) Comparing data-based indicators across upwelling and comparable systems for communicating ecosystem states and trends. *ICES J Mar Sci* 67: 807–832.

Sosa-Lopez A, Mouillot D, Do Chi T, Ramos Miranda J. 2005. Ecological indicators based on trophic rank distributions of fish biomass: an application to the Terminos coastal lagoon, Mexico. *ICES Journal of Marine Science* 62: 453-458.

Sparre P & SC Venema. 1995. *Introduction to tropical fish stock assessment*. Pt. 1: Manual. FAO Fish. Tech. Pap. 306.1 Rome, Italy. 427 p.

Steele, J.H. and Schumacher, M. 2000. Ecosystem structure before fishing. *Fish. Res.* 44, 201-205.

SUBPESCA. 2009. Cuota global anual de captura para las unidades de pesquería de anchoveta (*Engraulis ringens*) y sardina común (*Strangomera benticki*) V a X regiones, año 2010. Informe técnico (RPESQ) 106-2009.

SUBPESCA. 2010a. Suspensión temporal del acceso en la unidad de pesquería de merluza común (*Merluccius gayi gayi*) entre la IV región y el paralelo 41°28,6'L.S. 2010-2011. Informe técnico (RPESQ) 040-2010.

SUBPESCA. 2010b. Suspensión temporal de acceso a las unidades de pesquería de jurel V a IX regiones, 2010-2011. Informe técnico (RPESQ) 049-2010.

Ulanowicz, R.E. & Puccia, C.J. 1990: Mixed trophic impacts in ecosystems. – *Coenoses* 5: 7-16.

Walker, B.H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, 6(1):18-23

Williams RJ, Martinez ND (2000) Simple rules yield complex food webs. *Nature* 404:180–183.

Williams RJ, Martinez ND (2004a) Limits to trophic levels and omnivory in complex food webs: theory and data. *Am Nat* 163:458-468.

Williams RJ, Martinez ND (2004b) Stabilization of chaotic and non-permanent food web dynamics. *Eur Phys J B* 38:297–303.

Worm B, Duffy E (2003) Biodiversity, productivity and stability in real food webs. *Trend Ecol Evol* 18(12):628-632.

Worm B, Barbier EB, Beaumont N, Duffy JE, Folke C, Halpern BS, Jackson JBC, Lotze HK, Micheli F, Palumbi SR, Sala E, Selkoe KA, Stachowicz JJ, Watson R. (2006) "Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services". *Science*, 314 (5800): 787-790.



Worm B., Hilborn R., Baum J., Branch T.A., Collie J.S., Costello C., Fogarty M.J., Fulton E.A., Hutchings J.A., Jennings S., Jensen O.P., Lotze H.K., Mace P.M., MacClanahan T.R., Minto C., Palumbi S.R., Parma A.M., Ricard D., Rosenberg A.A., Watson R. & Zeller D. 2009. Rebuilding Global Fisheries. *Science* 325:578-585.

Yodzis P, Innes S (1992) Body size and consumer-resource dynamics. *Am Nat* 139:1151–1175.

Yodzis, P. 2001. Must top predators be culled for the sake of fisheries? *Trends in Ecology & Evolution* 15(2):78-84.

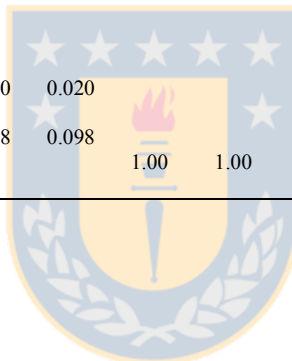


Table 1. Input parameters for functional groups of the model upwelling system of Central Chile. j: juveniles; a: adults. (Data taken from Neira et al. 2004).

Functional group	Scientific name (age group)	B_i (tkm ⁻²)	TL_i
1. Sea lion	<i>Otaria flavescens</i>	0.030	4.23
2. Chilean hake (j)	<i>Merluccius gayi</i> (0–3)	4.827	3.40
3. Chilean hake (a)	<i>Merluccius gayi</i> (4+)	4.487	3.54
4. Pilchard (j)	<i>Strangomera bentincki</i> (0)	4.620	2.14
5. Pilchard (a)	<i>Strangomera bentincki</i> (1+)	6.970	2.14
6. Anchovy (j)	<i>Engraulis ringens</i> (0)	3.120	2.14
7. Anchovy (a)	<i>Engraulis ringens</i> (1+)	5.230	2.14
8. Carrot prawn (j)	<i>Pleuroncodes monodon</i> (0)	0.665	2.00
9. Carrot prawn (a)	<i>Pleuroncodes monodon</i> (1+)	0.799	2.00
10. Yellow prawn	<i>Cervimunida johni</i>	0.416	2.00
11. Horse mackerel	<i>Trachurus symmetricus</i>	13.790	3.99
12. Black conger	<i>Genypterus maculatus</i>	0.212	3.05
13. Rattail fish	<i>Coelorhynchus Aconcagua</i>	0.256	3.05
14. Big-eye flounder	<i>Hipoglossina macrops</i>	0.286	3.05
15. Cardinal fish	<i>Epigonus crassicaudus</i>	0.780	3.84
16. Pacific sand perch	<i>Prolatilus jugularis</i>	0.759	3.90
17. Skates	<i>Raja spp.</i>	0.436	3.00
18. Copepods		48.956	2.62
19. Euphausiids		73.627	2.98
20. Phytoplankton		112.107	1.00
21. Detritus		100.000	1.00

Table 2. Diet composition of predators in the model upwelling system of Central Chile, 1992. (Taken from Neira et al. 2004). J = juvenile; a = adult.

Prey/Predator	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1. Sea lion																			
2. Chilean hake (j)	0.246	0.08	0.215									0.013				0.065			
3. Chilean hake (a)	0.254		0.014									0.036							
4. Pilchard (j)	0.065	0.13	0.035																
5. Pilchard (a)	0.105	0.133	0.100																
6. Anchovy (j)	0.035	0.215	0.039																
7. Anchovy (a)	0.066	0.08	0.110																
8. Carrot prawn (j)		0.030	0.110									0.004	0.034	0.015				0.002	
9. Carrot prawn (a)		0.011										0.107	0.105	0.310				0.210	
10. Yellow prawn			0.021									0.002		0.018				0.023	
11. Horse mackerel	0.162		0.017																
12. Black conger	0.004																		
13. Rattail fish			0.006																
14. Big-eye flounder														0.001					
15. Cardinal fish	0.063																		
16. Pacific sand perch																			
17. Skates																			
18. Copepods				0.020	0.020	0.020	0.020											0.112	0.650
19. Euphausiids		0.197	0.802									0.983			0.500	0.679			
20. Phytoplankton				0.098	0.098	0.098	0.098											0.800	0.350
21. Detritus								1.00	1.00	1.00									
Imports		0.124	0.010	0.278	0.010							0.017	0.838	0.861	0.656	0.500	0.256	0.765	0.088



Figures

Figure 1. Study area, the upwelling ecosystem of Central Chile (33°S - 39°S).

Figure 2. Behaviour of the various indicators when fishing effort applied to the food web of the upwelling system of Central Chile is increased,. (a) Community Biomass Stability; (b) Number of “extinct” species; (c) Cluster coefficient; (d) mean trophic level of the catch; (e) Fishing in Balance index; (f) slope and (g) determination coefficient of the Normalized Biomass Size-Spectrum (NBSS); (h) integral under the NBSS curve; and (i) Cumulative relative biomass spectra along the gradient of trophic level, lines were smoothed using the least squares method, each line represents a level of fishing effort (F). Initial biomasses correspond to the biomass of each functional group in 1992, when almost all resources were healthy (with the only exception of red shrimp, that was under recovery regime).

Figure 3. Time series showing the trend for the biomass of the main functional groups (target species and plankton) during a period of intense fishing ($t = 1$ to 800), followed by a no take period ($t = 800$ to 1600). The initial biomasses correspond to 1992, when all resources were healthy. Each timestep represents approximately one day.

Figure 4. Mixed trophic impacts in the upwelling system of Central Chile. The figure shows the impacts of fishing on the main fisheries resources of the system (fish group “Y” axis) across all functional groups (impacted group “X” axis). Positive impacts are above the line,

negative impacts below the line. The initial biomasses are from 1992, when all resources were healthy.

Figure 5. Mixed trophic impacts in the upwelling system of Central Chile (33°S - 39°S). The figure shows the impacts caused by the fishing of each of the principal resource groups in the system (fished group “Y” axis) across all functional groups (impacted group “X” axis). Positive impacts are above the line, negative impacts are below the line. The initial biomass are from 2009, when 3 out of the 4 principal resources were in a critical state.



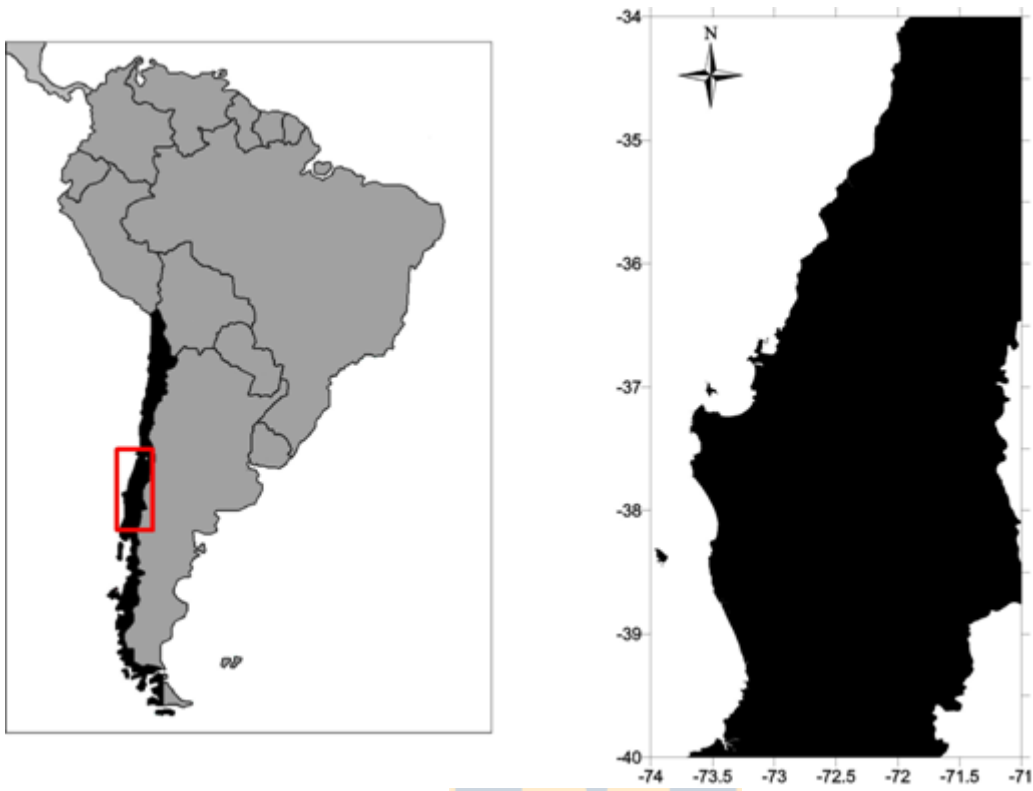
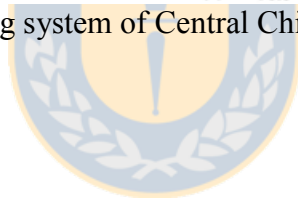


Figure 1. Study area, the upwelling system of Central Chile (33°S - 39°S).



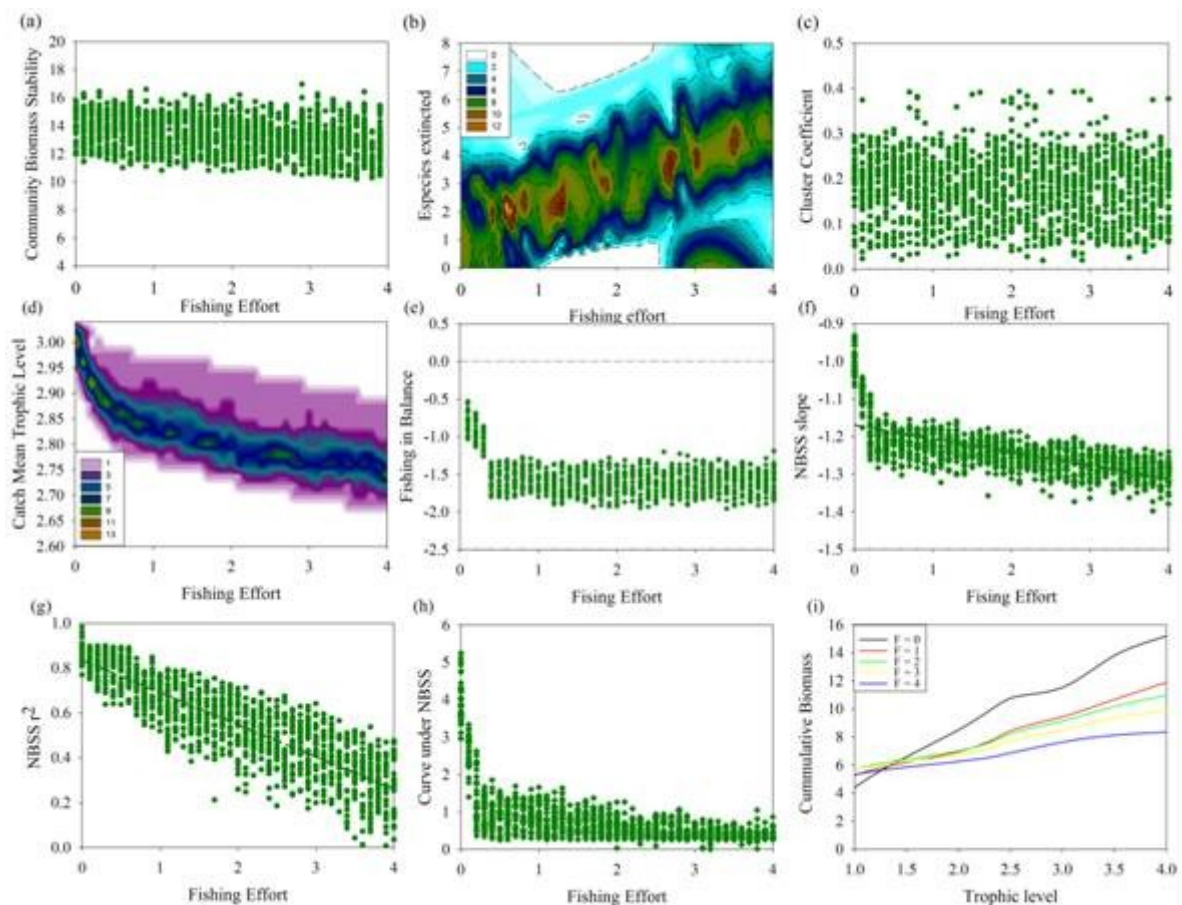


Figure 2. Behaviour of the various indicators when fishing effort applied to the food web of the upwelling system of Central Chile is increased. (a) Community Biomass Stability; (b) Number of “extinct” species; (c) Cluster coefficient; (d) mean trophic level of the catch; (e) Fishing in Balance index; (f) slope and (g) determination coefficient of the Normalized Biomass Size-Spectrum (NBSS); (h) integral under the NBSS curve; and (i) Cumulative relative biomass spectra along the gradient of trophic level, lines were smoothed using the least squares method, each line represents a level of fishing effort (F). Initial biomasses correspond to the biomass of each functional group in 1992, when almost all resources were healthy (with the only exception of red shrimp, that was under recovery regime).

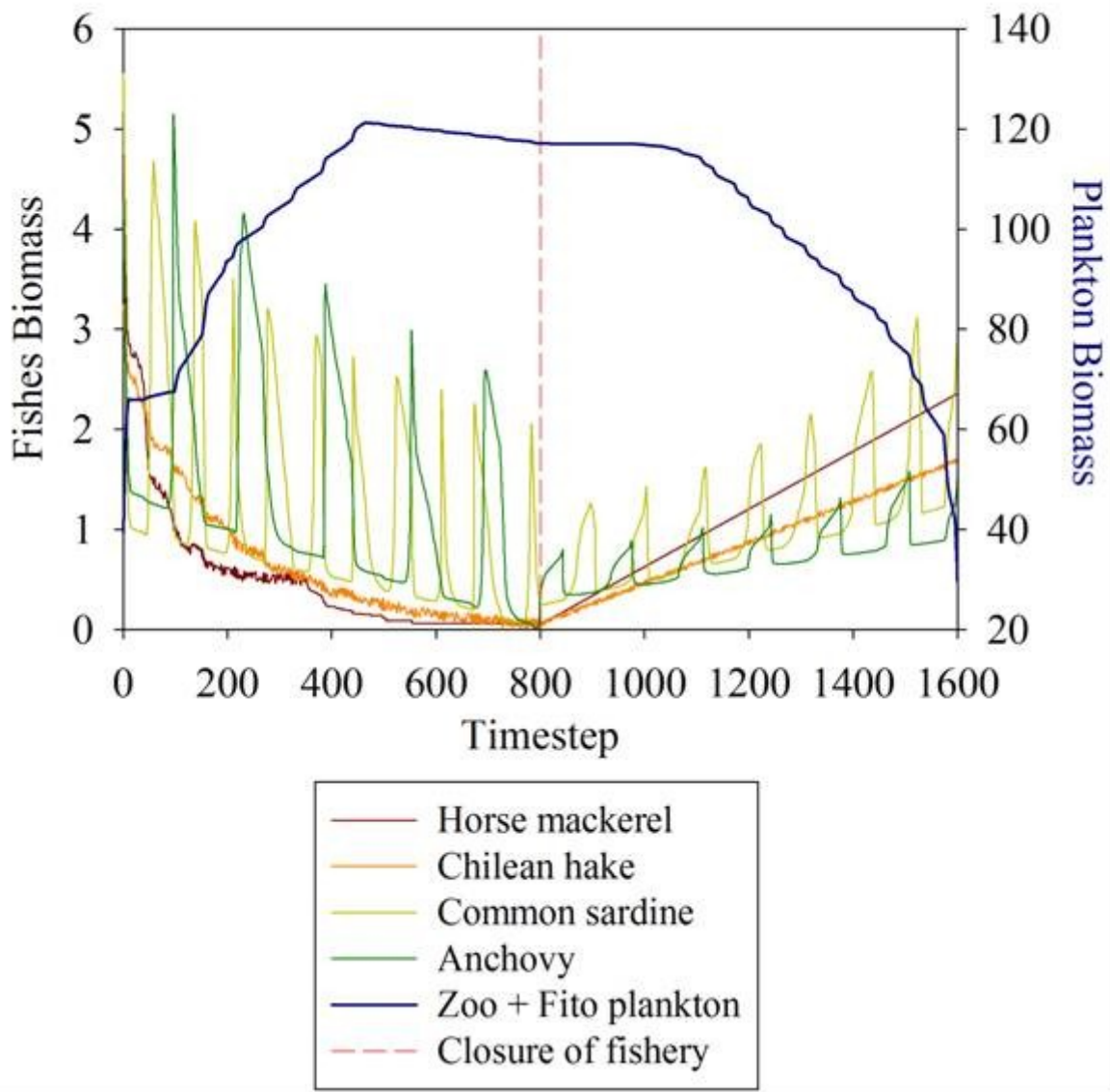


Figure 3. Time series showing the trend for the biomass of the main functional groups (target species and plankton) during a period of intense fishing ($t = 1$ to 800), followed by a no take period ($t = 800$ to 1600). The initial biomasses correspond to 1992, when all resources were healthy. Each timestep represents approximately one day.

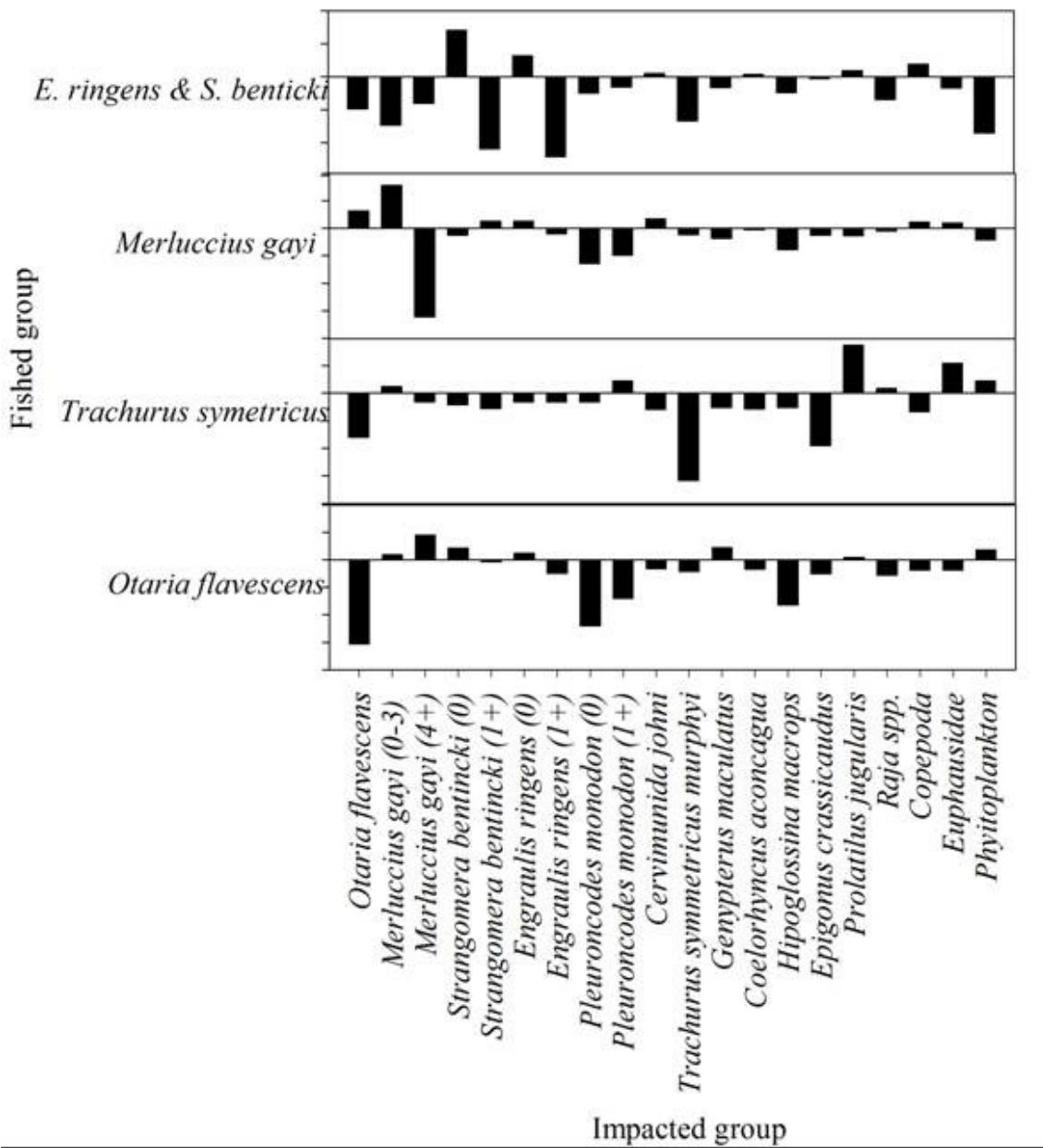


Figure 4. Mixed trophic impacts in the upwelling system of Central Chile. The figure shows the impacts of fishing on the main fisheries resources of the system (fish group “Y” axis) across all functional groups (impacted group “X” axis). Positive impacts are above the line, negative impacts below the line. The initial biomasses are from 1992, when all resources were healthy.

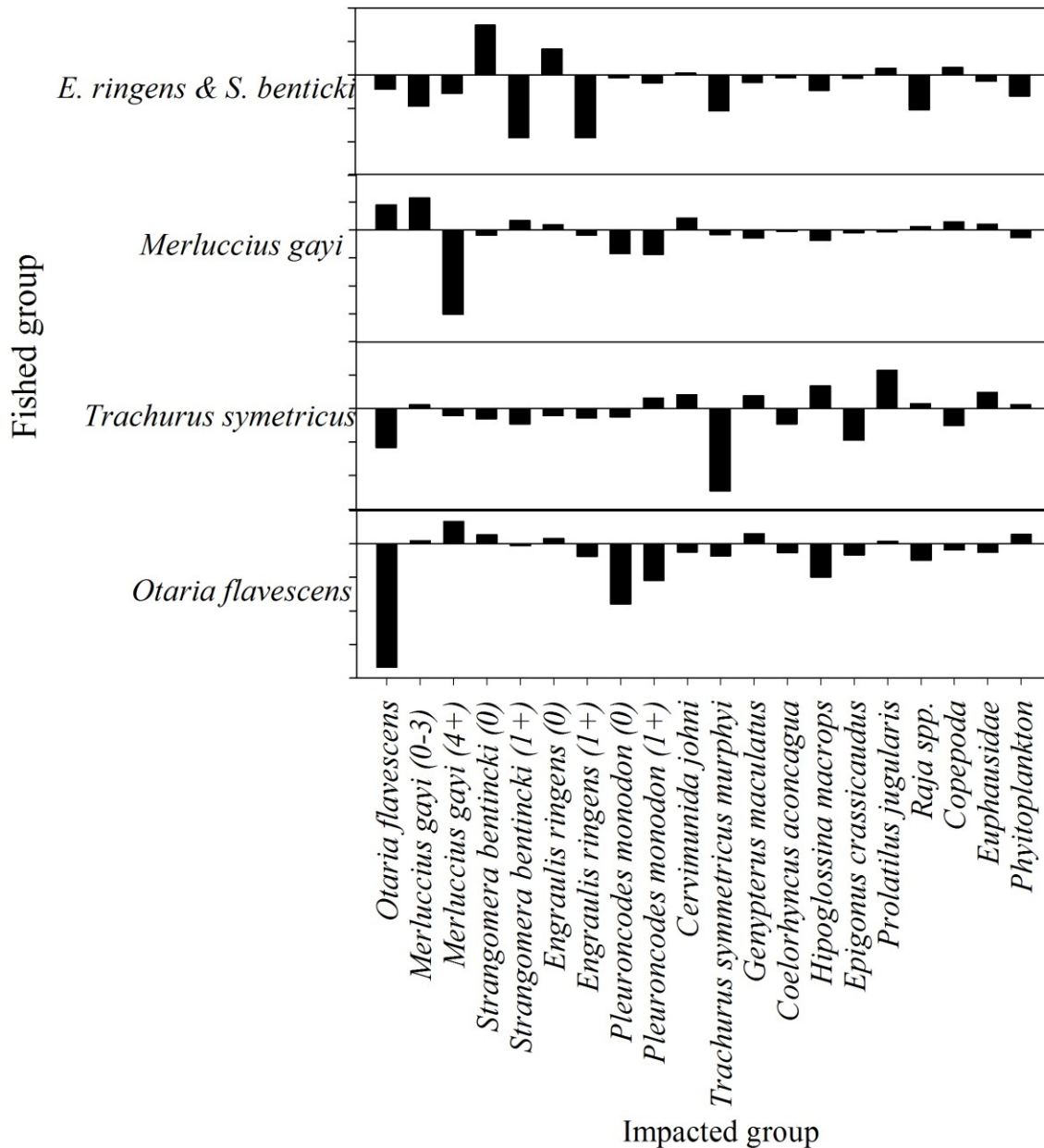


Figure 5. Mixed trophic impacts in the upwelling system of Central Chile (33°S - 39°S). The figure shows the impacts caused by the fishing of each of the principal resource groups in the system (fished group “Y” axis) across all functional groups (impacted group “X” axis). Positive impacts are above the line, negative impacts are below the line. The initial biomass are from 2009, when 3 out of the 4 principal resources were in a critical state.

4.4.- Capítulo 4. Son realmente necesarios los dos parámetros del espectro de tamaño de biomasa?

Título: Are the two biomass size spectrum coefficients necessary when designing ecosystem indicators?

Autores: **Paúl Gómez-Canchong**, José M. Blanco y Renato A. Quiñones

Estatus: Enviado a *Ecological Indicators*.

Resumen:

Se evalúa la relación entre los coeficientes del espectro de tamaños, b (pendiente) y a (intercepto), primero empleando un enfoque teórico, y posteriormente, dos enfoques basados en moldeación: (i) comunidades invariables en el tiempo generadas aleatoriamente, y (ii) redes tróficas virtuales variando en el tiempo. Además, los resultados fueron comparados contra evidencia empírica derivada de trabajos publicados previamente. Existe una relación natural, puramente estadística, entre los dos coeficientes, la cual depende del número total de individuos en el sistema. Sin embargo, cuando las comunidades cambian a través del tiempo, no existe una única relación entre los dos coeficientes de los espectros de tamaño, lo cual posiblemente se debe a la variación en la abundancia y/o riqueza total de la comunidad. Esto es importante cuando se diseñan indicadores ecosistémicos basados en los espectros de tamaño, especialmente si consideramos que la mayoría de las perturbaciones que afectan los ecosistemas (por ejm. pesca y polución) tienden a reducir la riqueza y la abundancia, cambiando así la relación entre los coeficientes a y b . En tales casos, no es apropiado asumir que los coeficientes de los espectros de tamaño están correlacionados.

Elsevier Editorial System(tm) for Ecological Indicators
Manuscript Draft

Manuscript Number:

Title: Are the two biomass size spectrum coefficients necessary when designing ecosystem indicators?

Article Type: Research Paper

Keywords: Biomass size spectrum
bio-energetic model
Linear Biomass Hypothesis
virtual food-webs

Corresponding Author: Dr. Paul G. Gomez-Canchong, Ph.D.

Corresponding Author's Institution: Center for Oceanographic Research in the eastern South Pacific

First Author: Paul G. Gomez-Canchong, Ph.D.

Order of Authors: Paul G. Gomez-Canchong, Ph.D.; Jose M Blanco, Ph.D.; Renato A Quiñones, Ph.D.

Abstract: We assessed the relationship between the Size Spectrum coefficients, b (slope) and a (intercept), first taking a theoretical approach, and subsequently, two modeling approaches: (i) randomly generated time-invariable communities, and (ii) virtual food-webs changing over time. In addition, the results were compared with empirical evidence derived from previously published work. There is a natural, purely statistical, relationship between the two coefficients, which depends on the total number of individuals in the system. However, when communities change throughout time, there is no single relationship between the two Size Spectrum coefficients, which is possibly due to the variation in total community abundance and/or richness. This is important when designing ecosystem indicators based on biomass Size Spectra, especially considering that most disturbances affecting ecosystems (e.g. fishing, pollution) tend to reduce richness and abundance, thus changing the relationship between a and b . In such cases, it is not appropriate to assume correlation between Size Spectrum coefficients.

Dr.
F. Müller
Editor in Chief
Ecological Indicators

Dear Dr. Müller,

Please find attached the manuscript entitled “*Are the two biomass size spectrum coefficients necessary when designing ecosystem indicators?*” by Paúl Gómez-Canchong, Renato A. Quiñones, and Jose María Blanco, which we would appreciate you considering for publication as a Research Paper in *Ecological Indicators*.

The biomass size spectra coefficients have been used as ecological indicators in ecology and fisheries science (e.g. Shin et al. 2005, 2010, Graham et al. 2005, Stobberup et al. 2005, Duplisea & Castonguay 2006, Petchey & Belgrano 2010, Rochet & Benoit 2011). In order to use the Size Spectra parameters as ecosystem indicators and/or components of more complex indicators, it is necessary to assess their properties and especially to determine whether they are independent of each other. In this manuscript, we conducted an analysis to determine whether the slope and intercept of the Size Spectrum are correlated using theoretical analysis and modeling. In addition, the results were compared with empirical evidence derived from previously published work.

The manuscript provides evidence that there is a natural, purely statistical relationship between the slope and the intercept of the normalized biomass size spectrum, which depend on the total number of individuals in the system. However, when communities change over time, there is no single relationship between the Size Spectrum coefficients, possibly due to the variation in total community abundance throughout time. This is important when designing ecosystem indicators because most disturbances affecting ecosystems (e.g. fishing, pollution) tend to reduce the richness and the abundance of individuals in the system. In such cases, it is not appropriate to assume correlation between Size Spectrum coefficients.

We believe that these issues will be of interest to the readership of *Ecological Indicators*.

We hope our findings merit a positive review.

Paúl Gómez-Canchong
Department of Oceanography
Center for Oceanographic Research in the eastern South Pacific
University of Concepcion
P.O.Box 160-C
Concepcion, Chile
Phone: +56 41 2726505
E-mail: paulgomez@udec.cl
www.copas.udec.cl

References

- Duplisea, D.E. & Castonguay, M. (2006). Comparison and utility of different size based metrics of fish communities for detecting fishery impacts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63: 810-820.
- Graham, N.A.J., Dulvy, N.K., Jennings, S., and Polunin, N.V.C. (2005) Size spectra as indicators of fishing effects on coral reef fish assemblages. *Coral Reefs*, 24 (1). pp. 118-124.
- Petchey, O. L. & A. Belgrano. 2010. Body-size distributions and size-spectra: universal indicators of ecological status?. *Biol. Lett.* doi:10.1098/rsbl.2010.0240
- Rochet M.J. & E. Benoît. 2011. Fishing destabilizes the biomass flow in the marine size spectrum *Proc. R. Soc. B* doi:10.1098/rspb.2011.0893
- Shin, Y-J., Rochet, M-J., Jennings, S., Field, J. G., and Gislason, H. 2005. Using size-based indicators to evaluate the ecosystem effects of fishing. – *ICES Journal of Marine Science*, ; 62(3) : 384-396
- Shin, Y-J., Shannon, L. J., Bundy, A., Coll, M., Aydin, K., Bez, N., Blanchard, J. L., Borges, M. F., Diallo, I., Diaz, E., Heymans, J. J., Hill, L., Johannesen, E., Jouffre, D., Kifani, S., Labrosse, P., Link, J. S., Mackinson, S., Masski, H., Mo'llmann, C., Neira, S., Ojaveer, H., Ould Mohammed Abdallahi, K., Perry, I., Thiao, D., Yemane, D., and 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: 692–716.
- Stobberup, K. A., Inejih, C. A. O., Traore', S., Monteiro, C., Amorim, P., and Erzini, K. 2005. Analysis of size spectra off northwest Africa: a useful indicator in tropical areas? e *ICES Journal of Marine Science*, 62: 424e429.

Highlights

The relationship between the slope (a) and intercept (b) of the size spectra is analyzed

Theoretical/statistical analysis, virtual food-webs and published data are used

The relationship between a and b varies according to community richness and abundance

a and b are necessary when designing ecological indicators based on size spectra



19 ABSTRACT

20 We assessed the relationship between the Size Spectrum coefficients, b (slope) and a
21 (intercept), first taking a theoretical approach, and subsequently, two modeling approaches:
22 (i) randomly generated time-invariable communities, and (ii) virtual food-webs changing
23 over time. In addition, the results were compared with empirical evidence derived from
24 previously published work. There is a natural, purely statistical, relationship between the
25 two coefficients, which depends on the total number of individuals in the system. However,
26 when communities change throughout time, there is no single relationship between the two
27 Size Spectrum coefficients, which is possibly due to the variation in total community
28 abundance and/or richness. This is important when designing ecosystem indicators based
29 on biomass Size Spectra, especially considering that most disturbances affecting
30 ecosystems (e.g. fishing, pollution) tend to reduce richness and abundance, thus changing
31 the relationship between a and b . In such cases, it is not appropriate to assume correlation
32 between Size Spectrum coefficients.

33
34 *Keywords:* Biomass size spectrum, bio-energetic model, Linear Biomass Hypothesis,
35 virtual food-webs.

36
37 **Abbreviations**

38
39 NBSS, Normalized Biomass Size Spectrum; NSS, Number Size Spectrum; TL-M, Trophic
40 Level Body Mass

41

42

43 **1. Introduction**

44

45 The Size Spectrum is a two-dimensional graphical representation of ecological pyramids
46 (Cousins, 1985), and has been recommended as an alternative way to describe the trophic
47 state of aquatic ecosystems and energy flows within food webs (e.g. Rodriguez and Mullin,
48 1986; Sprules and Munawar, 1986; Dickie et al., 1987; Gaedke, 1993). This approach
49 provides the possibility of analyzing global properties of the ecosystem, without studying
50 the diversity of organisms within it (Blanco et al., 1994). Size spectrum research has shown
51 that, in the absence of major disturbances, community size distributions present clear
52 regularities (Sheldon et al., 1972; Platt, 1985; Quiñones, 1994).

53

54 The coefficients of the Size Spectrum, slope (b) and intercept (a) have been proposed as
55 quantitative indices of ecosystem structure (Sprules and Munawar, 1986). Many authors
56 suggest the use of size spectrum slope as an indicator of the level of impact on a given
57 ecosystem due to pollution (de Bruyn et al., 2002), habitat modification (Robson et al.,
58 2005), or exploitation, especially when adopting an Ecosystem Approach to Fisheries (e.g.
59 Shin et al., 2005; Jennings and Dulvy, 2005) (see Table 1 for more examples). The
60 intercept, in contrast, has usually been ignored or proposed as an indicator of total biomass
61 in the ecosystem (Sprules and Munawar, 1986). Indeed, some authors have proposed the
62 use of the midpoint height (Daan et al., 2005), rather than using Size Spectra a to
63 characterize spectra. The use of the midpoint height is supposed to remove the influence of
64 empirical correlations observed between b and a (Rice and Gislason, 1996; Daan et al.,
65 2005).

66

67 In order to use Size Spectra parameters as ecosystem indicators and/or components of more
68 complex indicators, it is necessary to assess their properties and especially to determine
69 whether they are independent of each other or whether they present some level of
70 correlation.

71
72 In this article we determine whether the slope (b) and intercept (a) of the Size Spectrum are
73 correlated using four approaches: (i) theoretical analysis, (ii) using virtual communities
74 randomly generated based only on statistical considerations, (iii) using virtual food-webs
75 changing over time following a dynamic bio-energetic model, and (iv) exploring the
76 relationship between these two coefficients in previously published empirical Size Spectra.

77

78 **2. Material and methods**

79 *2.1. Theoretical background*

80 Sheldon et al. (1972) postulated the Linear Biomass Hypothesis, which stated that the
81 biomass in a pelagic community is distributed uniformly across the different size classes.
82 Platt and Denman (1977, 1978) and Silvert and Platt (1978) developed mathematically this
83 hypothesis by means of β , a biomass density function based on the size of organisms.
84 Therefore, the amount of biomass contained in the size class defined by organisms having
85 sizes w_l and w_u can be calculated as follows (Platt and Denman, 1977, 1978):

$$86 \quad B(w_l, w_u) = \int_{w_l}^{w_u} \beta(w) dw \quad (1)$$

87 Sheldon's Linear Biomass Hypothesis states that:

$$88 \quad B(w, kw) = c \quad \text{if } k > 1 \quad (2)$$

89 where k is a geometric constant which represents the amplitude of each size class and c is a
 90 constant that depends on k and the total amount of biomass in the ecosystem. β is an
 91 allometric function aw^b , and only meets the previous condition ($B = c$) if $b = -1$. The non-
 92 dimensional slope b is an indicator of the proportion of the biomasses between consecutive
 93 size classes, which is constant in this case, (Blanco et al., 1994) i.e.:

$$94 \quad c = \int_w^{kw} aw^{-1}dw = \left[a \ln w \right]_w^{kw} = a \ln k \quad (3)$$

95 where a , is a coefficient expressed in the same units than numerical abundance, which
 96 indicates the amount of biomass averaged over a size range whose limits present a
 97 geometric progression. a is proportional to the total biomass in the ecosystem (Sprules and
 98 Munawar, 1986).

99 In the case when b is different than -1 , a more complex expression is obtained:

$$100 \quad c = \int_w^{kw} aw^b dw = \left[\frac{a}{b+1} w^{b+1} \right]_w^{kw} = \frac{a(k^{b+1} - 1)}{b+1} w^{b+1} \quad (4)$$

101 in this case the biomass in a geometric scale is not insensitive to body size and diminishes
 102 when w increases if $b < -1$ or increases with w if $b > -1$ and, therefore, the total biomass in
 103 the ecosystem is inversely related to the absolute value of b .

104

105 Assuming that the minimum size of organisms is w_0 and the maximum is infinite, if $b \geq -1$
 106 then biomass is infinite; whereas if $b < -1$, then the total biomass is (Blanco et al., 1994):

$$107 \quad B = -\frac{a}{b+1} w_0^{b+1} \quad (5)$$

108 Therefore, the total biomass is directly related to a and inversely related to the absolute
 109 value of b . From which we can deduce that a change in one of the coefficients can be
 110 compensated by an opposite change in the other, keeping constant the total biomass in the
 111 ecosystem.

112
 113 Given a size structured system, we can also define an abundance density function ϕ where
 114 the number of individuals (N) included between the w_l and w_u sizes is (Blanco et al., 1994):

$$115 \quad N(w_l, w_u) = \int_{w_l}^{w_u} \phi(w) \quad (6)$$

116 Now, considering that (Platt and Denman, 1978):

$$117 \quad \phi(w) = \frac{\beta(w)}{w} \quad (7)$$

118 where ϕ is also an allometric function, $\phi(w) = aw^{b-1}$, and accepting the premise that there is
 119 a non-zero minimum size in our system ($w_0 > 0$), then despite total biomass not always
 120 being constrained when $b \leq -1$, the total number of individuals is always constrained
 121 regardless of b :

$$122 \quad N = \int_{w_0}^{+\infty} \phi(w) = \int_{w_0}^{+\infty} aw^{b-1} = \left[\frac{a}{b} w^b \right]_{w_0}^{+\infty} = -\frac{a}{b} w_0^b \quad (8)$$

123 If we use relative units so that the smaller individual size is 1 ($w_0 = 1$), then the relationship
 124 between the total number of individuals and the two coefficients of the Size Spectrum is:

125
$$N = -\frac{a}{b} \quad (9)$$

126 If a system also meets Sheldon's Linear Biomass Hypothesis ($b = -1$), then the total
 127 number of individuals in the system is equal to a .

128 In conclusion, the total number of individuals in a system is directly proportional to a and
 129 inversely proportional to b .

130 *2.2. Statistical model*

131 Nineteen size classes geometrically arranged in base 2 were established along the x-axis.
 132 The width of class ranged from 2 to 262144 in arbitrary units. We generate 10^4 replicas of
 133 10^6 individuals per replica. The body size ω of each individual was simulated with a
 134 random sample by the expression:

135
$$\gamma = \frac{1}{N} \int_{w_0}^{\omega} \phi(w) dw \quad (10)$$

136 where γ is a random variable uniformly distributed (0, 1). Equation 10 can be solved for ω
 137 in the following way:

138
$$\gamma = \frac{1}{N} \int_{w_0}^{\omega} a w^{b-1} dw = \frac{1}{N} \left[\frac{a}{b} w^b \right]_{w_0}^{\omega} = \frac{a}{bN} (\omega^b - w_0^b) \quad (11)$$

139 and solving for ω ,

140
$$\omega = \left(w_0^b + \frac{bN}{a} \gamma \right)^{\frac{1}{b}} \quad (12)$$

141 Considering a hypothetical system that meets the Sheldon's Linear Biomass Hypothesis
142 ($b = -1$), with relative units to measure body size ($w_0 = 1$), for every random value we
143 choose for γ , we have a randomly chosen individual of size:

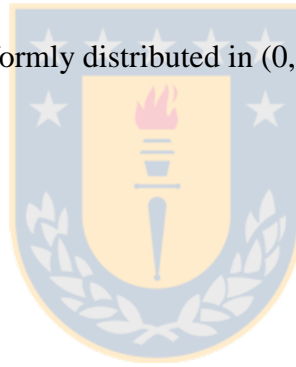
$$144 \quad \omega = \left(1^{-1} + \frac{-N}{a} \gamma \right)^{-1} = \frac{1}{1 - \frac{N}{a} \gamma} \quad (13)$$

145 in this case $N = a$, so the above expression reduces to:

$$146 \quad \omega = \frac{1}{1 - \gamma} \quad (14)$$

147 and, because the variable γ is uniformly distributed in $(0, 1)$, is equivalent to $1 - \gamma$, then:

$$148 \quad \omega = \frac{1}{\gamma} \quad (15)$$



149
150 Once we generate one million individuals, these were classified by size in an octave scale
151 (i.e. base-2 logarithm scale) and a Normalized Biomass Size Spectrum (NBSS) was built
152 according to Blanco et al. (1994). In the randomly generated communities, the only
153 constrain is that $b = -1$, in other words spectra conforming Sheldon's Linear Biomass
154 Hypothesis.

155

156 *2.3. Dynamic bio-energetic model*

157 The food-web models were built considering virtual size species. It is important to note that
 158 in this formulation a size species corresponds to an aggregation of individuals of the same
 159 body size, independent of their taxonomy. The population dynamics within these food-
 160 webs follows a model based on bioenergetic and allometric reasoning, which involves
 161 parameterizing a model using power functions of individual body mass (Yodzis and Innes,
 162 1992). The model has been updated by Brose et al. (2005a, 2006a) with new allometric
 163 coefficients (Brown et al., 2004) and extended to multispecies systems (Williams and
 164 Martinez, 2004). Changes in relative biomass densities of primary producer (Eq. 16) and
 165 consumer (eq. 17) species are described as follow:

$$B_i' = r_i(M_i)G_iB_i - \sum_{j=\text{consumers}} \frac{x_j(M_j)y_jB_jF_{ji}(B)}{e_{ji}f_{ji}} \quad (16)$$

$$B_i' = -x_i(M_i)B_i + \sum_{j=\text{resources}} x_i(M_i)y_iB_iF_{ji}(B) - \sum_{j=\text{consumers}} \frac{x_j(M_j)y_jB_jF_{ji}(B)}{e_{ji}f_{ji}} \quad (17)$$

166 In these equations, B_i is the biomass of population i , r_i is i 's mass-specific maximum
 167 growth rate, M_i is the body mass of individuals within population i , G_i is i 's logistic
 168 net growth rate of producers, where $G_i = 1 - (B_i/K)$ and K is i 's carrying capacity, x_i is
 169 i 's mass-specific metabolic rate, y_i is i 's maximum consumption rate relative to its
 170 metabolic rate, e_{ij} is i 's assimilation efficiency when consuming population j .

171
 172 The functional response, F_{ij} , describes the fraction of i 's maximum consumption rate
 173 achieved by consuming species j :

$$F_{ij} = \frac{\varpi_{ij}B_j^h}{B_0^h + c_iB_iB_0^h + \sum_{k=\text{resources}} \varpi_{ik}B_k^h} \quad (18)$$

174

175 where ϖ_{ij} is the weight factor representing the proportion (0-1) of i 's attack rate
176 targeted to prey j , B_0 is the half-saturation density, h is the Hill coefficient (Real,
177 1977) and c quantifies predator interference. The predator-interference term in the
178 denominator quantifies the degree to which individuals within population i interfere
179 with one another's consumption activities, which reduces i 's per capita consumption
180 if $c>0$ (Beddington, 1975; DeAngelis et al., 1975; Skalski and Gilliam, 2001).

181
182 We calculated the average body masses of populations depending on their trophic
183 level according to:

$$\log_{10} M_i = TL^d + rsd \quad (19)$$

185 where d is the exponent of the relationship between the trophic level and the body
186 mass (TL-M slope) of each species, and rsd is a stochastic variable that is randomly
187 sampled from a normal distribution (mean = 1, sd = 2). This calculation implies that
188 predators are most often bigger than their prey, which is consistent with the structure
189 of pelagic systems, where body-size is considered to be the main constraint on the
190 predator's ability to catch its prey (Lundvall et al., 1999; Cury et al., 2003), unlike
191 what happens in terrestrial systems, where predators of higher trophic levels are able
192 to feed on prey of greater body-size but lower trophic level. For greater detail on the
193 model see Brose et al. (2005, 2006) and Berlow et al. (2009).

194
195 A sufficiently high number of size species is required to ensure that the use of mean
196 body size of the size species adequately represents the individual size distribution of
197 the community. If we increase the number of populations to be infinite, both

198 formulations must converge (Gómez-Canchong, 2011). In order to determine an
199 appropriate number of size species to be used we ran 1680 simulations over 800 time
200 steps, 20 for each number of size species from 7 to 90 (Fig. 1). We observed that
201 increasing the number of size species over 40 has no effect on the simulation outputs
202 (NBSS coefficients). Taking this into consideration, we decided to use networks with
203 70 size species.

204 We ran 10^4 simulations over 800 time steps. A time step represents the turnover rate
205 of a phytoplankton cell, which corresponds approximately to one day. For each run,
206 we generated a niche model food-web, assigning random initial biomass densities to
207 populations while systematically varying the following food-web variables:
208 connectance (from 0.075 to 0.250), functional response type (hill coefficients from a
209 uniform distribution between 1 and 2), the strength of predator interference (c_i from a
210 uniform distribution between 1 and 2), the metabolic types of size species
211 (invertebrates or ectothermal vertebrates), and the carrying capacity (logistic growth)
212 of the producer size species (k from 0.5 to 3.5). The spectra generated using virtual
213 food-webs were not constrained to $b = -1$ in the initial biomass assignment.

214
215 When comparing among the different food-webs, the first quarter of the time steps of
216 each simulation run was not taken into account in the construction of the NBSS to
217 avoid transient dynamics implications. Choosing biomass densities over this time
218 period allowed initial transient dynamics to settle down, and captured inherent
219 variability among runs, thus increasing consistency with empirical studies (Brose et
220 al., 2006a). Prior work by Berlow et al. (2009) demonstrated that the length of the
221 time-series is sufficient for obtaining stable mean biomass densities from populations

222 that are independent from initial biomass densities. On the contrary, the first quarter
223 of the time steps of each simulation run was taken into account when analyzing the
224 relationship between both coefficients in each food-web over time.

225
226 We also analyzed the behavior of the NBSS coefficients in some selected time series
227 by calculating the NBSS for each time step. At each time step, we calculated the total
228 biomass of the community from the area below the NBSS from arbitrarily chosen
229 \log_{10} body-sizes, between one and five relative units, by means of the integral under
230 the curve:

231
$$TotalBiomass(wl, wu) = \int_{wl=1}^{wu=5} aw^b dw = \left[\frac{a}{b+1} w^{b+1} \right]_1^5 \quad (20)$$

232

233 *2.4. Results from published Size Spectra*

234 We reviewed references in which Size Spectra data were available, especially those
235 including spatial and temporal variability. We calculated the correlation between the
236 spectra coefficients in each study. Studies where only commercial species, and not the
237 whole fish assemblage were sampled, were not taken into account. The spectra analyzed
238 corresponded to NBSS or number Size Spectra (NSS). Both Size Spectra are equivalent if
239 the former is arranged on an octave scale and the latter on an arithmetic scale (Platt and
240 Denman, 1978). When a or b were not directly reported we obtained them graphically from
241 figures using image analysis software.

242

243

244 3. Results

245

246 In the statistical model, we observed a strong correlation between a and b ($R^2 = 0.9806$;
247 Fig. 2a) due only to statistical factors. The frequency of the values obtained for both
248 coefficients followed a normal distribution (Figs 2b and 2c), b with a mean value of -1.00
249 and a standard deviation of 0.02 , and $\log a$, with a mean value of 5.84 and a standard
250 deviation of 0.04 .

251

252 The virtual food-webs modeling also showed that both NBSS coefficients were inversely
253 correlated when comparing different food-webs (Fig. 3). This relationship presented two
254 states according to the value of the b coefficient:

255 (i) communities with ($b < -1$): in these cases the relationship between the NBSS b and a
256 presented a strong correlation (Fig. 3; Correlation = -0.8806 ; p-value <0.0001); and,

257 (ii) communities with NBSS ($b > -1$), which represent flatter biomass pyramids, which
258 according to Makarieva et al (2004), are more unstable than steeper biomass pyramids. In
259 these cases, they also presented strong correlations between the b and a coefficients (Fig. 3;
260 Correlation = -0.9082 ; p-value <0.0001).

261

262 We found a similarly strong inverse relationship between the b and a of the NBSS when
263 tracking the relationship throughout the time series of individual food-webs (see Fig. 4a-b
264 for examples). Surprisingly, we also found some communities whose NBSS lacked a
265 relationship between the b and a coefficients (see Fig. 4c for an example). Interestingly, all
266 of the latter cases were food-webs with either a type II functional response or with a $b > -1$.

267 However, not all food webs with type II functional responses or with $b > -1$ lacked a
268 relationship between both coefficients.

269
270 Empirical results reported in the literature (Tables 2 and 3), show that in most cases - both
271 comparing among sites and over time- there was a negative correlation between the NBSS
272 b and a (e.g. Macpherson et al., 2002; Binduo and Xianshi, 2005), although there were also
273 cases where this correlation was positive (e.g. Rodriguez and Mullin, 1986; Sprules and
274 Munawar, 1986) or where b and a of the Size Spectra were not correlated (e.g. Quiroga et
275 al., 2005; Dimech et al., 2008). This lack of correlation was almost exclusively observed
276 when comparing Size Spectra from different places (Table 2), in other words, when
277 comparing between different communities.

278

279 **4. Discussion**

280 In the statistical model (Fig. 2), the number of replicas was sufficient to obtain the expected
281 value of b according to Sheldon's Linear Biomass Hypothesis. On the contrary, the $\log a$
282 mean value did not reach six (i.e. the expected base-10 logarithm of the million individuals
283 generated in each replica). This is due to the effect of transforming the continuous spectrum
284 into discrete size classes and pooling the organisms into each size class; the narrower the
285 size classes the closer to six $\log a$ will be. Nevertheless, the sampling program (or the
286 generation of individuals by the model) should be more intensive to avoid too many
287 "empty" size classes. In other words, while the b estimate from observations in size classes
288 present no bias, the a estimate always is an underestimation of the real value.

289

290 The results of the dynamic modeling confirm the results of the statistical model, because
291 they show that Size Spectra of food webs changing over time tend to present a strong
292 correlation between the two Size Spectrum coefficients (Fig. 4). In addition, the results of
293 the virtual food-webs modeling (Fig. 3) also display a strong correlation when comparing
294 the coefficients among food webs with different link structure (who eats whom), suggesting
295 that changes in the link structure are unable to affect the relationship between the two
296 spectrum coefficients. Only a change in b is able to modify this relationship (i.e. if b
297 is $>$ or $<$ than -1). A slope change with more positive b values ($b > -1$) produces an
298 important change in the shape of the biomass pyramid, because beyond this threshold the
299 biomass pyramid becomes inverted; in other words, biomass would be larger at the top of
300 the pyramid than at its base. The existence of inverted biomass pyramids seems
301 paradoxical, since in a closed ecosystem, each trophic level of the energy pyramid is
302 roughly 10% of the level below it (Odum, 1971; Pauly and Christensen, 1995). Therefore,
303 and inverted biomass pyramid should be very unstable and unable to persist for long.

304
305 The dynamic modeling results (Figs 3 and 4) also suggest that communities presenting
306 steeper negative b do not have a lesser amount of community biomass; but biomass is lower
307 in larger size classes and higher in smaller size classes. On the contrary, flatter size
308 distributions can reduce the total biomass of the community when the value of b crosses the
309 -1.0 threshold, becoming less negative, and eventually transforming the size distribution
310 into an inverted biomass pyramid with a consequently lower level of stability (Makarieva et
311 al., 2004). Our simulations also show that when the producers in the system maintain
312 constant carrying capacity, increments in a of the NBSS take place while b decreases, even
313 when community biomass remains constant. Total community biomass is more associated

314 with the area under the NBSS (i.e. the integral below the NBSS) than with the a coefficient
315 (Fig. 4). However, this relationship is lost when the NBSS does not adequately represent
316 the size structure (i.e. low correlation coefficient) in some extreme cases (e.g. extinction of
317 all individuals in a size class), or when the TL-M slope presents values close to zero. The
318 lack of NBSS linearity precludes the use of the integral under the NBSS (Platt and
319 Denman, 1977, 1978) or the height of the Size Spectrum (Daan et al., 2005) to estimate
320 ecosystem biomass.

321

322 The correlation between a and b was very high (Fig. 2a), indicating a functional
323 relationship between both coefficients, which was expected because all the samples came
324 from virtual communities where $a = -bN$ and the number of individuals (N) is the same.
325 However, based on our results from the dynamic modeling of virtual food-webs and on the
326 analysis of empirical spectra reported in the literature, we observe that there is not a unique
327 relationship between both coefficients, and consequently it is not proper to assume that they
328 are necessarily correlated. Mathematically, we found that in all size structured systems
329 there is a relationship between a and b , which is exactly the total number of individuals in
330 the system. If the a/b ratio is different between two communities, this means that the total
331 abundance (and probably biomass) should be also different. Therefore, we cannot expect
332 communities with different richness to exhibit the same relationship between the two
333 coefficients. Something that we had already seen when reviewing the empirical data
334 published on Size Spectra (Tables 2 and 3), is that the b and a are mostly correlated in Size
335 Spectra from the same community over time and not necessarily when comparing or
336 pooling data from different sites. This is important when designing ecosystem indicators

337 based on biomass Size Spectra, especially considering that most disturbances affecting
338 ecosystems resilience (e.g. fishing, pollution) tend to reduce the richness and the abundance
339 of individuals in the system, changing the relationship between a and b .

340

341 The relationship between both NBSS coefficients reported by Daan et al. (2005) and
342 observed in our modeling approaches (Figs 2 to 4) seems to be a special case when several
343 factors remain constant, but it is not the rule when describing the size structure of marine
344 communities. However, in all cases involving only fish assemblages under fishing pressure
345 (Tables 2 and 3), strong negative correlations were found between the b and a coefficients.

346 It is important to remark that when working only with fish assemblages, the analysis is
347 restricted to a narrow range of sizes, and all organisms possess common production
348 efficiencies (Boudreau and Dickie, 1992). Dickie et al. (1987) classified b of these
349 assemblages of species with similar production efficiencies as “secondary slopes”, and
350 suggested that at this secondary scaling level, ecological principles (e.g. fishing effects)
351 control the size structure of the community.

352

353 Several authors have proposed that fishing makes the b of the Size Spectrum steeper (i.e.
354 more negative) because fishing selectively removes larger individuals and reduces survival
355 (Gislason and Rice, 1998; Bianchi et al., 2000). Obviously, this is based on the assumption
356 that the linearity of the spectrum is not lost. However, ecosystems which are far from
357 steady state can display non-linear normalized biomass-spectra (Quiñones, 1994;
358 Rodriguez, 1994) and high levels of fishing may cause the size distribution of the biota to
359 be drastically modified (Jennings and Kaiser, 1998). On the other hand, Benoit and Rochet
360 (2004), Shin and Cury (2004) and Gómez-Canchong et al. (2011) suggest that fishing

361 effects may be better captured by the curvature of the Size Spectrum than by its b .
362 Consequently, it is important to explore the use of non-linear Size Spectra (e.g. Pareto
363 distribution) as a tool for analyzing community dynamics in heavily fished ecosystems.
364

365 In conclusion, there is a natural, purely statistical, relationship between the slope and the
366 intercept of the normalized biomass size spectrum, which depend on the total number of
367 individuals in the system. However, when communities change over time, there is no single
368 relationship between the two Size Spectrum coefficients, possibly due to the variation in
369 total community abundance throughout time. This is important when designing ecosystem
370 indicators based on biomass Size Spectra, especially considering that most disturbances
371 affecting ecosystems (e.g. fishing, pollution) tend to reduce the richness and the abundance
372 of individuals in the system, changing the relationship between a and b , and consequently
373 in such cases, it is not appropriate to assume correlation between Size Spectrum
374 coefficients.

375

376 **Acknowledgements**

377 This research was funded by the COPAS-Sur Austral Program (Programa Bicentenario de
378 Ciencia y Tecnología Grant PFB-31/2007, CONICYT, Chile).

379

380

381
382
383
384
385
386
387
388
389
390
391
392
393
394
395
396
397
398
399
400
401
402
403
404
405
406
407
408
409
410
411
412
413

References

- Bartkiw, S., Boldt, J., Livingston, P., Walters, G., Hoff, G., 2007. Indicators of size diversity in the eastern Bering Sea. ICES CM 2007/E:21.
- Beddington, J.R., 1975. Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency. *J. Anim. Ecol.* 44, 331–340.
- Benoit, E., Rochet, M.J., 2004. A continuous model of biomass size spectra governed by predation and the effects of fishing on them. *J. Theor. Biol.* 226, 9–21.
- Berlow, E.L., Dunne, J.A., Martinez, N.D., Stark, P.B., Williams, R.J., Brose, U., 2009. Simple prediction of interaction strengths in complex food webs. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 106, 187-191.
- Bianchi, G., Gislason, H., Graham, K., Hill, L., Jin, X., Koranteng, K., Manickchand-Heileman, S., Payá, I., Sainsbury, K., Sanchez, F., Zwanenburg, K., 2000. Impact of fishing on size composition and diversity of demersal fish communities. *ICES J. Mar. Sci.* 57, 558-571.
- Binduo, X., Xianshi, S., 2005. Variations in fish community structure during winter in the southern Yellow Sea over the period 1985–2002. *Fish. Res.* 71, 79-91.
- Blanco, J.M., Echevarría, F., García, C., 1994. Dealing with size spectra: some conceptual and mathematical problems. *Sci. Mar.* 58, 17-29.
- Blumenshine, S.C., Lodge, D.M., Hodgson, J.R., 2000. Gradient of fish predation alters body size distributions of lake benthos. *Ecology* 81(2), 374-386.
- Borgmann, U., 1983. Effect of somatic growth and reproduction on biomass transfer up pelagic food web as calculated from particle-size-conversion efficiency. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44, 136–140.
- Borgmann, U., 1985. Predicting the effect of toxic substances on pelagic ecosystems. *Sci. Total Environ.* 44, 111-121.
- Borgmann, U., 1987. Models on the shape of, and biomass flow up, the biomass size-spectrum. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44(suppl.2), 136-140.
- Borgmann, U., Whittle, D.M., 1983. Particle-size-conversion efficiency and contaminant concentrations in Lake Ontario biota. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40, 328-336.
- Boudreau, P.R., Dickie, L.M., Kerr, S., 1991. Body-size spectra of production and biomass as system-level indicators of ecological dynamics. *J. Theor. Biol.* 152, 329-339.
- Boudreau, P.R., Dickie, L.M., 1992. Biomass spectra of aquatic ecosystems in relation to fisheries yield. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49, 1528-1538.

414 Brose, U., Berlow, E.L., Martinez, N.D., 2005. Scaling up keystone effects from simple to complex
415 ecological networks. *Ecol. Lett.* 8, 1317-1325.

416 Brose, U., Williams, R.J., Martinez, N.D., 2006. Allometric scaling enhances stability in complex
417 food webs. *Ecol. Lett.* 9, 1228-1236.

418 Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M., West, G.B., 2004. Toward a metabolic
419 theory of ecology. *Ecology* 85, 1771–1789.

420 Camacho, J., Sole, R.V., 2001. Scaling in ecological size spectra. *Europhys. Lett.* 55(6), 774–780.

421 Choi, J.S., Mazumder, A., Hansell, R.I.C., 1999. Measuring perturbation in a complicated,
422 thermodynamic world. *Ecol. Model.* 117, 143–158.

423 Cousins, S.H., 1985. Ecologists build pyramids again. *New Scientist.* 106, 50-54.

424 Cury, P., Shannon, L., Shin, Y., 2003. The functioning of marine ecosystems: a fisheries
425 perspective, in: Sinclair, M., Valdimarsson, G., (Eds.), *Responsible fisheries in the marine*
426 *ecosystem*, FAO, Rome, pp. 103-123.

427 Daan, N., Gislason, H., Pope, J.G., Rice, J.C., 2005. Changes in the North Sea fish community:
428 evidence of indirect effects of fishing?. *ICES J. Mar. Sci.* 62, 177-188.

429 de Bruyn, A.M.H., Marcogliese, D.J., Rasmussen, J.B., 2002. Altered body size distributions in a
430 large river fish community enriched by sewage. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59, 818–828.

431 DeAngelis, D.L., Goldstein, R.A., O'Neill, R.V., 1975. A model for trophic interactions. *Ecology*
432 56, 881–892.

433 Dickie, L.M., Kerr, S.R., Boudreau, P.R., 1987. Size-dependent processes underlying regularities in
434 ecosystem structure. *Ecol. Monogr.* 57, 233–250.

435 Dimech, M., Camilleri, M., Hiddink, J.G., Kaiser, M.J., Ragonese, S., Schembri, P.J., 2008.
436 Differences in demersal community structure and body-size spectra within and outside the
437 Maltese Fishery Management Zone (FMZ). *Sci. Mar.* 72(4), 669-682.

438 Drgas, A., Radziejewska, T., Warzocha, J., 1998. Biomass Size Spectra of Near-Shore Shallow-
439 Water Benthic Communities in the Gulf of Gdansk (Southern Baltic Sea). *Mar. Ecol.* 19(3), 209-
440 228.

441 Echevarría, F., Carrillo, P., Jimenez, F., Sanchez-Castillo, P., Cruz-Pizarro, L., Rodriguez, J., 1990.
442 The size-abundance distribution and taxonomic composition of plankton in an oligotrophic, high
443 mountain lake (La Caldera, Sierra Nevada, Spain). *J. Plankton Res.* 12 (2), 415-422.

444 Gaedke, U., 1993. Ecosystem analysis based on biomass-size distributions: a case study of a
445 plankton community in a large lake. *Limnol. Oceanogr.* 38, 112-127.

446 Gislason, H., Rice, J., 1998. Modelling the response of size and diversity spectra of fish
447 assemblages to changes in exploitation. *ICES J. Mar. Sci.* 55, 362–370.

448 Gobert, B., 1994. Size structures of demersal catches in a multispecies multigear tropical fishery.
449 Fish. Res. 19, 87-104.

450 Gómez-Canchong, P. 2011. Stability and resilience in marine communities: an allometric approach.
451 Ph. D. Thesis, Department of Oceanography, University of Concepción, Chile. 245pp.

452 Gómez-Canchong, P., Quiñones, R.A., Manjarrés, L.M. 2011. Size structure of a heavily fished
453 benthic/demersal community by shrimp trawling in the Colombian Caribbean Sea. Lat. Am. J.
454 Aquat. Res. 39(1), 43-55

455 Jennings, S., Dinmore, T.A., Duplisea, D.E., Warr, K.J., Lancaster, J.E., 2001. Trawling disturbance
456 can modify benthic production processes. J. Anim. Ecol. 70, 459–475.

457 Jennings, S., Dulvy, N.K., 2005. Reference points and reference directions for size-based indicators
458 of community structure. ICES J. Mar. Sci. 62, 397-404.

459 Jennings, S., Kaiser, M.J., 1998. The effects of fishing on marine ecosystems. Adv. Mar. Biol. 34,
460 201–352.

461 Lundvall, D., Svanbäck, R., Persson, L., Byström, P., 1999. Size-dependent predation in piscivores:
462 interactions between predator foraging and prey avoidance abilities. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 56,
463 1285–1292.

464 Macpherson, E., Gordo, A., García-Rubies, A., 2002. Biomass Size Spectra in Littoral Fishes in
465 Protected and Unprotected Areas in the NW Mediterranean. Estuar. Coast. Shelf Sci. 55, 777–
466 788.

467 Macpherson, E., Gordo, A., 1996. Biomass spectra in benthic fish assemblages in the Benguela
468 system. Mar. Ecol. Prog. Ser. 138, 27–32.

469 Makarieva, A.M., Gorshkov, V.G., Li, B.L., 2004. Body size, energy consumption and allometric
470 scaling: a new dimension in the diversity-stability debate. Ecol. Complex. 1, 139-175.

471 McAbendroth, L., Ramsay, P.M., Foggo, A., Rundle, S.D., Bilton, D.T., 2005. Does macrophyte
472 fractal complexity drive invertebrate diversity, biomass and body size distributions?. Oikos 111,
473 279-290.

474 Moloney, C.L., Field, J.G., 1985. Use of particle-size data to predict potential pelagic-fish yields of
475 some southern african areas. S. Afr. J. Mar. Sci. 3, 119–128.

476 Murawski, S.A., Idoine, J.S., 1992. Multispecies size composition: A conservative property of
477 exploited fishery systems?. J. Northw. Atl. Fish. Sci. 14, 79–85.

478 Odum, E.P., 1971. Fundamentals of Ecology, third ed. Saunders, Philadelphia.

479 Peterson, I., Wroblewski, J.S., 1984. Mortality rate of fishes in the pelagic ecosystem. Can. J. Fish.
480 Aquat. Sci. 41, 1117-1120.

481 Platt, T., 1985. Structure of the marine ecosystem: Its allometric basis, in: Ulanowicz, R.E., Platt,
482 T., (Eds.), Ecosystem theory for biological oceanography. Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. 213, 55-
483 64.

484 Platt, T., Denman, K., 1977. Organization in the pelagic ecosystem. Helgol. Wiss. Meresunter. 30,
485 575-581.

486 Platt, T., Denman, K., 1978. The structure of the pelagic marine ecosystems. Rapp. Proces-Verbaux
487 Reun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer. 173, 60-65.

488 Pope, J.D., Stokes, T.K., Murawski, S.A., Idoine, S.I., 1987. A comparison of fish size composition
489 in the North Sea and on Georges Bank, in: Wolff, W., Soeder, C.J., Drepper, F.R., (Eds.),
490 Ecodynamics, Contributions to Theoretical Ecology. Springer-Verlag, Berlin. pp. 146–152.

491 Pauly, D., Christensen, V., 1995. Primary production required to sustain global fisheries. Nature
492 (374), 255-257.

493 Quiñones, R.A., 1994. A comment on the use of allometry in the study of pelagic ecosystem
494 processes. Sci. Mar. 58, 11-16.

495 Quiñones, R.A., Platt, T., Rodríguez, J., 2003. Patterns of biomass size spectra from oligotrophic
496 waters of the Northwest Atlantic. Prog. Oceanogr. 57, 405-427.

497 Quiroga, E., Quiñones, R.A., Palma, M., Sellanes, J., Gallardo, V.A., Gerdes, D., Rowe, G., 2005.
498 Biomass size-spectra of macrobenthic communities in the oxygen minimum zone off Chile.
499 Estuar. Coastal Shelf Sci. 62, 217-231.

500 Real, L.A., 1977. Kinetics of functional response. Am. Nat. 111, 289-300.

501 Rice, J., Gislason, H., 1996. Patterns of change in the size spectra of numbers and diversity of the
502 North Sea fish assemblage, as reflected in surveys and models. ICES J. Mar. Sci. 53, 1214–
503 1225.

504 Robson, B.J., Barmuta, L.A., Fairweather, P.G., 2005. Methodological and conceptual issues in the
505 search for a relationship between animal body-size distributions and benthic habitat architecture.
506 Mar. Freshw. Res. 56, 1–11.

507 Rodriguez, J., 1994. Some comments on the size based structural analysis of the pelagic ecosystem.
508 Sci. Mar. 58, 1–10.

509 Rodriguez, J., Mullin, M., 1986. Relation between biomass and body weight of plankton in a steady
510 state oceanic ecosystem. Limnol. Oceanogr. 31(2), 361-370.

511 San Martin, E., Harris, R.P., Irigoien, X., 2006. Latitudinal variation in plankton size spectra in the
512 Atlantic Ocean. Deep-Sea Res. II. 53, 1560–1572.

513 Schwinghamer, P., 1985. Observations on size-structure and pelagic coupling of some shelf and
514 abyssal benthic communities, in: Gibbs, P.E., (Ed.), Proceedings of the 19th European Marine
515 Biology Symposium, September 1984. pp. 347–360.

516 Sheldon, R.W., Prakash, A., Sutcliffe Jr, W.H., 1972. The size distribution of particles in the ocean.
517 *Limnol. Oceanogr.* 17, 327-340.

518 Sheldon, R.W., Sutcliffe Jr, W.H., Prakash, A., 1977. Structure of pelagic food chain and
519 relationships between plankton and fish production. *J. Fish. Res. Board Can.* 34, 2334–2353.

520 Shin, Y.J., Cury, P., 2004. Using an individual-based model of fish assemblages to study the
521 response of size spectra to changes in fishing. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 61, 414-431.

522 Shin, Y.J., Rochet, M.J., Jennings, S., Field, J.G., Gislason, H., 2005. Using size-based indicators to
523 evaluate the ecosystem effects of fishing. *ICES J. Mar.Sci.* 62, 384-396.

524 Silvert, W., Platt, T., 1978. Energy flux in the pelagic ecosystem: a time dependent equation.
525 *Limnol. Oceanogr.* 18, 813-816.

526 Silvert, W., Platt, T., 1980. Dynamic energy-flow model of the particle size-distribution in pelagic
527 ecosystems, in: Kerfoot, W.C., (Ed.), Evolution and ecology of zooplankton communities. The
528 University Press of New England, Hanover, New Hampshire, pp. 754-763

529 Skalski, G.T., Gilliam, J.F., 2001. Functional responses with predator interference: viable
530 alternatives to the Holling type II model. *Ecology* 82, 3083-3092.

531 Sprules, W.G., Goyke, A.P., 1994. Size-Based Structure and Production in the Pelagia of Lakes
532 Ontario and Michigan. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51, 2603-2611.

533 Sprules, W.G., Munawar, M., 1986. Plankton size spectra in relation to ecosystem productivity, size
534 and perturbation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43, 1789-1794.

535 Thiebaut, M.L., Dickie, L.M., 1992. Models of Aquatic Biomass Size Spectra and the Common
536 Structure of their Solutions. *J. Theor. Biol.* 159, 147-161.

537 Thiebaut, M.L., Dickie, L.M., 1993. Structure of the body-size spectrum of the biomass in aquatic
538 ecosystems: A consequence of allometry in predator-prey interactions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*
539 50, 1308–1317.

540 Thomann, R.V., 1979. An analysis of PCB in Lake Ontario using a size dependent food chain
541 model, in: Scavia, D., Robertson, A., (Eds.), Perspectives on Lake Ecosystem Modelling. *Ann*
542 *Arbor Sci.* 293-320.

543 Thomann, R.V., 1981. Equilibrium model of fate of microcontaminants in diverse aquatic food
544 chains. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38, 280-296.

545 Warwick, R.M., Collins, N.R., Gee, J.M., George, C.L., 1986. Species size distributions of benthic
546 and pelagic Metazoa: Evidence for interaction. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 34, 63–68.

547 Williams, R.J., Martinez, N.D., 2004. Stabilization of chaotic and non-permanent food web
548 dynamics. *Eur. Phys. J. B.* 38, 297–303.
549 Yodzis, P., Innes, S., 1992. Body size and consumer-resource dynamics. *Am. Nat.* 139, 1151–1175.
550 Yvon-Durocher, G., Montoya, J.M., Trimmer, M., Woodward, G., 2011. Warming alters the size
551 spectrum and shifts the distribution of biomass in freshwater ecosystems. *Glob. Chang. Biol.* 17,
552 1681–1694.
553 Zhou, M., 2006. What determines the slope of a plankton biomass spectrum?. *J. Plankton Res.*
554 28(5), 437-448.
555



Table 1.

List of the different Size Spectra coefficients and different processes for which they have proposed as ecosystem indicators.

Coefficient/Method	Process/Indication/Application	Source
Area below the Normalized Biomass Size Spectra (NBSS)	Total Community Biomass	Platt and Denman (1977, 1978)
Residual variation around the b of the idealized linear Size Spectrum	Level of perturbation from the steady state	Sprules and Munawar (1986), Choi et al. (1999)
Residual variation around the b of the idealized linear Size Spectrum	Overall productivity of the system	Sprules and Munawar (1986)
Continuity in the Size Spectrum b	Benthic-Pelagic coupling in lakes	Echevarría et al. (1990)
Continuity in the Size Spectrum b	Benthic-Pelagic coupling in continental shelf waters	Schwinghamer (1985) Warwick et al. (1986)
a	Primary producer's biomass or of the smallest size group considered in the spectrum	Zhou (2006)
a	To compare community biomass (only if present equal Size Spectra b)	Sprules and Munawar (1986)
b	System overall productivity	Sprules and Munawar (1986)
b	Fishing exploitation	Pope et al. (1987), Murawski and Idoine (1992), Gobert (1994), Rice and Gislason (1996), Gislason and Rice (1998), Bianchi et al. (2000)
b	Sewage enrichment in lotic systems	de Bruyn et al. (2002)
b	Predicting fish production from phytoplankton standing stock	Moloney and Field (1985)
b	Predicting fish production from primary and secondary production	Sheldon et al. (1977); Borgmann (1983);
b	Mortality rate	Peterson and Wroblewski (1984)
b	Global warming	Yvon-Durocher et al. (2011)
b	Predator-prey mass ratio	Silvert and Platt (1980), Camacho and Sole (2001), Benoit and Rochet (2004)

<i>b</i>	Growth efficiency of individuals	Silvert and Platt (1980), Camacho and Sole (2001), Benoit and Rochet (2004)
<i>b</i>	Ecological efficiency	Borgmann (1987), Boudreau and Dickie (1992), Boudreau et al. (1991), Thiebaut and Dickie (1992, 1993), Sprules and Goyke (1994)
<i>b</i>	Flow of persistent contaminants up the food-web	Borgmann and Whittle (1983); Borgmann (1985); Thomann (1979, 1981)



Table 2.

Pearson's correlations between the observed b and a of Size Spectra when comparing different locations. Significant p-values and positive correlations in bold.

NSS = Number Size Spectra, NBSS = Normalized Biomass Size Spectra.

Correlation	p-value	Groups Included	n	Geographic location	Spectra	Observations	Source
-0.6181	0.0037	Infaunal	21	North Sea	NBSS	Different trawling disturbance	Jennings et al 2001
-0.7892	<0.0001	Polychaete	21	North Sea	NBSS	Different trawling disturbance	Jennings et al 2001
-0.8247	<0.0001	Epifaunal	21	North Sea	NBSS	Different trawling disturbance	Jennings et al 2001
-0.8477	0.0039	From bacteria to mesozooplankton	9	Central gyre.NW Atlantic	NBSS	Biomass in Biovolume	Quiñones et al 2003
0.5755	0.0079	Microplankton	20	Central gyre.NW Atlantic	NBSS	Biomass in Biovolume	Quiñones et al 2003
-0.2540	0.3426	Microplankton	16	Central gyre.NW Atlantic	NBSS	Biomass in Biovolume	Quiñones et al 2003
0.9699	<0.0001	From bacteria to mesozooplankton	9	Central gyre.NW Atlantic	NBSS	Biomass in Carbon Units	Quiñones et al 2003
-0.9947	<0.0001	Demersal fish	6	Worldwide	NSS	Trawling surveys from demersal fishing grounds	Bianchi et al 2000
-0.8333	0.0008	Fish	12	Saint Lawrence River, US/CA	NBSS	Enriched by sewage	de Bruyn et al 2002
-0.6603	0.0747	Demersal community	8	Malta	NBSS	Inside and outside a Fishery Management Zone	Dimech et al 2008
-0.3952	0.0374	Invertebrates	29	Lizard Peninsula, Cornwall, UK	NBSS	Different macrophyte physical complexity	McAbendroth et al 2005
0.5219	0.1218	Plankton	10	Atlantic Ocean	NBSS	Latitudinal variation	San Martin et al 2006
-0.9614	<0.0001	Litoral Rocky Fish	12	NW Mediterranean	NBSS	Protected Area	Macpherson et al 2002
-0.7798	0.0028	Litoral Rocky Fish	12	NW Mediterranean	NBSS	Unprotected Area	Macpherson et al 2002
0.9187	0.0275	Macro and Meiobenthos	5	Southern Baltic Sea	NBSS	Different sediment characteristics. Biomass in Carbon Units.	Drgas et al. (1998)

-0.2863	0.6404	Macrobenthos	5	Humboldt Current System	NBSS	Oxygen Minimum Zone	Quiroga et al 2005
0.8330	0.0200	Plankton	7	Great Lakes and North Pacific Central Gyre	NBSS	Different productivity and level of perturbation	Sprules and Munawar 1986



Table 3.

Pearson's correlations between the observed b and a of Size Spectra from a same location during a time series. Significant p-values and positive correlations in bold. NSS = Number Size Spectra, NBSS = Normalized Biomass Size Spectra.

Correlation	p-value	Groups Included	n	Geographic location	Type of Spectra	Observations	Source
-0.8207	<0.0001	Fish	17	North Sea	NSS	Trawled area	Rice and Gislason (1996) ^a
0.1972	0.4184	Fish	19	North Sea	NSS	Data from Multi-Species Virtual Population Analysis. Trawled area.	Rice and Gislason (1996) ^a
0.9234	<0.0001	Microplankton	18	North Pacific Central Gyre	NBSS	Steady State Oceanic Ecosystem	Rodriguez and Mullin 1986
-0.9629	<0.0001	Fish	14	Yellow Sea	NSS	Fishing area.	Binduo and Xianshi 2005
-0.9833	<0.0001	Demersal Fish	25	Eastern Bering Sea	NSS	Fishing area.	Bartkiw et al 2007
-0.9996	<0.0001	Fish	10	-	NSS	Fishing effect modeling.	Shin and Cury 2004
-0.8868	<0.0001	Benthic fish	27	Benguela System	NBSS	High and low productivity centres.	Macphersonn and Gordoaa 1996
-0.9504	<0.0001	Lake Benthos	15	-	NBSS	Gradient of predation pressure in experimental lakes.	Blumenshine et al 2000

^a Note that the Size Spectra from empirical survey data present a correlation between the b and a ; however, the Size Spectra derive from Multi-Species Virtual Population Analysis lacks such a relationship.

Figure captions

Fig. 1. Behavior of the “normalized biomass-Size Spectrum (NBSS) b ” of our approach when increasing the number of size species considered in the simulations. The color scale indicates how many food-webs present the same NBSS slope.

Fig. 2. (a) Relationship between coefficients a and b of the normalized biomass-Size Spectra from the 10,000 simulated communities during the statistical model, (b) frequency distribution of a , and (c) b values.

Fig. 3. Relationship between coefficients b and a of the normalized biomass-Size Spectra (NBSS) of 10^4 simulated food-webs.

Fig. 4. Examples of the behavior of the coefficients b (green line) and a (yellow line) of normalized biomass-Size Spectra (upper panels), the relationship between the same two coefficients (medium panels), and comparison between the two approaches used to measure the total community biomass (lower panels), adding up the biomass of all the species (green line), and calculating the surface area under the NBSS (yellow line). Panels (a and b) represent regular biomass pyramid, and panel (c) an inverted biomass pyramid.

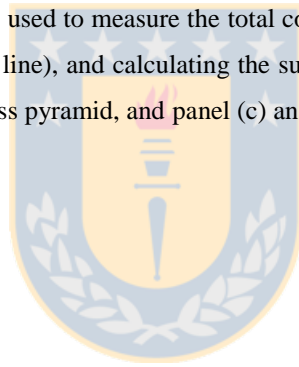


Figure 1
[Click here to download high resolution image](#)

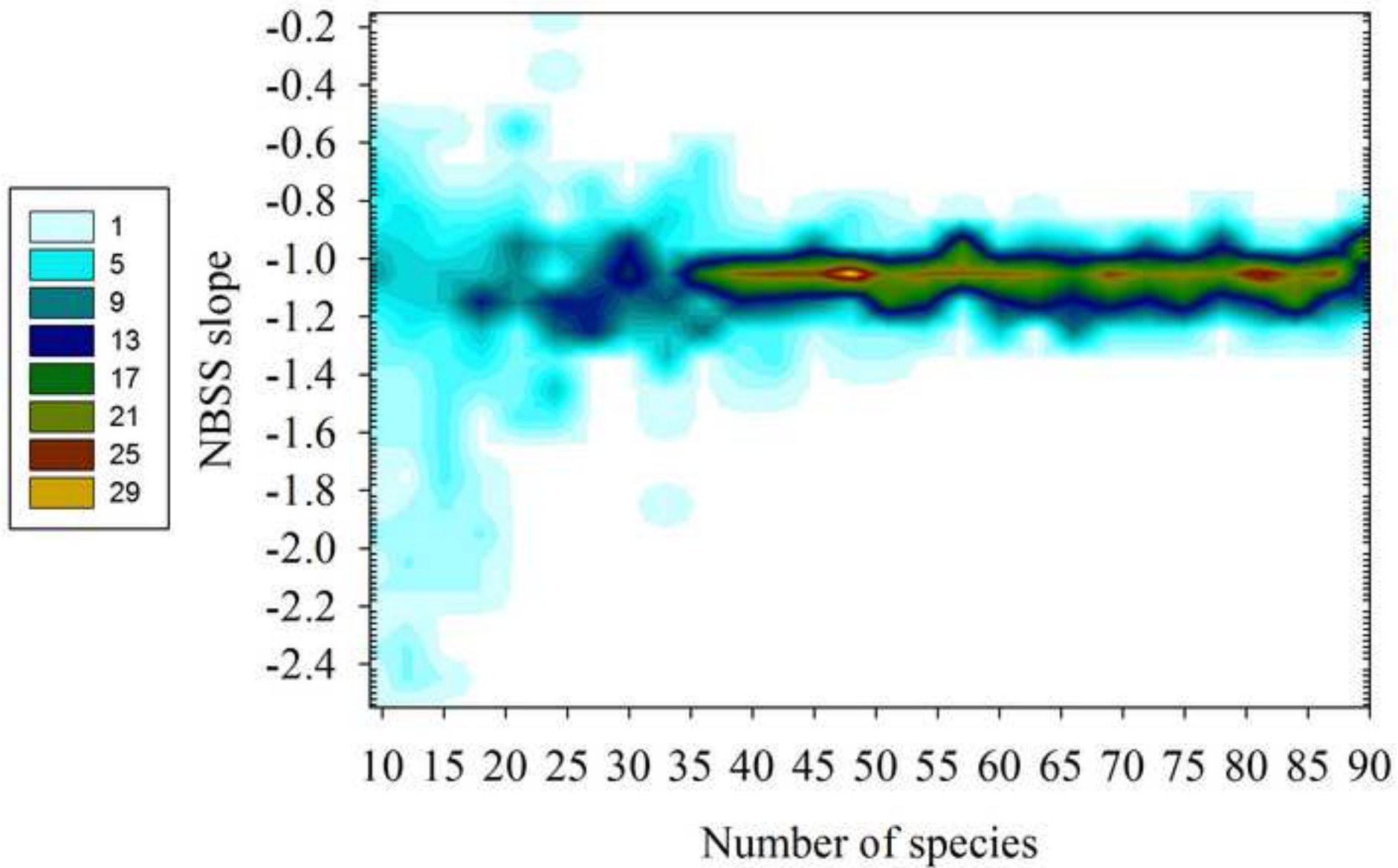


Figure 2

[Click here to download high resolution image](#)

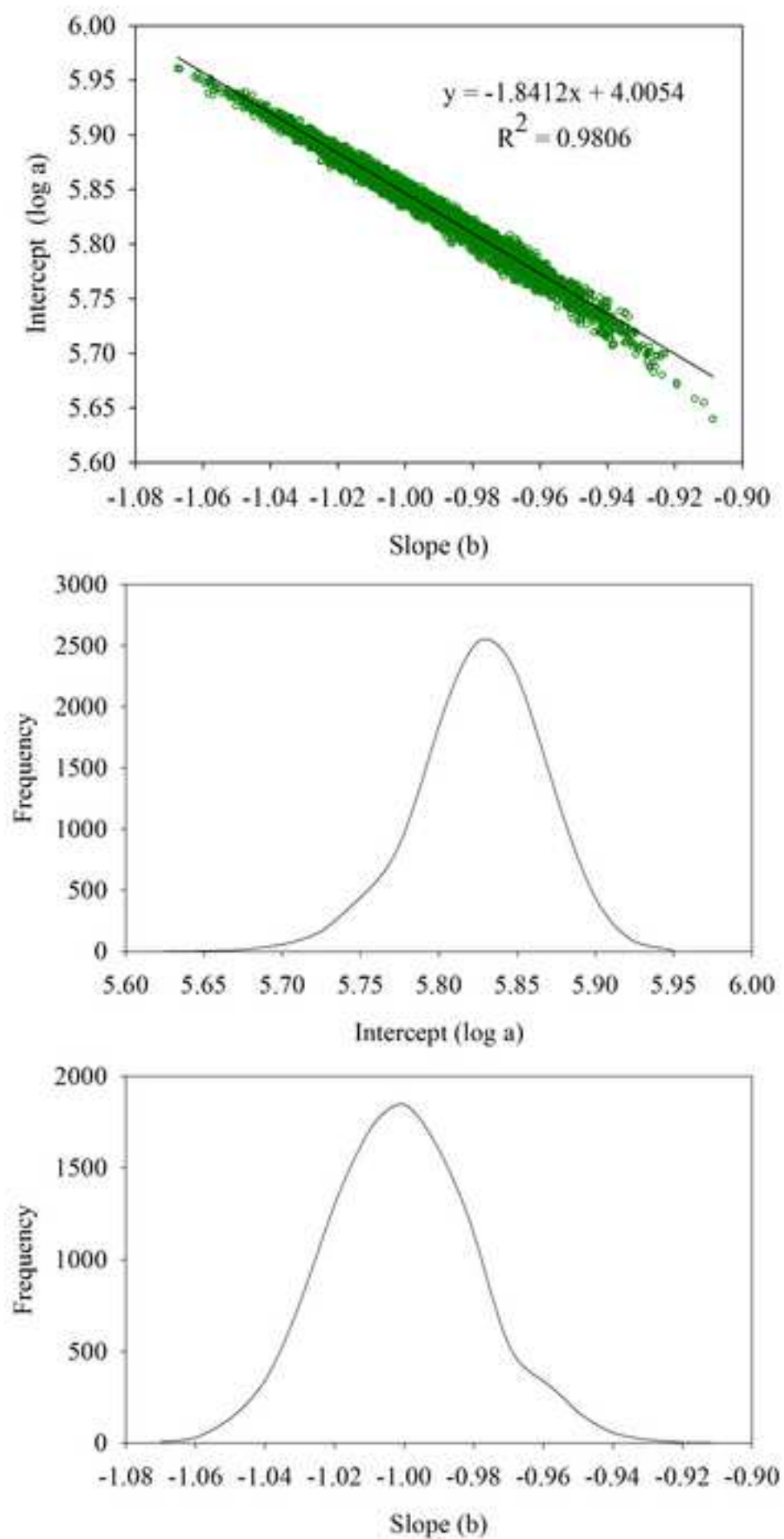


Figure 3
[Click here to download high resolution image](#)

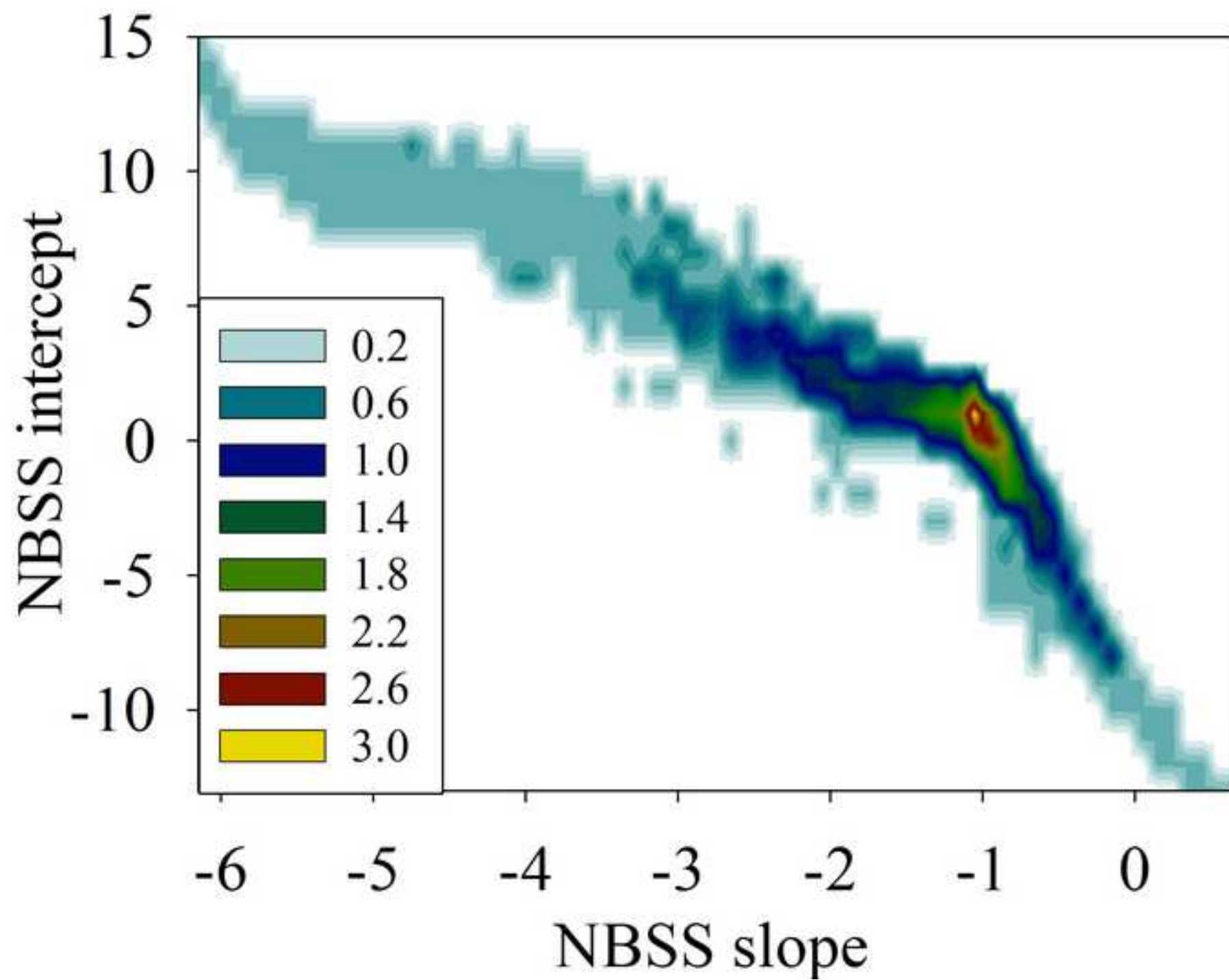
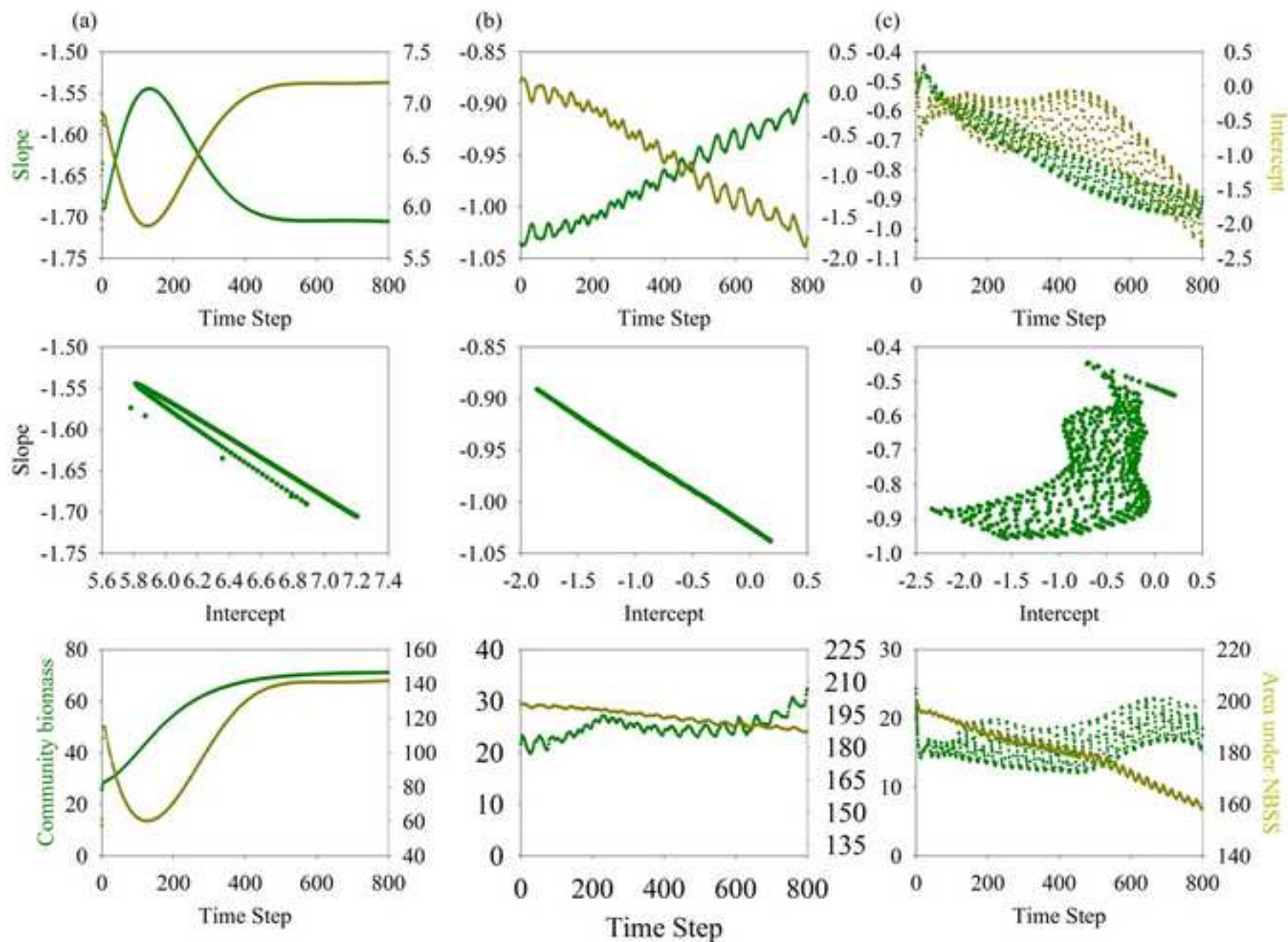


Figure 4
[Click here to download high resolution image](#)



5.- DISCUSION GENERAL

5.1.- Estabilidad y resiliencia de la Estructura de Tamaños

Incluso los sistemas ecológicos más simples son tan complejos que el concepto de estabilidad siempre puede ser aplicado a una cantidad muy grande de variables, tales como, biomasa, diversidad de especies, nutrientes disponibles, ciertas poblaciones en particular, y a la estructura de tamaños comunitaria. Para que las propiedades de la estabilidad (ej. constancia, resiliencia, robustez o persistencia) sean útiles para una investigación, es necesario identificar que variables se evaluarán, si éstas son o no estables, y bajo que situaciones ecológicas en particular se llevarán a cabo la evaluación (Grimm & Wissel 1997).

En la presente Tesis, el hilo conductor es la estructura de tamaños de la comunidad, evaluada por medio del espectro de tamaños. La estabilidad del espectro de tamaños se evaluó en término de dos propiedades: i) cuán constante es el espectro de tamaños (es decir, la constancia o no del valor de la pendiente del espectro de tamaños) al enfrentar tanto variaciones en la estructura topológica de la red trófica (Capítulo 2), así como ante la aplicación de un determinado esfuerzo pesquero sobre las especies comerciales de la comunidad (Capítulos 1 y 3); y, ii) cuán conservativa es la linealidad del espectro de tamaños (i.e. el valor del coeficiente de determinación del espectro de tamaños o el ajuste a un modelo lineal o a uno no-lineal) al enfrentarse ante una situación de pesca intensiva, donde los efectos sobrepasan la simple extracción de individuos, al además involucrar variaciones importantes en los flujos de energía dentro de la comunidad (Capítulos 1 y 3). Es importante destacar, que, como se analizará más adelante, un enfoque para analizar ecosistemas basado en el tamaño corporal es complementario a otros posibles enfoques, como el taxonómico, lo que significa que aún cuando la estructura de tamaños de una comunidad permanezca estable, no se puede garantizar que una medida diferente de

estabilidad (para ejemplos de otras definiciones revisar Holling 1973, Connell & Sousa 1983, Neutel et al. 2007), indique lo mismo.

La teoría de espectro de tamaños en un ecosistema propone que, en ausencia de perturbaciones mayores, la distribución de tamaños de la comunidad debe ser característica en forma y temporalmente estable (Sheldon et al. 1972, Platt & Denman 1977, 1978, Quiñones 1994, Duplisea 1998). Las simulaciones realizadas con comunidades virtuales (Capítulo 2) apoyan esta proposición, ya que proveen evidencia de que la pendiente del ETBN o el parámetro de forma de la distribución generalizada de Pareto (dgP) son una propiedad robusta de la comunidad, que se mantuvieron constantes frente a los cambios en la mayoría de los parámetros estructurales que se consideró en las redes tróficas virtuales (ej. conectancia). Estos resultados conllevan el rechazo de la hipótesis 2.2 de esta Tesis. Las simulaciones del Capítulo 2 indican que las principales propiedades topológicas que gobiernan la estructura de tamaños son: (i) la estabilidad de la biomasa comunitaria, (ii) el nivel trófico máximo y promedio de la red trófica y (iii) la pendiente de la relación entre el tamaño corporal y el nivel trófico. Esta última es, además, un indicador de la razón corporal depredador-presa.

El marco conceptual para generar las hipótesis probadas en el modelo con entidades virtuales derivadas alométricamente (EVDA), se basan en la teoría de espectros de tamaño para ecosistemas pelágicos, como lo describen Platt & Denman (1977, 1978), y Rodríguez & Mullin (1986a), entre otros. Las redes tróficas pelágicas están estructuradas principalmente por procesos depredador/presa (Verity & Smetacek 1996), donde el tamaño corporal medio de la presa se incrementa con el tamaño del depredador (Cury et al. 2003), en el modelo empleado este patrón es forzado al calcular el tamaño corporal de los individuos a partir de su nivel trófico. Este forzamiento conlleva a que los productores primarios sean los individuos más pequeños de las redes tróficas (característica de los sistemas pelágicos; Lindeman 1942), y a que se produzca un flujo de energía desde los organismos más pequeños hacia los más grandes, donde la pérdida de energía más importante es a través del metabolismo (Platt & Denman 1978). En general, para especies

acuáticas, el tamaño corporal es considerado la principal limitante en la habilidad de un depredador para capturar a su presa (Lundvall et al. 1999), por lo que habitualmente se considera que el contenido estomacal de un pez estaría determinado por la disponibilidad de presas locales (Ursin 1973). En consecuencia, en el modelo empleado (Capítulo 2), todas las presas se ponderan por igual en las preferencias de la dieta del depredador.

Por otro lado, en la formulación de este modelo, no se tienen en consideración las posibles restricciones físicas impuestas por la topografía o las características del sedimento (ej. tamaño del grano). La ausencia de restricciones físicas implica que las comunidades virtuales utilizadas en esta tesis, al igual que las pelágicas, no están influenciadas por superficies duras (Sheldon et al. 1977); al contrario de las comunidades bentónicas, donde las características físicas del sedimento (Schwinghamer 1981, Drgas et al. 1998, Duplisea 2000), el gradiente de materia orgánica (Schwinghamer 1985), las estrategias de historia de vida de los taxa dominantes (Warwick 1984) y los niveles de oxígeno (Quiroga et al. 2005) se cree que limitan el espectro de tamaños de la fauna (Quiñones et al. 2003a, Marquet et al. 2005) produciendo en algunos casos una distribución trimodal con máximos de biomasa correspondientes con bacterias, meiofauna intersticial y macrofauna (Schwinghamer 1981).

El modelo de tramas tróficas virtuales utilizado en la presente Tesis es capaz representar adecuadamente redes tróficas pelágicas de mar abierto debido a las siguientes características: (i) la ausencia de restricciones físicas, (ii) el comportamiento alimenticio oportunista de los consumidores (exclusivamente en el caso de los Capítulos 2 y 4), (iii) que los productores primarios sean los individuos más pequeños del sistema, y (iv) el patrón forzado de que los depredadores sean más grandes que sus presas. En este sentido, el modelo virtual utilizado podría representar comunidades provenientes de otros tipos de sistemas, siempre y cuando, estos cumplan con estos criterios.

Cuando incorporamos el efecto de la pesca en las simulaciones de la red trófica del sistema de afloramiento de Chile Central (Capítulo 3), que es una comunidad compuesta por una mezcla de componentes pelágicos, bentónicos y demersales, se observa que

conforme se incrementa el esfuerzo pesquero se produce un empinamiento en el ETBN, es decir, una reducción en el valor de la pendiente del ETBN. Este resultado proveyó la evidencia necesaria para aceptar la Hipótesis 3.1. Además está en concordancia con las observaciones empíricas de Pope & Knights (1982), Pope et al. (1988), Rice & Gislason (1996), Bianchi et al. (2000), Sweeting et al. (2009) y con las simulaciones de Gislason & Rice (1998), Benoit & Rochet (2004), Shin & Cury (2004) y Pope et al. (2006), quienes explican este patrón en el hecho de que la pesca remueve selectivamente a los individuos de mayor tamaño y reduce su sobrevivencia. Del mismo modo, las simulaciones de la presente investigación muestran un incremento en las clases de tamaño más pequeñas (fitoplancton y zooplancton), lo cual provocaría un mayor empinamiento en la pendiente. Este patrón fue explicado por Shin et al. (2005) quienes indican que la pesca puede indirectamente provocar una “liberación de presas”, es decir, un incremento en la abundancia de las pequeñas presas al remover a sus depredadores del sistema. Las simulaciones realizadas en el Capítulo 3 permitieron, en consecuencia, aceptar la Hipótesis 3.2. Es importante resaltar, que a pesar del gran impacto que en términos de biomasa total representó la incorporación de la pesca en el modelo (se redujo entre un 70 y 80% desde el inicio hasta el final de la simulación), la estabilidad comunitaria, medida como el inverso de la variabilidad temporal de la biomasa comunitaria total (Worm & Duffy 2003), fue muy alta. La explicación para esta estabilidad radica en que el impacto de la pesca fue inmediato, la reducción en la biomasa total se produjo en los primeros 100 pasos de la simulación (tres meses), es decir, antes del 15% de la misma, a partir de entonces la biomasa comunitaria se mantuvo en un nivel muy inferior, pero estable en términos de su estructura de tamaños. Es importante destacar, que esta estabilidad en ningún caso implica ausencia de impactos sobre la comunidad. Por el contrario, indica que el tiempo requerido para generar un impacto es tan corto, que una medida de estabilidad que evalúa el comportamiento temporal de la comunidad, detectará el impacto sobre la estructura de tamaños solamente en el momento que sucede. Por otro lado, esto nos indica que mientras los niveles de esfuerzo pesquero se mantengan, los niveles de biomasa y/o la estructura de tamaños de la comunidad no retornarán a su condición previa al inicio de la pesca.

Al analizar la pesca de arrastre de camarón (Capítulo 1), que además de la simple extracción del recurso objetivo, se caracteriza por: (i) presentar tanto a nivel mundial (Alverson et al. 1994, Kelleher 2005), como del Mar Caribe de Colombia (Viaña et al. 2004), las mayores tasas de descarte y captura incidental, y (ii) por ocasionar una alta mortalidad de organismos bentónicos conforme el arte de pesca se arrastra por el fondo (Cook 2003, Duarte et al. 2006, Kaiser & Hiddink 2007). Las estructuras de tamaño observadas de estas comunidades bentónico-demersales, no pudieron describirse empleando los tradicionalmente utilizados ETBN, básicamente por no ajustarse a un modelo lineal, lo cual implicó la aceptación de la hipótesis 1.1. Este es un resultado esperable si se considera que, por un lado, Quiñones (1994) y Rodríguez (1994) indicaban que ecosistemas alejados del estado estable pueden desplegar ETBN no lineales, y por el otro, que Jennings & Kaiser (1998) afirman que altos niveles de esfuerzo pesquero podrían causar que la distribución de tamaños de la biota fuera drásticamente modificada. Las estructuras de tamaño observadas fueron descritas adecuadamente por una distribución no-lineal (Pareto II). Este tipo de distribución había sido empleada con anterioridad para describir estructuras de tamaño de comunidades planctónicas (Quintana et al. 2002, 2006, Brucet et al. 2006, Finlay et al. 2007). Varios autores han argumentado en favor del uso de este tipo de distribución, al ser ampliamente utilizada en muchas disciplinas para describir distribuciones de tamaño (Vidondo et al. 1997), y, no presentan el sesgo que suelen presentar los estimadores basados en el método de mínimos cuadrados tradicionalmente empleado (Clauset et al. 2009); más aún, en cada caso cuando el estimador presenta sesgo el correspondiente estimador del error no indica el sesgo (Clauset et al. 2009). No obstante, es la primera vez que se propone la utilización de la distribución de Pareto para describir comunidades afectadas por la pesca.

La teoría de los espectros de tamaño implícitamente ha asumido, que los efectos de las perturbaciones no afectan a la linealidad del espectro (es decir, su ajuste al modelo lineal y el valor del coeficiente de determinación), solamente afectan el valor de la pendiente (Gislason & Rice 1998) y en algunos casos más graves, también el intercepto, del modelo lineal ajustado (Bianchi et al. 2000, Stobberup et al. 2005). Sin embargo, además

de los efectos directos que tiene la pesca sobre los componentes bióticos del ecosistema a través de la mortalidad infligida como captura o lesión, tiene efectos indirectos en estos componentes a través de modificaciones de la red trófica, alterando la calidad o disponibilidad de los hábitats, productividad, y cambio la historia de vida de las especies a través de selección genética (Pope et al. 2006). En la Figura 8 se propone un modelo conceptual de cómo la pesca selectiva por tamaños (Capítulo 3) y no-selectiva de arrastre (Capítulo 1) modifican el espectro teórico de una comunidad para modificar su estructura y generar espectros de tamaño similares a los descritos en la plataforma continental de Chile Central y del Mar Caribe de Colombia.

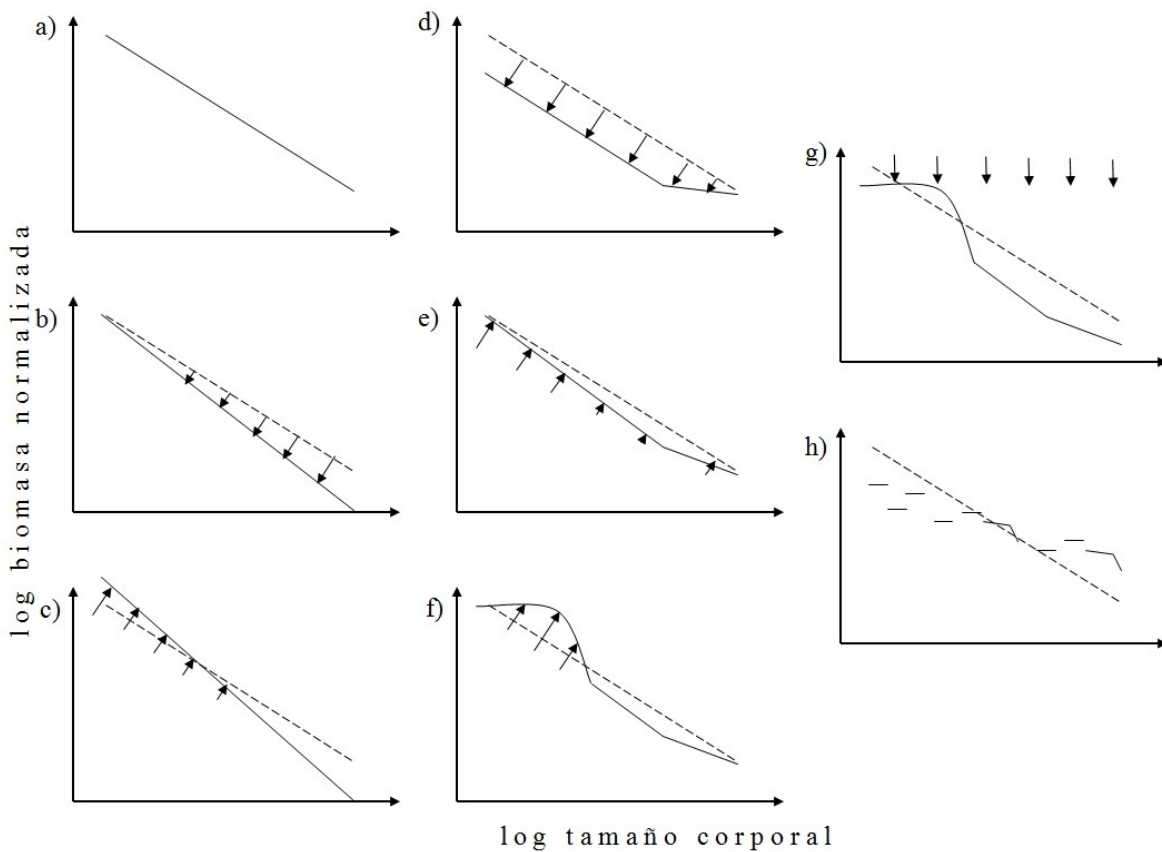


Figura 8. Diagrama conceptual de los cambios esperados en el espectro de tamaños de una comunidad cuando enfrenta impactos por la pesca, liberación de las presas, y bycatch. (a) Estado no explotado. (b) Conforme se incrementa la mortalidad por pesca y la abundancia relativa de los individuos más grandes decrece, se espera un ETBN más empinado (Capítulo 3). (c) Por el otro lado, la pesca puede indirectamente incrementar la abundancia de las pequeñas presas al remover a sus depredadores, haciendo más empinada la pendiente (Capítulo 3). (d-i) Pesca no selectiva por tamaño (ej. arrastre camaronero Capítulo 1). Diferentes

procesos son analizados incluyendo (c y e) liberación de la presa, especialmente de los pequeños individuos, (d) el escape de individuos grandes del arte de pesca, (f) incremento de los carroñeros debido al descarte, (g) el carbón liberado por el descarte, puede alimentar las rutas microbianas y no solamente la ruta clásica hacia los depredadores, potencialmente reduciendo la producción pesquera, y (h) la continuación del forzante pesquero a lo largo del tiempo puede causar cruzar un umbral de resiliencia luego del cual la estructura de tamaños de la comunidad se pierde, incrementando la dispersión y los huecos en la estructura de tamaños. Gráficos (a) a (c) están basados en Sweeting et al. (2009). Líneas entrecortadas representan la pendiente del espectro de tamaños teórico de un sistema no explotado. Las flechas indican la tendencia seguida por la biomasa en las diferentes clases de tamaño debido al forzamiento analizado.

En el Mar Caribe de Colombia, a pesar de ser ensamblajes altamente perturbados, no se encontraron diferencias significativas entre las distribuciones de tamaños de las diferentes zonas, ecorregiones de la zona sur y cruceros analizados. Estos resultados fueron el sustento para el rechazo de las hipótesis 1.2 y 1.3 de la tesis, lo que es consistente con la naturaleza conservativa de la estructura de tallas de las comunidades marinas propuesto por varios autores (ej. Pope et al. 1988, Quiñones et al. 2003a). Sin embargo, esta homogeneidad en la estructura de tamaños es destacable, ya que las áreas analizadas difieren en composición de especies y condiciones medioambientales (Duarte et al. 2006). En este caso, esta comunidad lleva siendo explotada desde el año 1968 (Mora 1986, Viaña et al. 2004), por lo tanto, si como lo demuestran las simulaciones con comunidades virtuales el efecto de la pesca sobre la estructura de una comunidad es rápido (3 meses), se podría esperar que el efecto de la pesca ya haya sido incorporado en el balance energético de la comunidad bentónico-demersal del Mar Caribe de Colombia. De hecho han transcurrido 36 años desde el inicio de la pesquería hasta la fecha de inicio de los muestreos. En consecuencia, esta constancia en el patrón observado parece sugerir, desde el punto de vista de la estructura de tamaños, una estabilidad de la comunidad, pero en un estado estable o régimen alterno, uno sobreexplotado.

Los resultados apoyan la idea de que la composición de especies y la estructura de tamaños de una comunidad responden de manera diferente a las perturbaciones medioambientales. Varios ejemplos se encuentran en la literatura, en los cuales, a

diferencia del caso de esta investigación, la composición de especies permanece casi inalterada a pesar de los cambios observados en la estructura de tamaños. Por ejemplo, una anomalía negativa de temperatura claramente afectó la distribución de tamaños de la biomasa zooplanctónica en el giro central del Océano Pacífico Norte en el verano de 1969 (Rodríguez & Mullin, 1986b), sin embargo, el enfoque taxonómico no mostró ningún efecto de esta anomalía de temperatura en la composición de especies de la comunidad macrozooplanctónica (Rodríguez & Mullin, 1986b).

Una pregunta que queda abierta a partir de los resultados de la presente investigación es si la actual condición en la que se encuentran las comunidades bentónico-demersales del Mar Caribe de Colombia puede considerarse como un estado estable alternativo o simplemente como un régimen alternativo (*Sensu* Scheffer & Carpenter 2003 Knowlton 2004). Esto debido a que un gran cambio, como el observado, suele considerarse que no es suficiente para aceptar la presencia de un estado estable alternativo, ya que los sistemas también pueden responder de una manera no lineal a un cambio gradual aparentando un estado estable alternativo (Scheffer et al. 2001). La constancia de los espectros de tamaño observada al nivel de las escalas espaciales y temporales analizadas en el presente estudio sugiere que las comunidades podrían haber alcanzado un estado en el cual el efecto del nivel de pesca actual está incorporado en la estructura de tamaños resultante. Otras características que podrían evidenciar la presencia de estados estables alternos son el cambio en la estructura de tamaños, como en la composición y dominancia de las especies. En este contexto cabe destacar la reducción en los peces demersales de interés comercial (Duarte et al. 2006, García et al. 2007) y el incremento en la abundancia de individuos de grupos carroñeros (Duarte et al. 2006) reportados para este ecosistema. Así, en la zona de pesca, se aprecian elevadas abundancias de especies carroñeras, como es el caso de los cangrejos nadadores (Familia Portunidae) que además sobreviven a la faena de pesca, por lo cual serían favorecidos al entrar en contacto inmediatamente con el descarte como fuente de alimento. Estas abundancias indican perturbaciones profundas en las comunidades bentónicas promovidas por las grandes cantidades de materia orgánica que alcanzan el fondo, lo que incrementa la cantidad de energía disponible, y por la disminución de las poblaciones de

peces que depredan sobre esos carroñeros (Britton & Moreton 1994). Bozzano & Sarda (2002) señalan que el descarte continuo en una misma área puede incrementar la producción secundaria como resultado de la actividad alimenticia de las comunidades carroñeras, ya que se permite una transferencia de materia orgánica más rápida dentro de la red trófica. Una de las funciones dentro del sistema de esas especies carroñeras que empiezan a proliferar es la dispersión de la materia orgánica proveniente de la superficie (Bozzano & Sarda 2002), sin embargo, hay que considerar que las especies que empiezan a dominar en este escenario no son atractivas económicamente.

En la pesca de arrastre de camarón, la extracción de individuos *per se*, podría no ser por sí sola capaz de provocar un estado alterno, debido a que al ser un evento de tipo crónico su impacto sería de tipo gradual (Scheffer & Carpenter 2003), por lo que se considera que la pesca no sería capaz de inducir un cambio a un estado estable alterno. Esta observación es consistente con las simulaciones del ecosistema de surgencia de Chile Central (Capítulo 3), donde si bien se incrementa la variabilidad de los ETBN (reducción del coeficiente de determinación) el espectro sigue ajustándose a un modelo lineal, y posterior al cierre de las pesquerías los niveles de la biomasa total comunitaria rápidamente se recuperaron y prácticamente alcanzaron los niveles originales. Ahora bien, lo que sí suele causar la extracción de individuos por la pesca es reducir el “campo de estabilidad” o resiliencia del ecosistema (Scheffer et al. 2001, Scheffer & Carpenter 2003), lo que facilitaría que otros efectos de la pesca, u otras perturbaciones afectando el ecosistema provoquen el cambio a un estado estable alterno. El descarte y la acción mecánica del arrastre generan una reacción inmediata dentro del sistema, mediante la atracción de los carroñeros debido a la importante presencia de individuos muertos (Kaiser & Hiddink 2007), lo cual pareciera estar originando la pérdida de linealidad en la estructura de tamaños, sin necesidad de perder su regularidad, por lo que pueden causar el paso a un estado estable alterno, al aprovechar la reducción en la resiliencia del sistema provocado por la pesca (Scheffer et al. 2001, Folke et al. 2004).

Para hablar de cambio a un verdadero estado estable alterno, es necesario evaluar que tan factible es volver al estado estable anterior. En el caso de la pesca de arrastre, prohibir la pesca de arrastre detendría inmediatamente el flujo de alimento para los organismos carroñeros, por lo que se esperaría una reducción en la abundancia de estos grupos y por lo tanto, es altamente probable que dejen de ser el grupo dominante en estas comunidades bentónico-demersales del Mar Caribe de Colombia. Simultáneamente, aquellos organismos de mayor tamaño podrían mantenerse en el ecosistema al no ser extraídos por la pesca. Al ser una pesquería bastante limitada espacialmente, aquellas zonas poco o nada explotadas (áreas rocosas o cubiertas con parches coralinos que aún mantienen su diversidad relativamente en buenas condiciones), podrían servir para recolonizar las áreas de los caladeros sobreexplotados (Peterson et al. 1998, Nyström & Folke 2001, Bengtsson et al. 2003). Cabe aclarar sin embargo, que partes de estas zonas donde no se puede realizar la pesca de arrastre (fondos rocosos y coralinos que dañarían el arte de pesca) presentan una estructura comunitaria propia de fondos con sustratos duros, por lo que solamente una porción de la comunidad podría invadir los sustratos blandos (principalmente las especies demersales antes que las bentónicas), por lo que se esperaría que los caladeros sobreexplotados evolucionen a una estructura comunitaria diferente al ensamble de especies existente previo a la pesquería. Los cambios en la composición de especies durante la repoblación surgirían, en parte, debido a las diferencias en las historias de vida. Para las especies marinas de vida larga (ej. tortugas y tiburones), la recuperación después de imponer controles sobre la sobrepesca o la contaminación son necesariamente lentos (Baker & Clapham 2004, Stevick et al. 2003). Los caladeros más importantes del mundo han visto un cambio hacia la presencia de especies de crecimiento rápido que son más propensas a las fluctuaciones ambientales (Mills 2001, Beamish et al. 2004, Olsson et al. 2004), en ningún caso se ha regresado a un estado prístino (Collie et al. 2004, Cury & Shannon 2004).

La existencia generalizada de perturbaciones en todos los ecosistemas marinos sugiere que el concepto podría ser mejor denominado atractores o regímenes alternos en lugar de estados estables (Scheffer & Carpenter 2003, Knowlton 2004). Sin duda hay

mucha evidencia de que los seres humanos pueden tener un impacto enorme sobre los ecosistemas marinos, y que la recuperación de las perturbaciones antropogénicas es a menudo mucho más lenta de lo que se esperaría a partir de una simple consideración de las características de la historia de vida de los organismos afectados (Knowlton 2004).

5.2.- Modelación ecológica

La teoría de redes (“Networks”) es la nueva bandera de las ciencias de la complejidad (ver Amaral et al. 2000, Albert & Barabasi 2002, para una introducción a las redes complejas y Proulx et al. 2005, May 2006, Montoya et al. 2006, para aplicaciones en ecología), por lo que, en los últimos años, muchos sistemas han sido descritos como redes (ej. redes de proteínas, redes genéticas, redes tróficas). Estas redes están definidas por nodos (ej; especies, genes, computadoras) que están conectados a través de enlaces (ej. interacciones tróficas, regulación génica, transferencia de información). Las redes tróficas son el ejemplo paradigmático de una red en ecología (ver Cohen et al. 1990, Pascual & Dunne 2006, Pimm 2002 para revisiones generales). De la mano al desarrollo de la teoría de redes, en general, y de las redes tróficas, en particular, la modelación de éstas, se ha convertido en una importante herramienta para el estudio de sistemas ecológicos, como lo demuestra una simple revisión de las tablas de contenido de las principales revistas de ecología. El enfoque de redes ha mejorado significativamente el entendimiento de las consecuencias de la heterogeneidad para la dinámica poblacional o la comunitaria (Bascompte 2007).

La mayoría de los ecosistemas marinos son muy diversos, heterogéneos y poco conocidos (Maury et al. 2007), lo cual significa que modelar su dinámica al nivel de especie es difícil. En la mayoría de redes ecológicas publicadas, cada especie se representa como un simple “nodo”, incluyendo así en un solo punto una gran cantidad de información biológica. Esto oscurece muchos rasgos ecológicos importantes de una especie dada, incluyendo su abundancia poblacional, tasa de crecimiento, productividad, nicho espacial, y

sus relaciones tróficas, competitivas y facilitadoras con otros miembros de las redes ecológicas. Por lo tanto, la mayoría de los modelos de los ecosistemas marinos se basan en (i) agregaciones taxonómicas gruesas y grupos funcionales (ej. Polovina 1984, Walters et al. 1997, Pauly et al. 2000), (ii) agregaciones ataxonómicas basadas en el tamaño corporal (ej. Gin et al. 1998, Han & Straskraba 2001, Shin & Cury 2004, Woodward et al. 2005), y (iii) especies virtuales cuyas características se calculan a partir del empleo de relaciones alométricas (ej. Brose et al. 2005, 2006a, Pope et al. 2006, Maury et al. 2007, de Roos et al. 2008). Dado que muchos de los procesos relacionados con los flujos de energía a nivel individual son tamaño-dependientes, el fraccionamiento de una comunidad por su tamaño permite aglomerarla en grupos de organismos con aproximadamente las mismas tasas para los distintos procesos (Quiñones 1994). Por poner un ejemplo, la disponibilidad de energía para un individuo depende de su tamaño, y disminuye a medida que avanzamos desde los recursos basales hacia los depredadores debido a la ineficiencia de la transferencia de energía a través de los vínculos tróficos (Lindeman 1942, Cyr 2000, Jennings & Mackinson 2003, Brown et al. 2004). En última instancia, el metabolismo debe restringir el flujo, la tasa de recambio y el almacenamiento de energía en la red trófica. A pesar de esto, el tamaño corporal no suele ser considerado en los modelos ecológicos como una de las variables de mayor relevancia (Woodward et al., 2005).

En el caso del ecosistema pelágico, su dinámica ha sido descrita a través de modelos estructurados por tamaño (ej. Moloney & Field 1991, Gin et al. 1998, Armstrong 1999, Zhou 2006, Baird & Suthers 2007), permitiendo aumentar la complejidad de los modelos en una manera objetiva (Gin et al. 1998), lo que provee de un método atractivo de incrementar la sofisticación de los modelos de ecosistemas pelágicos. Junto con los enfoques del tipo funcional del plancton (Le Quere et al. 2005) y el basado en rasgos del plancton (Bruggeman & Kooijman 2007), el enfoque basado en el tamaño es actualmente una de las áreas de investigación más activas en la modelación del plancton. Sin embargo, en el área pesquera, esto no ha sucedido, siendo el enfoque preferido el de agrupar los individuos a nivel de especie o grupos funcionales, debido posiblemente a que se necesita saber la identidad de cada individuo, para darle un tratamiento de recurso comercial o no.

Esto conlleva, a algunas limitantes en el avance y la sofisticación que se pretende alcanzar con los actuales modelos pesqueros.

La elección de emplear modelos basados en especies virtuales (las EVDA) se debe a la posibilidad que ofrece para probar hipótesis relacionadas con la teoría de espectro de tamaños. Una de las principales ventajas del modelo es su versatilidad, lo cual se debe a que al estar escrito en un lenguaje de programación general, permite al modelador tener total control de la construcción del mismo y de todas las variables, ecuaciones y condiciones que afectan las simulaciones. De forma que cualquier relación alométrica podría ser incorporada en el modelo, siendo importante eso sí, evaluar empírica y experimentalmente las constantes alométricas, de esta forma se puede evaluar que tan realistas son los resultados obtenidos. Otra ventaja importante del escalamiento alométrico, es que disminuye de manera importante el número de parámetros necesarios para construirlo (Poulin & Franks 2010), reduciendo las exigencias respecto al conocimiento previo requerido sobre un ecosistema para su modelación inicial. Esto es particularmente útil al evaluar ecosistemas donde se presente una escasez de información sobre su diversidad y la ecología de las diferentes especies presentes. Por supuesto que, cuando el propósito de la modelación vaya más allá de una simple descripción, será necesario complementar los resultados obtenidos con este enfoque de modelación, con otros enfoques complementarios (ej. modelos basados en grupos taxonómicos o funcionales y flujos biogeoquímicos).

Una limitante del modelo empleado en la presente investigación, es que para cada población, el tamaño corporal promedio es la única medida considerada de la estructura de tallas, es decir no se incluyó ninguna medida de la variabilidad o la distribución de tamaños de cada población. Por otro lado, durante las simulaciones el tamaño corporal promedio de los grupos funcionales se mantiene constante, lo cual no toma en consideración los cambios ontogénicos que se dan a lo largo de la vida de los organismos marinos que implican cambios en el tamaño corporal (ya sea como peso o como longitud) entre tres a cuatro órdenes de magnitud, estos cambios en el tamaño corporal normalmente implican

cambios en la dieta (Cohen et al. 1993, Link et al. 2005), lo que en el modelo de red trófica empleado en esta tesis implicaría una especie virtual diferente. A través de una adecuada elección del número de EVDA consideradas en la modelación, se logra solventar el problema de si el empleo del tamaño corporal promedio representa adecuadamente la distribución de tamaños individuales de la comunidad , ya que si tuviéramos infinitas EVDA, obtendríamos el mismo resultado que si tuviéramos infinito número de individuos. Esta concordancia, sin embargo, se espera que se alcance con un número menor de EVDA. En la Figura 6 se observa que a partir de aproximadamente 40 EVDA, ya no se presenta un cambio en los valores de la pendiente calculadas, por lo que se espera que los resultados de incrementar el EVDA hasta infinito sean iguales a los obtenidos con 40 EVDA.

5.3.- Manejo pesquero

Los indicadores empleados para cuantificar la mortalidad directa en la escala de una sola especie están relativamente bien entendidos (captura - Hilborn & Walters 1992, bycatch - Alverson et al. 1994), aún cuando en algunos casos una cuantificación exacta puede resultar problemática debido a la baja calidad de los datos y de la débil vigilancia. Por el contrario, las propiedades de los indicadores propuestos para medir la mortalidad a la escala comunitaria no son bien entendidas y no han sido probadas rigurosamente en contextos de manejo (Fulton et al. 2005, Pope et al. 2006). Precisamente, una de las herramientas de manejo sugeridas para medir los efectos de la pesca sobre la comunidad es la pendiente del espectro de tamaños (Rice 2000, Link 2005, Shin et al. 2005). Los resultados de las simulaciones con pesca (Capítulo 3), apoyan la noción general empírica de que la pendiente de los ETBN es robusta frente a la variación en la estructura comunitaria, sin embargo, también advierten que perturbaciones importantes sobre los organismos de mayor tamaño corporal o nivel trófico alto puede suponer una seria amenaza para la estructura energética y de tamaños de los ecosistemas pelágicos naturales (Capítulos 2 y 3). Un dato que no es menor, si se considera que los artes de pesca en general se centran en los individuos más grandes de la población, ejerciendo una mayor presión sobre estos individuos, lo cual se traduce en una mayor mortalidad en estos grupos. Este resultado

destaca la importancia de los mecanismos *top-down* para determinar la estructura de tamaños de las comunidades pelágicas. Rossberg et al. (2008) al proponer, que eliminar los mecanismos *top-down* (es decir, pesca y control del sistema por parte de los depredadores tope) generan la pérdida de la uniformidad observada en la relación entre abundancia y tamaño corporal en una comunidad, se constituye en una de las pocas excepciones existentes, ya que los mecanismos tradicionalmente propuestos para explicar la presencia de los espectros de tamaño ajustándose a un valor en particular suelen ser de tipo *bottom-up* (es decir, factores que afecten la eficiencia de la transferencia de energía desde los productores primarios hacia los depredadores tope) (Rossberg et al. 2008). La importancia observada del proceso de la pesca no es sorprendente, si se considera que Cury et al. (2003) ya había propuesto que un ecosistema no es conducido por un solo tipo de control, sino que existe una sutil combinación de los distintos tipos de control, y que el efecto de la pesca es capaz de afectar al ecosistema en su totalidad debido a que las especies están estrechamente relacionadas a través del proceso de depredación.

Del mismo modo, los resultados al simular los efectos del incremento del esfuerzo de pesca en la región de Chile Central (Capítulo 3) permiten mostrar que los indicadores elegidos basados en el tamaño corporal (la pendiente y el coeficiente de determinación del ETBN, el espectro de biomasa acumulada relativos a lo largo del gradiente del nivel trófico) son sensibles a los cambios en el esfuerzo pesquero. Sin embargo, lo rápido que fue el cambio en la estructura de tamaños y en la biomasa comunitaria total (sucedieron durante el quince por ciento inicial de las simulaciones), implica que su funcionalidad es para demostrar efectos y no para prevenirlos. Por otro lado, los resultados en la pesquería de arrastre camaronero evidencian que el modelo lineal del ETBN no es útil para describir la estructura de tamaños en pesquerías donde el efecto de la pesca va más allá de la simple extracción de individuos (ver los trabajos de Jennings & Kaiser 1998, Steele & Schumacher 2000 para una revisión de los efectos de la pesca a nivel ecosistémico). En el contexto de la administración pesquera, se vuelve importante por tanto, no solamente el uso del ETBN, sino además considerar su variabilidad y el posible empleo de modelos no lineales.

Los impactos humanos crónicos (ej. la pesca) son análogos a los experimentos de prensa hidráulica, donde el retorno al estado original es imposible a menos que los impactos (la presión ejercida) se reduzcan o eliminen totalmente (Hughes et al. 2005). Además, algunos sistemas han cambiado hasta el punto en que parece ya no pueden recuperar el ensamble original de especies (Scheffer et al. 2001, Collie et al. 2004), como pareciera ser el caso de la comunidad bentónico/demersal del Mar Caribe de Colombia. Asimismo, debido a la invisibilidad de la resiliencia y a la presencia de histéresis en su respuesta (Scheffer et al. 2001, Scheffer & Carpenter 2003), los ecosistemas no suelen mostrar señales de alerta de un cambio masivo. Las consecuencias de estas observaciones para la gestión son profundas, los esfuerzos para incrementar y mantener la resiliencia de los estados deseados de los ecosistemas, es probablemente la manera más pragmática y efectiva para manejarlos (Scheffer & Carpenter 2003, Hughes et al. 2005), especialmente en estos tiempos donde las perturbaciones naturales que afectan los ecosistemas están siendo agravadas por la acción del hombre a escala local y global (Scheffer et al. 2001, IPCC 2007).



5.4.- Perspectiva futura

La infinidad de impactos que la actividad del hombre está generando sobre los ecosistemas marinos, están afectando su estabilidad y resiliencia, por esta razón, el trabajo futuro debería enfocarse en desarrollar la teoría de espectro de tamaños para sistemas alejados del estado estable, y afectados por distintas perturbaciones. Para esto será necesario desarrollar el actual modelo utilizado en esta Tesis incorporando nuevas rutinas, y por otro lado, trabajar con un modelo en donde los nodos de la red trófica sean los EVDA, pero en donde estos puedan crecer y “convertirse” en individuos de un EVDA de un tamaño mayor, y reproducirse e incrementar la abundancia poblacional de un rango de tamaños menor.

Los cambios a realizar en el modelo actual, deberían incluir las siguientes mejoras:

- Permitir incorporar el efecto de la variabilidad del medio ambiente (ej. cambios en temperatura o salinidad), misma que es capaz de afectar las diferentes tasas metabólicas de los organismos. Para obtener los nuevos valores de las tasas será necesario realizar experimentos para determinar el efecto en las distintas tasas de los cambios en las distintas variables medioambientales de interés.
- Incorporar la variable espacial en las simulaciones al incorporar la posibilidad de trabajar con más de un parche de individuos, entre los cuales se activarían tasas de migración, siempre que los niveles de una población excedan un determinado umbral.
- En el modelo que emplea EVDA, es necesario incorporar los cambios ontogenéticos que se dan a lo largo de la vida de los organismos, lo cual implicaría que una fracción de los organismos de cada especie de tamaño “crezca” en una especie de tamaño con mayor tamaño corporal.
- Evaluar la variabilidad del espectro de tamaños agregando análisis del comportamiento de los residuos del espectro, ajuste a modelos diferentes al lineal, y la incorporación del concepto de diversidad de tamaños.

Con estas mejoras, se espera potenciar la teoría de espectro de tamaños y la modelación de los mismos, de forma tal que se pueda optimizar su aplicación a investigación en escalas oceanográficamente relevantes.

6.- CONCLUSIONES

Las principales conclusiones de esta tesis se resumen a continuación:

1. El ETBN es robusto frente a los cambios estructurales de la mayoría de las propiedades de las redes tróficas analizadas (aproximadamente el 90% de las redes tróficas simuladas tienen pendientes entre -1.40 y -0.80; i.e. se acepta parcialmente la Hipótesis 2.1). Las simulaciones realizadas (Capítulo 2) sugieren que los principales propiedades que gobiernan la pendiente del ETBN son la pendiente de la relación entre el tamaño corporal y el nivel trófico, la estabilidad de la biomasa comunitaria, y el nivel trófico máximo y promedio de la red trófica (i.e. se rechaza la Hipótesis 2.2).
2. La estructura de tamaños de una comunidad es una característica bastante conservativa (Capítulos 1 y 2) (i.e. se rechaza las Hipótesis 1.2 y 1.3), si bien es afectada por las perturbaciones (i.e. se acepta la la Hipótesis 3.1), rápidamente genera una nueva estructura de tamaños de la comunidad que demuestra a su vez ser conservativa, mientras la perturbación se mantenga (Capítulos 1 y 3).
3. Cuando una comunidad se enfrenta a los efectos indirectos de una pesquería de alta capacidad extractiva y descarte, su espectro de tamaño puede perder la linealidad (i.e. se acepta la Hipótesis 1.1), pero, al menos en los niveles de esfuerzo observados en el Mar Caribe de Colombia la regularidad de la estructura de tamaños se mantiene. En el caso de la pesca de arrastre camaronero, la estructura resultante se puede describir por medio de la distribución no-lineal de Pareto Tipo II (Capítulo 1).
4. Las perturbaciones medioambientales que generan respuestas en la composición de especies no necesariamente afectan la estructura de tamaños de un ecosistema, del mismo modo, perturbaciones que afectan la estructura de tamaños pueden no alterar la composición de especies de la comunidad (Capítulo 1) (i.e. se rechazan las Hipótesis 1.2 y 1.3).
5. La variación residual alrededor de la pendiente primaria del ETBN es útil como un indicador ecosistémico, ya que se encuentra correlacionado con el esfuerzo

pesquero aplicado sobre especies de la comunidad (Capítulo 3). Esto muestra la importancia de no simplemente analizar la generalidad en los ETBN, pero además de evaluar su variabilidad (Capítulo 1) (i.e. se acepta la Hipótesis General).

6. La pendiente primaria del ETBN es afectada por el nivel del esfuerzo pesquero, sin embargo, a diferencia de la variación residual, existe un umbral por encima del cual se vuelve insensible a mayores incrementos en el esfuerzo pesquero (Capítulo 3), lo cual parece indicar que la estructura comunitaria pasa a un nuevo régimen alterno (Capítulo 1 y Capítulo 3), uno sobreexplotado, pero que por sobre ese umbral es independiente del esfuerzo pesquero.
7. No existe una única relación entre la pendiente y el intercepto de los ETBN, y consecuentemente no es posible derivar un parámetro del otro. Esto es importante cuando se diseñan indicadores ecosistémicos basados en los ETBN (Capítulo 4) (i.e. se rechaza la Hipótesis 4.1).



7.- REFERENCIAS

- Acevedo K, Bohórquez-Herrera J, Moreno F, Moreno C, Molina E, Grijalba-Bendeck M, Gómez-Canchong P (2007) Tiburones y Rayas (Subclase Elasmobranchii) Descartados por la Flota de Arrastre Camaronero en el Caribe de Colombia. *Acta Biol Colombiana* 12(2):69-80.
- Albert R, Barabasi AL (2002). Statistical mechanics of complex networks. *Rev Modern Physics* 74:47–97.
- Alverson DL, Freeberg MH, Pope JG, Murawski SA (1994) A global assessment of fisheries bycatch and discards. *FAO Fish Tech Pap* 339:1-233.
- Amaral LA, Scala A, Barthelemy M, Stanley HE (2000) Classes of small-world networks. *Proc Nat Acad Sci (USA)* 97:11149–11152.
- Andrade CA (2000) The circulation and variability of the Colombian Basin in the Caribbean Sea. PhD Thesis, University of Wales.
- Andrade CA, Barton ED, Mooers CNK (2003) Evidence for an eastward flow along the Central and South American Caribbean Coast. *J Geoph Res* 108(C6):3185.
- Arana P, Arredondo M, Silva N, Venturini V (1993) Evaluación directa del stock de langostino colorado en la zona centro-sur. Final Report of Project FIP 93-05.
- Armstrong RA (1999) Stable model structures for representing biogeochemical diversity and size spectra in plankton communities. *J Plankton Res* 21(3):445–464.
- Baca RM, Threlkeld ST (2000) The effects of toxicants on planktonic systems: an integrated approach using the analysis of size distributions. *J. Aqua Ecos Stress Rec* 8:95-105.
- Baird M E, Suthers IM (2007) A size-resolved pelagic ecosystem model. *Ecol Model* 203:185–203.
- Baird ME (2010) Limits to prediction in a size-resolved pelagic ecosystem model. *J Plankton Res* 32(8):1131-1146.
- Baker CS, Clapham PJ (2004) Modelling the past and future of whales and whaling. *Trends Ecol Evol* 19:365–371.
- Barber RT Chávez FP (1986) Ocean variability in relation to living resources during the 1982-83 El Niño. *Nature* 319: 279-285.

- Bascompte J (2007) Networks in ecology. (Invited Views) *Basic Appl Ecol* 8: 485-490.
- Beamish RJ, Benson AJ, Sweeting RM, Neville CM (2004) Regimes and the history of the major fisheries off Canada's west coast. *Prog Oceanogr* 60:355–385.
- Beddington JR (1975) Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency. *J Anim Ecol* 44:331–340.
- Begon M, Mortimer M, Thompson D (1996) *Population Ecology: A Unified Study of Animals and Plants*. 3rd edn. Wiley-Blackwell, UK.
- Belgrano A, Allen AP, Enquist BJ, Gillooly JF (2002) Allometric scaling of maximum population density: a common rule for marine phytoplankton and terrestrial plants. *Ecol Lett* 5:611–613.
- Bengtsson J, Angelstam P, Elmqvist T, Emanuelsson U, Folke C, Ihse M, Moberg F, Nystrom M (2003) Reserves, resilience, and dynamic landscapes. *Ambio* 32:389–96.
- Benoit E, Rochet MJ (2004) A continuous model of biomass size spectra governed by predation and the effects of fishing on them. *J Theor Biol* 226:9-21.
- Berlow EL, Dunne JA, Martinez ND, Stark PB, Williams RJ, Brose U (2009) Simple prediction of interaction strengths in complex food webs. *Proc Natl Acad Sci* 106: 187-191.
- Bianchi G, Gislason H, Graham K, Hill L, Jin X, Koranteng K, Manickchand-Heileman S, Payá I, Sainsbury K, Sanchez F, Zwanenburg K (2000) Impact of fishing on size composition and diversity of demersal fish communities. *ICES J Mar Sci* 57:558-571.
- Blackburn TM, Lawton JH, Pimm SL (1993) The relationship between abundance and body-size in natural animal assemblages. *J Anim Ecol* 62:519–528.
- Blanchard JL, Jennings S, Law R, Castle MD, McCloghrie P, Rochet MJ, Benoit E (2009) How does abundance scale with body size in coupled size-structured food webs? *J Anim Ecol* 78:270-280.
- Blanco JM, Echevarría F, García C (1994) Dealing with size-spectra: some conceptual and mathematical problems. *Sci Mar* 58:17-29.
- Boesch DF (1974) Diversity, stability and response to human disturbance in estuarine ecosystems. En: *Structure, functioning and management of ecosystems*. Proc First Int Congr Ecol PUDOC Wageningen:109-114
- Bozzano A, Sarda F (2002) Fishery discard consumption rate and scavenging activity in the northwestern Mediterranean Sea. – *ICES J Mar Sci* 59: 15-28.

- Britton JC, Moreton B (1994) Marine carrion and scavengers. *Ocean Mar Biol Anal Ann Rev* 32:369-434.
- Brose U, Berlow EL, Martinez ND (2005) Scaling up keystone effects from simple to complex ecological networks. *Ecol Lett* 8:1317–1325.
- Brose U, Williams RJ, Martinez ND (2006a) Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecol Lett* 9:1228-1236.
- Brose U, Jonsson T, Berlow EL, Warren P, Banasek-Richter C, Bersier LF, Blanchard JL, Brey T, Carpenter SR, Cattin MF, Cushing L, Dawah HA, Dell T, Edwards F, Harper-Smith S, Jacob U, Ledger ME, Martinez ND, Memmott J, Mintenbeck K, Pinnegar JK, Rall BC, Rayner TS, Reuman DC, Ruess L, Ulrich W, Williams RJ, Woodward G, Cohen JE (2006b) Consumer-resource body-size relationships in natural food webs. *Ecology* 87(10):2411-2417
- Brose U (2008) Complex food webs prevent competitive exclusion among producer species. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 275:2507–2514.
- Brown JH (1995) *Macroecology*, The University of Chicago Press.
- Brown JH, Gillooly JP, Allen AP, Savage VM, West GB (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85:771–1789.
- Brucet S, Boix D, López-Flores R, Badosa A, Moreno-Amich R, Quintana XD (2006) Size and species diversity of zooplankton communities in fluctuant Mediterranean salt marshes. *Estuar Coast Shelf Sci* 67: 424-432.
- Bruggeman J, Kooijman SA (2007) A biodiversity-inspired approach to aquatic ecosystem modeling. *Limnol Ocean* 52:1533-44.
- Case TJ, Casten RG (1979) Global stability and multiple domains of attraction in ecological systems. *Am Nat* 113:705–714.
- Chavez F, Ryan J, Lluch-Cota S, Niquen M (2003) From anchovies to sardines and back: multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science* 299:217-221.
- Cicerone R, Orr J, Brewer P, Haugan P, Merlivat L, Ohsumi T, Pantoja S, Poertner HO, Urban E (2004) The Ocean in a High-CO₂ World. *Oceanography* 17(3):72-78.
- Clauset A, Shalizi CR, Newman MEJ (2009) Power-law distributions in empirical data. *SIAM Review* 51:661-703.
- Cohen JE, Jonsson T, Carpenter SR (2003) Ecological community description using the food web, species abundance, and body size. *Proc Natl Acad Sci (USA)* 100:1781–1786.

- Cohen JE, Briand F, Newman CM (1990) Community food webs: data and theory. Berlin, Germany: Springer.
- Cohen JE, Pimm SL, Yodzis P, Saldana J (1993) Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *J Anim Ecol* 62:67–78.
- Collie JS, Richardson K, Steele JH (2004) Regime shifts: can ecological theory illuminate the mechanisms? *Prog Oceanogr* 60:281–302.
- Connell JH, Sousa WP (1983) On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *Am Nat* 121:789–824.
- Cook R (2003) The magnitude and impact of bycatch mortality by fishing gear. En: Sinclair M, Valdimarsson G (Eds.) *Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem*. FAO, Rome, pp. 219–233.
- Cotgreave P (1993) The relationship between body-size and population abundance in animals. *Trends Ecol Evol* 8:244–248.
- Cousins SH (1985) Ecologists build pyramids again. *New Scientist* 106:50-54.
- Cousins SH (1987) The decline of the trophic level concept. *Trends Ecol Evol* 2:312-316.
- Cózar A, García CM, Gálvez JA (2003) Analysis of plankton size spectra irregularities in two subtropical shallow lakes (Esteros del Iberá, Argentina). *Can J Fish Aquat Sci* 60: 411–420.
- Cury P, Shannon L, Shin Y (2003) The functioning of marine ecosystems: a fisheries perspective. En: Sinclair M, Valdimarsson G (Eds.) *Responsible fisheries in the marine ecosystem*, FAO, Rome, pp 103-123.
- Cury P, Shannon L (2004) Regime shifts in upwelling ecosystems: observed changes and possible mechanisms in the northern and southern Benguela. *Prog Oceanogr* 60:223–243.
- Cyr H (2000) Individual energy use and the allometry of population density. En: Brown JH, West GB (Eds.) *Scaling in Biology*, Oxford University Press, Oxford. pp. 267–295.
- Damuth J (2001) Scaling of growth: Plants and animals are not so different. *Proc Nat Acad Sci USA* 98(5):2113–2114.
- Daneri G, Dellarossa V, Quiñones R, Jacob B, Montero P, Ulloa O (2000) Primary production and community respiration in the Humboldt Current System off Chile and associated oceanic areas. *Mar Ecol Prog Ser* 197:41–49.

- DeAngelis DL, Goldstein RA, O'Neill RV (1975) A model for trophic interactions. *Ecology* 56:881–892.
- DeAngelis DL (1980) Energy Flow, Nutrient Cycling, and Ecosystem Resilience. *Ecology* 61 (4):764-771.
- de Bruyn AMH, Marcogliese DJ, Rasmussen JB (2002) Altered body size distributions in a large river fish community enriched by sewage. *Can J Fish Aquat Sci* 59:818–828.
- de Roos AM, Schellekens T, Van Kooten T, Van De Wolfshaar K, Claessen D, Persson L (2008) Simplifying a physiologically structured population model to a stage-structured biomass model. *Theor Popul Biol* 73:47–62.
- Drgas A, Radziejewska T, Warzocha J (1998) Biomass size spectra of near-shore shallow-water benthic communities in the Gulf of Gdansk (Southern Baltic Sea). *PSZN I: Mar Ecol* 19(3):209–228.
- Duarte LO, Gómez-Canchong PG, Manjarrés L, García CB, Escobar F, Altamar J, Viaña JE, Tejada K, Sánchez J Cuello F (2006) Variabilidad circadiana de la tasa de captura y la estructura de tallas en camarones e ictiofauna acompañante en la pesquería de arrastre del Mar Caribe de Colombia. *Invest Mar* 34(1):23-42.
- Dunne JA, Williams RJ, Martinez ND (2002) Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecol Lett* 5:558–567.
- Duplisea DE (1998) Structuring of benthic communities, with a focus on size spectra. Ph.D, thesis, Stockholm Univ.
- Duplisea DE (2000) Benthic organism biomass size-spectra in the Baltic Sea in relation to the sediment environment. *Limonol Oceanogr* 45(3): 558-568.
- Duplisea DE, Kerr SR, Dickie LM (1997) Demersal fish biomass size spectra on the Scotian Shelf, Canada: species replacement at the shelfwide scale. *Can J Fish Aqua Sci* 54: 1725-1735.
- Elton CS (1927) *Animal ecology*. Sidgwick and Jackson, London.UK
- Enquist BJ, West GB, Charnov EL, Brown JH (1999) Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature* 401:907–911.
- FAO (1995) World fishery production. Supplement of the FAO Yearbook of Fishery Statistics, vol. 76. 35 pp.
- FAO (2007) El Estado Mundial de la Pesca y la Acuicultura 2006. Departamento de Pesca y Acuicultura de la FAO. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma, Italia. <http://www.fao.org>, Accedido: 01/08/10.

- Finlay K, Beisner BE, Patoine A, Pinel-Alloul B (2007) Regional ecosystem variability drives the relative importance of bottom-up and top-down factors of zooplankton size spectra. *Can J Fish Aquat Sci* 64:516-529.
- Florez-Leiva L, Manjarrés L, Gómez-Canchong P, Díaz-Pulido G, Duarte LO (2007) Marine Macroalgae Affected by Shrimp Trawling on the Caribbean Sea, Colombia. *Rev Acad Colomb Cienc* 31(118): 41-48.
- Folke C, Carpenter S, Walker B, Scheffer M, Elmqvist T, Gunderson L, Holling CS (2004) Regime shifts, resilience and biodiversity in ecosystem management. *Annu Rev Ecol Syst* 35:557–581.
- Fossing H, Gallardo VA, Jorgensen BB, Hottel M, Nielsen LP, Schulz H, Canfield DE, Forster S, Glud RN, Gundersen JK, Kqver J, Ramsing NB, Teske A, Thamdrup B, Ulloa O (1995) Concentration and transport of nitrate by the mat-forming sulphur bacterium *Thioploca*. *Nature* 374:713–715.
- France R, Chandler M, Peters R (1998) Mapping trophic continua of benthic food webs: body size d15N relationships. *Mar Ecol Prog Ser* 174:301–306.
- Fry B, Quinones RA (1994) Biomass spectra and stable-isotope indicators of trophic level in zooplankton of the northwest Atlantic. *Mar Ecol Prog Ser* 112:201–204.
- Fulton EA, Smith ADM, Punt AE (2005) Which ecological indicators can robustly detect effects of fishing?. *ICES J Mar Sci* 62: 540-551.
- García M, Martínez J (1985) Evaluación de la pesquería de camarones en el Caribe colombiano. Inf. Tec. INDERENA CIP, Cartagena, 13 p.
- García CB, Duarte LO, Altamar J, Manjares L (2007) Demersal fish density in the upwelling ecosystem off Colombia, Caribbean Sea: Historic outlook. *Fish Res* 85:68-73.
- Gaston KJ, Blackburn TM (2000) *Pattern and Process in Macroecology*, Blackwell Science.
- Gaudard M, Ramsey P, Stephens M (2006) *Interactive Data Mining and Design of Experiments: the JMP® Partition and Custom Design Platforms*. North Haven Group.
- Gin KYH, Guo J, Cheong HF (1998) A size-based ecosystem model for pelagic waters. *Ecol Model* 112:53–72.
- Gislason H, Rice JC (1998) Modelling the response of size and diversity spectra of fish assemblages to changes in exploitation. *ICES J Mar Sci* 55: 362-370.

- Glibert P, Seitzinger S, Heil C, Burkholder J, Parrow M, Codispoti L, Kelly V (2005) The role of eutrophication in the global proliferation of Harmful algal blooms: New perspectives and new approaches. *Oceanography* 18(2):198-209.
- Golley FB (1983) Introduction. In: Golley FB (Ed) *Tropical rain forest ecosystem: Structure and function*. *Ecosystems of the world* 14a. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- Grimm V, Schmidt E, Wissel C (1992). On the application of stability concepts in ecology. *Ecol Model* 63:143-161.
- Grimm V, Wissel C (1997). Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia* 109: 323-334.
- Gristina M, Bahri T, Fiorentino F, Garafalo G (2006) Comparison of demersal fish assemblages in three areas of the Strait of Sicily under different trawling pressure. *Fish Res* 81: 60–71.
- Gunderson LH, Holling CS (Eds.) (2002). *Panarchy; understanding transformations in human and natural systems*. Washington, DC: Island Press.
- Gunderson LH, Pritchard Jr L (Eds.) (2002) *Resilience and the Behavior of Large-scale Systems*, Island Press.
- Gurney WSC, Nisbet RM (1998) *Ecological Dynamics*. Oxford University Press, USA.
- Gutierrez AP (1996) *Applied Population Ecology: A Supply/Demand Approach*. John Wiley & Sons, New York, USA.
- Haedrich RL, Barnes SM (1997) Changes over time of the size structure in an exploited shelf fish community. *Fish Res* 31: 229-239.
- Hall SJ (1999) *The effects of fishing on Marine ecosystems and communities*. Blackwell Science. Oxford, 274 p.
- Han BP, Straskraba M (2001) Size dependence of biomass spectra and abundance spectra: the optimal distributions. *Ecol Model* 145:175–187.
- Hansson SO, Helgesson G (2003). What is stability?. *Synthese* 136: 219-235.
- Hilborn R, Walters CJ (1992) *Quantitative Fisheries Stock Assessment: Choice, Dynamics and Uncertainty*. Chapman and Hall, New York. 570 p.
- Holling CS (1973) Resilience and stability of ecological systems. *Annu Rev Ecol Syst* 4:1–23

- Holling CS (2001) Understanding the Complexity of Economic, Ecological, and Social Systems. *Ecosystems* 4:390-405.
- Hughes T, Bellwood D, Folke C, Steneck R, Wilson J (2005) New paradigms for supporting the resilience of marine ecosystems. *Trends Ecol Evol* 20(7):381-386.
- INPA (2000) Boletín estadístico Pesquero Colombiano 1999-2000. Bogotá, 139 p.
- INVEMAR (2000) Programa Nacional de Investigaciones en Biodiversidad Marina y Costera-PNIBM. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR-FONADE, MMA, Santa Marta, Colombia.
- IPCC (2007) Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, Pachauri, R.K and Reisinger, A. (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 104 pp.
- Jackson JBC, Kirby MX, Berger WH, Bjorndal KA, Botsford LW, Bourque BJ, Bradbury RH, Cooke R, Erlandson J, Estes JA, Hughes TP, Kidwell S, Lange CB, Lenihan HS, Pandolfi JM, Peterson CH, Steneck RS, Tegner MJ, Warner RR (2001) Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293: 629-638.
- Jennings S, Blanchard JL (2004) Fish abundance with no fishing: predictions based on macroecological theory. *J Anim Ecol* 73:632-642.
- Jennings S, Dulvy NK (2005) Reference points and reference directions for size-based indicators of community structure. *ICES J Mar Sci* 62:397-404.
- Jennings S, Pinnegar JK, Polunin NVC, Boon TW (2001) Weak cross-species relationships between body size and trophic level belie powerful size-based trophic structuring in fish communities. *J Anim Ecol* 70:934-944.
- Jennings S, Pinnegar JK, Polunin NVC, Warr KJ (2002) Linking size-based and trophic analyses of benthic community structure. *Mar Ecol Prog Ser* 226:77-85.
- Jennings S, Kaiser MJ (1998) The effects of fishing on marine ecosystems. *Adv Mar Biol* 34:201-352.
- Jennings S, Mackinson S (2003) Abundance-body mass relationships in size-structured food webs. *Ecol Lett* 6:971-974.
- Jennings S (2005) Size-based analyses of aquatic food webs. En: Belgrano A, Scharler U, Dunne JA, Ulanowicz RE (Eds.) *Aquatic Food Webs: an ecosystem approach*, Oxford University Press, New York, pp 86-97.

- Jetz W, Carbone C, Fulford J, Brown JH (2004) The scaling of animal space use. *Science* 306:266–268.
- Joyce S (2000) The dead zones: Oxygen-starved coastal waters. *Environ Health Persp* 108:A120-A125.
- Kaiser MJ, Hiddink JG (2007) Food subsidies from fisheries to continental shelf benthic scavengers: are they important?. *Mar Ecol Prog Ser* 318:267-276.
- Kelleher K (2005) Discards in the world's marine fisheries: An update. *FAO Fish Tech Pap* 470:1-131.
- Kerr SR (1974) Theory of size distribution in ecological communities. *J Fish Res Board Can* 31:1859–1862.
- Kerr SR, Dickie LM (2001) *Biomass Spectrum*, Columbia University Press.
- Kimura DK (1977) Logistic model for estimating selection ogives from catches of codends whose gives overlap, *J Cons Ciem* 38(1):116–119.
- Kleiber M (1932) Body size and metabolism. *Hilgardia* 6:315–332.
- Kleiber M (1961) *The fire of life: An intruduction to animal energetics*. John Wiley&Sons, New York.
- Knowlton N (2004) Multiple 'stable' states and the conservation of marine ecosystems. *Prog Ocean* 60(2-4):387-396.
- Law R, Morton RD (1993) Alternate permanent states of ecological communities. *Ecology* 74:1347–1361.
- Le Quéré C, Harrison SP, Prentice IC, Buitenhuis ET, Aumont O, Bopp L, Claustre H, Cotrim da Cunha L, Geider R, Giraud X, Klaas C, Kohfeld KE, Legendre L, Manizza M, Platt T, Rivkin RB, Sathyendranath S, Uitz J, Watson AJ, Wolf-Gladrow D (2005) Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models. *Global Change Biol* 11:2016–2040.
- Leal CP, Quiñones RA, Chávez C (2010) What factors affect the decision making process when setting TACs?: The case of Chilean fisheries. *Mar Pol* 34:1183–1195.
- Lewontin RC (1969) The meaning of stability. En: *Diversity and stability in ecological systems* (pp. 13–24). Brookhaven Symposia in Biology, 22.
- Li WKW (2002) Macroecological patterns of phytoplankton in the northwestern North Atlantic Ocean. *Nature* 419: 154–157.

- Lindeman R (1942) The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23:399–418.
- Link JS (2005) Translating ecosystem indicators into decision criteria. *ICES J Mar Sci* 62: 569-576.
- Link JS, Stockhausen WT, Methratta ET (2005) Food-web theory in marine ecosystems. En: Belgrano A, Scharler U, Dunne JA, Ulanowicz RE (Eds.) *Aquatic Food Webs: an ecosystem approach*, Oxford University Press, New York, pp 98–113.
- Loeuille N, Loreau M (2005) Evolutionary emergence of size-structured food webs. *Proc Nat Acad Sci (USA)* 102:5761–5766.
- Loeuille N, Loreau M (2006) Evolution of body size in food webs: does the energetic equivalence rule hold? *Ecol Lett* 9:171–178.
- Londoño A (1967) La pesca del camarón comercial en Sudamérica, especialmente en Colombia; su biología, taxonomía, artes de pesca, procedimientos y estadísticas con mención de algunas especies de los Estados Unidos y Japón. Tesis de Grado. UJTL. Bogotá, 105 p.
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle DA (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294:804–808.
- Lowe-McConnell RH (1991) *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge University Press. Cambridge, 395 p.
- Lundvall D, Svanbäck R, Persson L, Byström P (1999) Size-dependent predation in piscivores: interactions between predator foraging and prey avoidance abilities. *Can J Fish Aquat Sci* 56:1285–1292.
- Makarieva AM, Gorshkov VG, Li BL (2004) Body size, energy consumption and allometric scaling: a new dimension in the diversity-stability debate. *Ecol Compl* 1:139-175.
- Manjarrés L, Duarte LO, Altamar J, Escobar F, García CB, Cuello F (2008) Effects of using bycatch reduction devices on the Colombian Caribbean Sea shrimp fishery. *Cien Mar* 34(2):223–238.
- Margalef R (1969) Diversity and stability: a practical proposal and a model of interdependence. En: *Diversity and stability in ecological systems*. Brookhaven Symp Biol 22: 25-37.
- Marquet PA, Quiñones RA, Abades S, Labra F, Tognelli M, Arim M, Rivadeneira M (2005) Scaling and power-laws in ecological systems. *J Exp Biol* 208:1749-1769.

- Maury O, Faugeras B, Shin YJ, Poggiale JC, Ben Ari T, Marsac F (2007) Modeling environmental effects on the size-structured energy flow through marine ecosystems. Part 1: the model. *Prog Ocean* 74(4):479–499.
- May RM (1973) *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton
- May RM (1977) Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature* 269:471–477.
- May RM (2006) Network structure and the biology of populations. *Trends Ecol Evol* 21:394–399.
- McCann KS (2000) The diversity-stability debate. *Nature* 405:228-233
- Mills CE (2001) Jellyfish blooms: are populations increasing globally in response to changing ocean conditions?. *Hydrobiologia* 451:55-68.
- Moloney CL, Field JG (1991) The size-based dynamics of plankton food webs. I. a simulation model of carbon and nitrogen flows. *J Plankton Res* 13:1003–1038.
- Montoya JM, Pimm SL, Sole RV (2006). Ecological networks and their fragility. *Nature* 442:259–264.
- Mora J (1986) La industria pesquera en el Caribe colombiano. En: *Memorias del V seminario Nacional de Ciencias del Mar, Buenaventura*. Nov. 24-27/86, 246 pp.
- Mora J (1988) Análisis de la pesca de camarón de aguas someras (*Penaeus F. notialis* y *Penaeus brasiliensis*) efectuada por la flota camaronera del Caribe Colombiano. INDERENA CIP, Cartagena, MS.
- Murdoch WW (1970) Population regulation and population inertia. *Ecology* 51:497-502.
- Myers RA, Worm B (2003) Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature* 423:280–283.
- Neira S, Arancibia H, Cubillos L (2004) Comparative analysis of trophic structure of commercial fishery species off central Chile in 1992 and 1998. *Ecol Model* 172 (2–4):233–248.
- Neutel AM, Heesterbeek JAP, van de Koppel J, Hoenderboom G, Vos A, Kaldeway C, Berendse F, de Ruiter PC (2007) Reconciling complexity with stability in naturally assembling food webs. *Nature* 449:599-602.

- Niklas KJ, Enquist BJ (2001) Invariant scaling relationships for interspecific plant biomass production rates and body size. *Proc Nat Acad Sci (USA)* 98:2922–2927.
- Nyström M, Folke C (2001) Spatial resilience of coral reefs. *Ecosystems* 4:406–17.
- Odum HT (1983) *Systems ecology: An introduction*. John Wiley and Sons, New York.
- Olsson P, Folke C, Berkes F (2004) Adaptive co-management for building resilience in social–ecological systems. *Environ Manage* 34:75–90.
- O'Neill RV, De Angelis DL, Waide JB, Allen TFH (1986) A hierarchical concept of ecosystems. *Monographs in Population Biology* 23. Princeton University Press, N. J.
- Orians GH (1974) Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. En: WH van Dobben WH, Lowe-McConnell RH (Eds.) *Unifying concepts in ecology*. Junk, The Hague, 139-150pp.
- Otto SB, Rall BC, Brose U (2007) Allometric degree distributions facilitate food-web stability. *Nature* 450:1226–1229.
- Pagola-Carte S (2004) ABC method and Biomass Size Spectra: what about macrozoobenthic biomass in hard substrata? *Hydrobiologia* 527: 163–176.
- Paloheimo JE, Cadima E (1964) Excerpts from "On statistics of mesh selection". *ICNAF Ann Meet Doc* 98.
- Pascual M, Dunne JA (Eds.) (2006) *Ecological networks: Linking structure to dynamics in food webs*. Oxford: Oxford University Press.
- Patiño F, Florez F (1993) *Ecología marina del Golfo de Morrosquillo*. Universidad Nacional de Colombia, FEN. Bogotá, Colombia.
- Pauly D (1983) A selection of a simple methods for the assessment of tropical fish stocks. *FAO Fish Circ* 729:1-54.
- Pauly D, Christensen V, Walters C (2000) Ecopath, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES J Mar Sci* 57:697–706.
- Pauly D, Christensen V, Dalsgaard J, Froese R, Torres F (1998) Fishing down marine food webs. *Science* 279: 860-863.
- Pereira C (1995) Estimación de algunos parámetros biológico-pesqueros del camarón rosado *Penaeus (Farfantapenaeus) notialis* (Pérez-Farfante 1967) en las zonas sur y norte del Caribe Colombiano durante 1993. *Tesis Biología Marina*. UJTL, Bogotá, 60 p.

- Peters RH (1983) *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Peters RH (1991) *A Critique for Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Peterson GD, Allen CR, Holling CS (1998) Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems* 1:6–18.
- Pimm SL (1984). The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307: 321-325.
- Pimm SL (2002). *Food webs* (2nd Ed.). Chicago: The University of Chicago Press.
- Pimm SL, Lawton JH, Cohen JE (1991) Food web patterns and their consequences. *Nature* 350: 669-674.
- Piñeros V, Sieguert P (1989) *La pesquería del camarón en el Caribe colombiano*. Thesis, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Colombia.
- Pitcher TJ, Watson R, Forrest R, Valtysson H, Guennette S (2002) Estimating illegal and unreported catches from marine ecosystems: a basis for change. *Fish Fish* 3:317-339.
- Plagányi ÉE (2007) *Models for an ecosystem approach to fisheries*. FAO Fisheries Technical Paper. No. 477. Rome, FAO. 108p.
- Platt T (1985) Structure of the marine ecosystem: Its allometric basis. En: Ulanowicz RE, Platt T (Eds.). *Ecosystem theory for biological oceanography*. *Can Bull Fish Aquat Sci* 213:55-64.
- Platt T, Denman K (1977) Organization in the pelagic ecosystem. *Helgol Wiss Meeresunters* 30: 575-581.
- Platt T, Denman K (1978) The structure of the pelagic marine ecosystem. *Rapp P-v Réun Cons Int Explor Mer* 173:60–65.
- Platt T, Lewis MR, Geider R (1984) Thermodynamics of the pelagic ecosystem: Elementary closure conditions for biological production in the open ocean. *Flows of energy and materials in marine ecosystems: Theory and practice*. NATO Conference Series 4, *Mar Sci* 13:49-84.
- Polovina JJ (1984) Model of a coral reef ecosystem I. The ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals. *Coral Reefs* 3 (1):1–11.
- Pope JG, Knights BJ (1982) Comparisons of the length distribution of combined catches of all demersal fishes in surveys of the North Sea and Faroe Bank. En: Mercer MC (Ed.)

- Multispecies Approaches to Fisheries Management. *Can Spec Pub Fish Aqua Sci* 59: 116-118.
- Pope JG, Stokes TK, Murawski SA, Idoine JS (1988) A comparison of fish size composition in the North Sea and on Georges Bank. En: Wolff WW, Soeder CJ, Drepper FR (Eds.) *Ecodynamics e Contributions to Theoretical Ecology* Springer, Berlin , pp. 146-152.
- Pope JG, Rice JC, Daan N, Jennings S, Gislason H (2006) Modelling an exploited marine fish community with 15 parameters e results from a simple size-based model. *ICES J Mar Sci* 63:1029-1044.
- Poulin FJ, Franks PJS (2010) Size-structured planktonic ecosystems: constraints, controls and assembly instructions. *J Plankton Res* 32(8): 1121-1130.
- Proulx SR, Promislow DE, Phillips PC (2005) Network thinking in ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 20:345–353.
- Quintana XD, Comín FA, Moreno-Amich R (2002) Biomass-size spectra in aquatic communities in shallow fluctuating Mediterranean salt marshes (Empordà wetlands, NE Spain). *J Plankton Res* 24:1149-1161.
- Quintana XD, Boix D, Badosa A, Brucet S, Compte J, Gascón S, López-Flores R, Sala J, Moreno_Amich R (2006) Community structure in mediterranean shallow lentic ecosystems: size-based vs. taxon-based approaches. *Limnetica* 25(1-2):303-320.
- Quiñones RA (1994) A comment on the use of allometry in the study of pelagic ecosystem processes. *Sci Mar* 58:11-16.
- Quiñones RA, Barriga O, Dresdner J, Arancibia H, Aliaga B, Chávez C, Henríquez G, Navarrete I, Palma C, Salgado H, González N (2003b) Análisis económico, social y biológico de la crisis pesquera de la VIII Región (1997-2002). Informe Final Proyecto Análisis biológico, económico y social de las pesquerías de la VIII Región. Fondo Nacional de Desarrollo Regional de la Región del Bio Bio (Código BIP 20183334-0). Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción: 566 pp + anexos.
- Quiñones RA, Platt T, Rodríguez J (2003a) Patterns of biomass size spectra from oligotrophic waters of the Northwest Atlantic. *Progr Oceanog* 57:405-427.
- Quiroga E, Quiñones RA, Palma M, Sellanes J, Gallardo VA, Gerdes D, Rowe G (2005) Biomass size-spectra of macrobenthic communities in the oxygen minimum zone off Chile. *Estuar Coastal Shelf Sci* 62:217-231.
- Raffaelli D, Hall S, Emes C, Manly B (2000) Constraints on body size distributions: an experimental approach using a small-scale system. *Oecologia* 122:389-398.

- Rall BC, Guill C, Brose U (2007) Food-web connectance and predator interference dampen the paradox of enrichment. *Oikos* 117(2):202–213.
- Real LA (1977) Kinetics of functional response. *Am Nat* 111:289-300.
- Rice JC (2000) Evaluating fishery impacts using metrics of community structure. *ICES Journal of Marine Science* 57: 682–688.
- Rice J, Gislason H (1996) Patterns of change in the size spectra of numbers and diversity of the North Sea fish assemblage, as reflected in surveys and models. *ICES J Mar Sci* 53:1214–1225
- Rice JC, Rochet MJ (2005) A framework for selecting a suite of indicators for fisheries management. *ICES J Mar Sci* 62:516-527.
- Rigler FH (1975) The concept of energy flow between trophic levels. En: Van Dobben WH, Lowe-McConnel RH (Eds.) *Unifying concepts of ecology* Dr. W. Junk B.V. Publishers, The Hague, Netherlands. pp. 15-26.
- Robson BJ, Barmuta LA, Fairweather PG (2005) Methodological and conceptual issues in the search for a relationship between animal body-size distributions and benthic habitat architecture. *Mar Freshw Res* 56:1–11.
- Rochet MJ, Trenkel VM (2003) Which community indicators can measure the impact of fishing? A review and proposals. *Can J Fish Aqua Sci* 60:86-99.
- Rodríguez J (1994) Some comments on the size-based structural analysis of the pelagic ecosystem. En: Rodríguez J, Li WKW (Eds.) *The size structure of pelagic ecosystems*, *Sci Mar*58(1-2):1-10.
- Rodríguez J (2010) *Ecología*. 2ª Edición. Ediciones Pirámide. Madrid, España.
- Rodríguez J, Tintoré J, Allen JT, Blanco JM, Gomis D, Reul A, Ruiz J, Rodríguez V, Echevarría F, Jiménez-Gómez F (2001) Mesoscale vertical motion and the size structure of phytoplankton in the ocean. *Nature* 410:360–363.
- Rodríguez J, Mullin M (1986a) Relation between biomass and body weight of plankton in a steady state oceanic ecosystem. *Limnol Oceanogr* 31 (2): 361-370.
- Rodríguez J, Mullin M (1986b) Diel and interannual variation of size-distribution of oceanic zooplanktonic biomass. *Ecology* 67: 215-222.
- Romanuk TN, Hayward A, Hutchings JA (2011) Trophic level scales positively with body size in fishes. *Global Ecol Biogeogr* 20:231-240.

- Rossberg AG, Ishii R, Amemiya T, Itoh K (2008) The top-down mechanism for body-mass-abundance scaling. *Ecology* 89:567-580.
- Scheaffer RL, Mendenhall W, Ott L (1990) *Elementary survey sampling*. 4th edn. Duxbury Press. USA.
- Scheffer M, Carpenter SR (2003) Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends Ecol Evol* 18:648–656.
- Scheffer M, Carpenter S, Foley JA, Folke C, Walker B (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413:591–596.
- Schwinghamer P (1981) Characteristic Size Distributions of Integral Benthic Communities. *Can J Fish Aqua Sci* 38:1255-1263.
- Schwinghamer P (1983) Generating ecological hypotheses from biomass spectra using causal analysis: a benthic example. *Mar Ecol Prog Ser* 13:151-166.
- Schwinghamer P (1985) Observations on size-structure and pelagic coupling of some shelf and abyssal benthic communities. En: Gibbs PE (Ed.) *Proc. 19th European Marine Biological Symposium*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 347-359
- Sheldon RW, Sutcliffe Jr WH, Prakash A (1977) Structure of pelagic food chain and relationships between plankton and fish production. *J Fish Res Board Can* 34:2334–2353.
- Sheldon RW, Prakash A, Sutcliffe Jr WH (1972) The size distribution of particles in the ocean. *Limnol Oceanogr* 17: 327-340.
- Shin YJ, Cury P (2004) Using an individual-based model of fish assemblages to study the response of size-spectra to changes in fishing. *Can J Fish Aquat Sci* 61:414-431.
- Shin YJ, Rochet MJ, Jennings S, Field JG, Gislason H (2005) Using size-based indicators to evaluate the ecosystem effects of fishing. *ICES J Mar Sci* 62:384-396.
- Shurin JB, Gruner DS, Hillebrand H (2006) All wet or dried up? Real differences between aquatic and terrestrial food webs. *Proc R Soc B* 273:1–9.
- Skalski GT, Gilliam JF (2001) Functional responses with predator interference: viable alternatives to the Holling type II model. *Ecology* 82:3083-3092.
- Smayda TJ (1997) Harmful Algal Blooms: Their Ecophysiology and General Relevance to Phytoplankton Blooms in the Sea. *Limnol Oceanogr* 42(5):1137-1153.

- Solan M, Cardinale BJ, Downing AL, Engelhardt KAM, Ruesink JL, Srivastava DS (2004) Extinction and ecosystem function in the marine benthos. *Science* 306:1177–1180.
- Sole RV, Montoya JM (2001) Complexity and fragility in ecological networks. *Proc R Soc Lond B* 268:2039-2045
- Sosa-Lopez A, Mouillot D, Do Chi T, Ramos Miranda J (2005) Ecological indicators based on trophic rank distributions of fish biomass: an application to the Términos coastal lagoon, Mexico. *ICES J Mar Sci* 62:453-458.
- Sparre P, Venema S (1997) Introduction to tropical fish stock assessment. Manual. FAO Fish Tech Pap 306(1):1-420.
- Sprules WG, Munawar M (1986) Plankton size spectra in relation to ecosystem productivity, size and perturbation. *Can J Fish Aquat Sci* 43:1789-1794.
- Steele JH (1974) *The Structure of Marine Ecosystems*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 128 pp.
- Steele JH, Schumacher M (2000) Ecosystem structure before fishing. *Fish Res* 44:201-205.
- Stevick PT, Allen J, Clapham PJ, Friday N, Katona SK, Larsen F, Lien J, Mattila DK, Palsball, PJ, Sigurjonsson J, Smith TD, Oien N, Hammond PS (2003) North Atlantic humpback whale abundance and rate of increase four decades after protection from whaling. *Mar Ecol Prog Ser* 258:263–273.
- Stobberup KA, Inejih CAO, Traoré S, Monteiro C, Amorim P, Erzini K (2005) Analysis of size spectra off northwest Africa: a useful indicator in tropical areas? *ICES J Mar Sci* 62:424-429.
- SUBPESCA (2005) Subsecretaría de Pesca. Informe Técnico (R. Pesq.) N° 104-05. Cuota global anual de captura para las unidades de pesquería de anchoveta (*Engraulis ringens*) y sardina española (*Sardinops sagax*) regiones I y II, año 2006. Gobierno de Chile.
- SUBPESCA (2007). Subsecretaría de Pesca. Informe Técnico (R. Pesq.) N° 97. Cuota global anual de captura de merluza comun (*Merluccius gayi gayi*), año 2008. Gobierno de Chile.
- SUBPESCA (2008a) Subsecretaría de Pesca. Informe Técnico (R. Pesq.) N° 085. Cuota global anual de captura para las unidades de pesquería de anchoveta (*Engraulis ringens*) y sardina común (*Strangomera bentincki*) V a X regiones, año 2009. Gobierno de Chile.

- SUBPESCA (2008b) Subsecretaría de Pesca. Informe Técnico (R. Pesq.) N° 101/2008. Cuota global anual de captura de jurel, entre la XV y X regiones, año 2009. Gobierno de Chile.
- SUBPESCA (2009) Cuota global anual de captura para las unidades de pesquería de anchoveta (*Engraulis ringens*) y sardina común (*Strangomera benticki*) V a X regiones, año 2010. Informe técnico (RPESQ) 106-2009.
- SUBPESCA (2010a) Suspensión temporal del acceso en la unidad de pesquería de merluza común (*Merluccius gayi gayi*) entre la IV región y el paralelo 41°28,6'L.S. 2010-2011. Informe técnico (RPESQ) 040-2010.
- SUBPESCA (2010b) Suspensión temporal de acceso a las unidades de pesquería de jurel V a IX regiones, 2010-2011. Informe técnico (RPESQ) 049-2010.
- Sugihara G, García S, Gulland JA, Lawton JH, Maske H, Paine RT, Platt T, Rachor E, Rothschild BJ, Ursin EA, Zeitschel BFK (1984) Ecosystem dynamics. Group Report. En: May RM (Ed.) *Exploitation of Marine Communities*. Dahlem Conference 1984, Springer-Verlag, Berlin, Germany, pp. 131-153.
- Sweeting CJ, Badalamenti F, D'Anna G, Pipitone C, Polunin NVC (2009) Steeper biomass spectra of demersal fish communities after trawler exclusion in Sicily. *ICES J Mar Sci* 66:195–202.
- Thiam D, Traoré S, Domain F, Mané S, Monteiro C, Mbye E, Stobberup K A (2004) Size spectra analysis of demersal fish communities in Northwest Africa. En: Chavance P, Ba M, Gascuel D, Vakily M, Pauly D (Eds) *Marine Fisheries, Ecosystems, and Societies in West Africa: Half a Century of Change*. Proceedings of an International Symposium, Dakar, Senegal, 24-28 Junio 2002. ACPeUE Fisheries Research Reports, 15, Bruselas. 530 pp.
- Thygesen U, Farnsworth K, Andersen KH, Beyer J (2005) How optimal life history changes with the community size-spectrum. *Proc R Soc B* 272:1323–1331.
- Tilman D, Downing JA (1994). Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367: 363-365.
- Ulanowicz RE, Puccia CJ (1990) Mixed trophic impacts in ecosystems. – *Coenoses* 5: 7-16.
- Ursin E (1973) On the prey size preference of cod and dab. *Meddr. Danm. Fisk.-og Havunders* 7:85-98.
- Veloso F (1983) Estimación del crecimiento y de algunas relaciones morfométricas del camarón y de algunas relaciones morfométricas del camarón pintado *Penaeus* (*Farfantapenaeus*) *brasiliensis* Latreille 1817 y del camarón rojo *Penaeus*

- (*Farfantapeneaus*) *notialis* Pérez-Farfante 1967 del Caribe Colombiano. Tesis UJTL, Bogotá, 42 p.
- Verity PG, Smetacek V (1996) Organism life cycles, predation, and the structure of marine pelagic ecosystems. *Mar Ecol Prog Ser* 130:277-293.
- Viaña J, Manjarrés L (2004) Inventario y caracterización general de la flota industrial de arrastre que operó en la zona norte del Caribe colombiano durante el año 2000. En: L. Manjarrés (ed.). *Pesquerías demersales del área norte del Mar Caribe de Colombia y parámetros biológico-pesqueros y poblacionales del recurso pargo*. INPA, COLCIENCIAS, Universidad del Magdalena. Santa Marta, 317 pp.
- Viaña J, Medina A, Barros M, Manjarrés L, Altamar J, Solano M (2004) Inventario y caracterización general de la flota industrial de arrastre que operó en la zona norte del Caribe colombiano durante el año 2000. En: Manjarrés L (Ed.) *Pesquerías demersales del área norte del mar Caribe de Colombia y parámetros biológico - pesqueros y poblacionales del recurso pargo*. Editorial Gente Nueva. Bogotá, Colombia. pp. 115-151.
- Vidondo B, Prairie YT, Blanco JM, Duarte CM (1997) Some aspects of the analysis of size spectra in aquatic ecology. *Limnol Ocean* 42:184-192.
- Vitousek PM, Aber J, Howarth RW, Likens GE, Matson PA, Schindler DW, Schlesinger WH, Tilman GD (1997) Human alteration of the global nitrogen cycle: Causes and consequences. *Ecol Applic* 7:737-750.
- Walker B, Carpenter S, Anderies J, Abel N, Cumming GS, Janssen M, Lebel L, Norberg J, Peterson GD, Pritchard R (2002). *Resilience Management in Social-ecological Systems: a Working Hypothesis for a Participatory Approach*. *Cons Ecol* 6 (1): 14. [online] URL:<http://www.consecol.org/vol6/iss1/art14>.
- Walker B, Holling CS, Carpenter SR, Kinzig A (2004). *Resilience, Adaptability and Transformability in Social-ecological Systems*. *Ecol Soc* 9 (2): 5. [online] URL: <http://www.ecologyandsociety.org/vol9/iss2/art5>.
- Walters C, Christensen V, Pauly D (1997) Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic massbalance assessments. *Rev Fish Biol Fish* 7(2):139–172.
- Warwick RM (1984) Species size distributions in marine benthic communities. *Oecologia* 61:32-41.
- West GB. (1999) The Origin of Universal Scaling Laws in Biology. *Physica A* 263:104-113.
- White EP, Ernest SKM, Kerkhoff AJ, Enquist BJ (2007) Relationships between body size and abundance in ecology. *Trends Ecol Evol* 22:323–330.

- Williams RJ, Martinez ND (2000) Simple rules yield complex food webs. *Nature* 404:180–183.
- Williams RJ, Martinez ND (2004a) Limits to trophic levels and omnivory in complex food webs: theory and data. *Am Nat* 163:458-468.
- Williams RJ, Martinez ND (2004b) Stabilization of chaotic and non-permanent food web dynamics. *Eur Phys J B* 38:297–303.
- Woodward G, Ebenman B, Emmerson M, Montoya JM, Olesen JM, Valido A, Warren PH (2005) Body size in ecological networks. *Trends Ecol Evol* 20: 402–409.
- Worm B, Duffy E (2003) Biodiversity, productivity and stability in real food webs. *Trends Ecol Evol* 18(12):628-632.
- Ye Y (2002) Bias in estimating bycatch-to-shrimp ratios. *Aquat Living Resour* 15:149-154.
- Yodzis P, Innes S (1992) Body size and consumer–resource dynamics. *Am Nat* 139:1151–1175.
- Yvon-Durocher G, Montoya JM, Emmerson MC, Woodward G (2008) Macroecological patterns and niche structure in a new marine food web. *Central Eur J Biol* 3:91–103.
- Zar J (1999) *Biostatistical Analysis*. 4th edn. Prentice Hall. New Jersey, USA.
- Zárate M (1995) Algunas Consideraciones sobre el Estado Actual de la Pesquería del Camarón de Aguas Someras en el Caribe Colombiano con base en datos de Captura y Esfuerzo Pesquero, 16 p.
- Zhou M (2006) What determines the slope of a plankton biomass spectrum? *J Plankton Res* 28:437–448.