



Universidad de Concepción
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas

**ESTRUCTURA TRÓFICA DE LA COMUNIDAD BENTO-
DEMERSAL ASOCIADA A LA PESCA DE
ARRASTRE CENTRO SUR DE CHILE, BASADA EN SU
COMPOSICIÓN ISOTÓPICA**

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

Por: TANIA STEPHANIE PONCE LÓPEZ

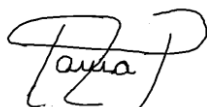
Profesor Guía: LUIS CUBILLOS SANTANDER

Agosto, 2020
CONCEPCIÓN-CHILE

AUTORIZACIÓN

Quien suscribe, Tania Stephanie Ponce López, 17.254.952-7, alumno del Programa Magíster en Ciencias con mención en Pesquerías, que imparte la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, de la Universidad de Concepción, declara ser autor de la Tesis “Estructura trófica de la comunidad bento-demersal asociada a la pesca de arrastre centro sur de Chile, basada en su composición isotópica”. y conceder derecho de publicación, comunicación al público y reproducción de esa obra, en forma total o parcial en cualquier medio y bajo cualquier forma del mismo, a la Universidad de Concepción, Chile, para formar parte de la colección material o digital de cualquiera de las Bibliotecas de la Universidad de Concepción y del Repositorio Institucional UdeC. Esta autorización es de forma libre y gratuita, y considera la reproducción de la obra con fines académicos y de difusión tanto nacional como internacionalmente.

Asimismo, quien suscribe declara que dicha obra no infringe derechos de autor de terceros.



.....

5 octubre 2020

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

Profesor Guía

Dr. Luis Cubillos Santander
Departamento de Oceanografía
Universidad de Concepción

Comisión Evaluadora



Dr. Leonardo Castro
Departamento de Oceanografía
Universidad de Concepción

Dr. Javier Ciancio
Centro Para el estudio de Sistemas Marinos
Centro Nacional Patagónico

Dr. Miguel Araya Christie
Facultad de Recursos Naturales Renovables
Universidad Arturo Prat

AGRADECIMIENTOS

Mi más sincero agradecimiento en primer lugar a mi profesor tutor Luis Cubillos por apoyarme en cada paso de mi educación profesional y académica, por estar presente e ir avanzando juntos en el desarrollo de esta tesis, por creer en mi, por su constante motivación y positivismo ante la vida, y por la gran paciencia que tuvo conmigo. Agradezco también a mi comisión evaluadora: al profesor Javier Ciancio por la entrega de gran conocimiento en Argentina y su gran disposición para ser parte de este trabajo y estar siempre atento al proceso y a resolver dudas. Al profesor Leonardo Castro por considerarme siempre en trabajos, muy necesario en tiempos de estudio, y por su guía y preocupación en los detalles de esta tesis. Finalmente, al profesor Miguel Araya por sus aportes y motivación para participar de este trabajo.

Agradezco a Blanca Bustos por motivarme desde el principio a seguir estudiando, a mi compañera de Magíster Camila Sagua quién fue un apoyo muy importante también, al igual que otros amigos y amigas de postgrado presentes en todo este proceso como la Chefita, Braulio, Juan Antón y Milagros. También agradezco a Pamela Barrientos y Valentina Manríquez por su gran apoyo siempre, en distintos aspectos de mi vida profesional y personal.

A mi familia: mi madre, hermano, mis sobrinos y mi primo Sergio que siempre me están apoyando en todo lo que deseo hacer y confiando plenamente en mi y en mis capacidades. A mi padre que, aunque ya no esté presente, sigue entregándome motivación y aguante.

Especial agradecimiento a mis compañeras de casa Alondra y Dani, por hacer que este proceso final de escritura y termino de tesis fuera mucho mas fácil y agradable. Gracias por el apoyo, la amistad y el cariño y a Dani también por ayudarme en el proceso de esta tesis.

Finalmente agradezco enormemente a mis amigas y amigos que desde distintas partes han estado enviándome siempre energía, buenos deseos y motivación para avanzar y terminar este proceso.

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Agradecimientos a la beca de estudios de postgrado otorgada por la Dirección de Postgrado de la Universidad de Concepción y beca de mantención otorgada por COPAS-Sur Austral.

También los autores agradecen el financiamiento de COPAS Sur-Austral ANID PIA Apoyo CCTE AFB170006.

A pesquera Camanchaca Pesca Sur y a INPESCA, por facilitar muestras para realizar estudio.

Al Laboratorio de Evaluación de Poblaciones Marinas (EPOMAR) por financiamiento y permitirme realizar la tesis en sus dependencias.

Agradecimiento a Juan Vilches por la obtención de muestras de agua y sedimentos en el marco del Proyecto FIPA 2017-66 “Estudio del reclutamiento in situ de crustáceos demersales”.

Al Laboratorio de Oceanografía Pesquera y Ecología Larval (LOPEL), por obtención de muestras de MOP en la columna de agua, gracias a proyectos como el monitoreo de prospección de huevos (MPH) y al Monitoreo Costero. Y por facilitar implementos, conocimiento y dependencias para poder realizar análisis.

Al laboratorio de “Geoquímica Orgánica Marina”, por facilitar implementos necesarios para analizar y procesar muestras, especialmente a Victor Acuña.

Finalmente, a Pamela Barrientos y Daniela Peña que fueron parte del proceso de apoyo de preparación de muestras.

TABLA DE CONTENIDO

Índice de tablas.....	viii
Índice de figuras	xi
Resumen	xiii
ABSTRACT.....	xiii
Introducción general	1
Planteamiento del problema	6
HIPÓTESIS.....	7
OBJETIVOS.....	8
CAPITULO I.....	9
Nicho isotópico y sobreposición de nicho en crustáceos bentónicos y peces demersales asociados a la pesca de arrastre de fondo en la zona centro- sur en Chile	10
Resumen.....	11
Introducción.....	13
Metodología.....	18
Área de estudio	18
Muestras de tejido.....	18
Análisis de isótopos estables	19
Análisis de datos	20
Resultados.....	22
Discusión	25
Agradecimientos.....	32
Referencias	33

CAPITULO II	53
Fuentes basales y niveles tróficos de las especies bentónicas y demersales más abundantes de la zona de pesca centro-sur	54
Resumen	55
Introducción	57
Metodología	61
Área de estudio	61
Muestras de tejido	62
Análisis de isótopos estables	62
Análisis de datos	64
Resultados	66
Discusión	70
Agradecimientos	76
Bibliografía	77
Discusión general	95
BIBLIOGRAFÍA GENERAL	101



ÍNDICE DE TABLAS

Capítulo I: Nicho isotópico y solapamiento de nicho en comunidades de crustáceos bentónicos y peces demersales vulnerados por la pesca de arrastre de fondo en la zona centro- sur en Chile.

Tabla 1: Resumen de especies analizadas, nombre común, cantidad de individuos analizados, promedio de tallas (mm) y su desviación estándar (SD), valores promedios de isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ +SD y relación C: N + SD.....**43**

Tabla 2: valores de área total (TA) y elipses estándar corregido para cada una de las especies evaluadas.....**44**

Tabla 3: valores de las métricas comunitarias de layman para crustáceos bentónicos y peces demersales estudiados.....**44**

Tabla 4: valores de las métricas comunitarias de layman para los 3 grupos identificados (A, B y C).....**45**

Tabla 5: Grupos identificados (A, B Y C) y especies pertenecientes a cada uno, con sus respectivos porcentajes de sobreposición de nicho isotópico. Se observa el porcentaje que queda sobrepuesto de cada especie de las filas, en el área total (95%) de las especies en las columnas.....**45**

Capítulo II: Fuentes basales y niveles tróficos de las especies bentónicas y demersales más abundantes de la zona de pesca centro-sur.

Tabla 1: Resumen de especies muestreadas diferenciadas por grupos identificados. Nombre común, cantidad de individuos analizados, promedio de tallas (mm) + SD y valores promedios de isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ + SD y relación C: N + SD.....**85**

Tabla 2: Valores promedio y desviación estándar de isótopos de ^{13}C y ^{15}N : provenientes de materia orgánica superficial y de fondo en la columna de agua, en áreas de pesca, y en zona más costera. También valores del sedimento en plataforma continental, y de zooplancton obtenido de bases de datos de proyecto fondecyt 1161131 (copépodos) y de contenido estomacal de los organismos estudiados (eufáusidos y juveniles de langostino), y ejemplos de ambiente pelágico (reineta y sardina).....**85**

Tabla 3: Resumen de análisis de contenido estomacal en peces muestreados. Especies, número de individuos, estómagos vacíos, cantidad de presas, y número + porcentaje de cada especie identificada como presa en los estómagos.....**86**

ÍNDICE DE FIGURAS

Capítulo I: Nicho isotópico y sobreposición de nicho en crustáceos bentónicos y peces demersales asociados a la pesca de arrastre de fondo en la zona centro- sur en Chile.

Figura 1. Área de estudio ubicada en zonas de pesca de arrastre en Chile centro sur alrededor de los 36°S. Lances de pesca de langostinos (puntos azules) y lances de merluza común (puntos verdes). Entre los 100 y 300 m de profundidad.46

Figura 2. Representación del espacio isotópico bi-dimensional de las especies de crustáceos bentónicos y peces demersales incluidas en las estimaciones de nichos isotópicos.....47

Figura 3. Nicho isotópico para las especies consideradas dentro de la comunidad bentónica (crustáceos izquierda) y la comunidad demersal (peces a la derecha), donde las líneas punteadas representan el área total para cada especie (nicho total) y las elipses representan el área de elipse estándar a un 40% (núcleo del nicho).....47

Figura 4. Amplitud de nicho isotópico de cada especie, según estimación del área de elipse estándar posterior (SEAb)..48

Figura 5: resultados bayesianos de las métricas para ambas comunidades. Los puntos negros representan la moda, y los recuadros presentan los percentiles del 50%, 75% y 95%. dY_range = rango de d15N, Dx_rango = rango de d13C, TA= área total, CD = distancia media al centroide, MNND = distancia media al vecino más cercano, SDNND = desviación estándar de la distancia media al vecino más cercana.....49

Figura 6: Dendrograma con agrupaciones de especies resultantes entre crustáceos bentónicos y peces demersales analizados.....50

Figura 7: Plot del Grupo A determinado por análisis de cluster, se identifican 5 especies, 3 crustáceos bentónicos (camarones y langostino colorado) y 2 peces demersales (merluza cola y besugo).	50
Figura 8: Plot del Grupo B determinado por análisis de cluster, se identifican 4 especies, ambas jaibas, langostino amarillo y la raya volantín.....	51
Figura 9: Plot del Grupo C determinado por análisis de cluster, se identifican 3 especies, chancharro, lenguado y pejerrata. Con alto grado de solapamiento en general (tabla 2)	51
Figura 10: Índice de especialización para los 3 grupos identificados, diferenciados por isótopo de C y N.....	52

Capítulo II: Fuentes basales y niveles tróficos de las especies bentónicas y demersales más abundantes de la zona de pesca centro-sur

Figura 1. Área de estudio ubicada en zonas de pesca de arrastre en Chile centro sur alrededor de los 36°S. Lances de pesca de langostinos (puntos azules) y lances de merluza común (puntos verdes), lances para obtener materia orgánica particulada asociada a zonas de pesca (puntos rojos) y lances de sedimento asociado a los fondos de zonas vulnerables (puntos grises).....87

Figura 2: (**Sup**). Un biplot de firmas isotópicas estables para los consumidores (crustáceos bentónicos: camarones y langostino colorado) y fuentes (zooplancton, detritus y materia orgánica particulada POM, y peces demersales). Las barras de error representan intervalos de confianza del 95% e incorporan el error en las firmas isotópicas de la fuente y en los factores de enriquecimiento trófico. (**inf**) La región de mezcla simulada para el biplot. Se muestran las posiciones de los crustáceos bentónicos como consumidores (puntos negros) y el promedio de firmas de la fuente (cruces blancas). Los contornos de probabilidad están en el nivel del 5% (contorno más exterior) y en cada nivel del 10%.....88

Fig.3 Boxplot que representa las posibles fuentes de alimentación de los crustáceos del grupo A con mayor representatividad (eje x) con la proporción de cada una, observándose las fuentes con mayor aporte a la dieta. Siendo la sardina común y la merluza común las mas relevantes.....89

Fig.4 Boxplot que representa las posibles fuentes de alimentación de los crustáceos del grupo B con mayor representatividad (eje y) con la proporción de

cada una, observándose las fuentes con mayor aporte a la dieta (eje x), siendo la sardina y el langostino colorado los más importantes.....89

Figura 5: **(Sup)**. Un biplot de firmas isotópicas estables para los consumidores (peces demersales, grupo A) y fuentes (guiado según contenido estomacal y bibliografía) Las barras de error representan intervalos de confianza del 95% e incorporan el error en las firmas isotópicas de la fuente y en los factores de enriquecimiento trófico. **(inf)** Boxplot que representa las posibles fuentes de alimentación de los peces del grupo A con mayor representatividad (eje y) con la proporción de cada una, observándose las fuentes con mayor aporte a la dieta (eje x).90

Figura 6: **(Sup)**. Un biplot de firmas isotópicas estables para los consumidores (peces demersales, grupo C) y fuentes (guiado según contenido estomacal y bibliografía) Las barras de error representan intervalos de confianza del 95% e incorporan el error en las firmas isotópicas de la fuente y en los factores de enriquecimiento trófico. **(inf)** Boxplot que representa las posibles fuentes de alimentación de los peces del grupo C con mayor representatividad (eje y) con la proporción de cada una, observándose las fuentes con mayor aporte a la dieta (eje x).....91

Figura 7: **(Sup)**. Un biplot de firmas isotópicas estables para los consumidores (merluza común) y fuentes (guiado según contenido estomacal y bibliografía) Las barras de error representan intervalos de confianza del 95% e incorporan el error en las firmas isotópicas de la fuente y en los factores de enriquecimiento trófico. **(inf)** Boxplot que representa las posibles fuentes de alimentación de la merluza común, con mayor representatividad (eje y) con la proporción de cada una, observándose las fuentes con mayor aporte a la dieta (eje x).....92

Figura 8: biplot de isótopos del consumidor y las líneas bases. En este caso una representación de las bases consideradas (zooplancton: eufáusidos y copépodos). Considerando a la sardina como consumidor.93

Figura 9: Demostración de modelación MCMC con 3 cadenas, para posterior gráfica de densidad de los niveles tróficos para cada especie.93

Figura 10: Gráfico de densidad que determina el nivel trófico para cada una de las especies analizadas.....94

Figura 11: Gráfica de densidad Siber que visualiza los niveles tróficos, medias y desviaciones estándar.....94

RESUMEN

Los trazadores biológicos naturales que se basan en las relaciones isotópicas de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) constituyen un enfoque sólido para trazar las vías de flujo de energía a través de las redes alimentarias. En los ecosistemas marinos los isótopos de C y N son de gran utilidad para entender cómo se estructuran las especies dentro de una comunidad, además de conocer las interacciones y flujos de energía entre diferentes componentes de las mismas. El estudio de la ecología trófica en zonas impactadas por la pesca con el análisis de isótopos estables (AIE) es relevante para comprender el funcionamiento de los ecosistemas afectados. En efecto, los métodos convencionales para determinar la dieta pueden verse influenciados por el arte de pesca y el consumo reciente de cada individuo, lo que podría no representar la dieta general de las especies. Por lo tanto, es necesario sumar a esta información, métodos complementarios, como el AIE que permite evaluar el rol trófico a través de la dieta en un periodo de tiempo más largo. El método de AIE considera que los organismos poseen los mismos valores isotópicos que sus dietas más un factor de discriminación trófica. Esto se debe a que los isótopos estables son fraccionados de forma diferencial durante los procesos metabólicos. De esta manera, los tejidos de los consumidores poseen valores distintos de isótopos estables (^{13}C y ^{15}N) con relación a su alimento o presa dada esta discriminación. El ^{15}N se usa para comprender las interacciones de la red alimentaria y estimar nivel trófico y, por otro lado, el ^{13}C permite trazar las fuentes de carbono orgánico y flujos de energía en ecosistemas acuáticos.

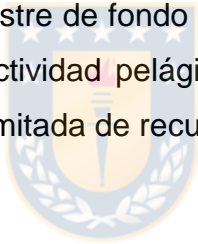
El objetivo general de esta tesis fue caracterizar la estructura trófica bentónica-demersal de las especies más abundantes que componen la fauna acompañante de las pesquerías de arrastre de langostinos y merluza común en la zona centro sur de Chile. Para ello se determinó el nicho isotópico de crustáceos bentónicos y peces demersales, considerando su amplitud y sobreposición de nicho entre

especies mediante el área estándar de elipses bayesianas. Además, se comparó la comunidad de crustáceos bentónicos con la comunidad de peces; y se determinaron agrupaciones de especies según la composición isotópica. En general, tanto los crustáceos bentónicos como peces presentaron tamaños de nichos isotópicos pequeños reflejando una reducida diversidad de recursos que aportan a la dieta. Crustáceos y peces demersales se estructuraron en tres agrupaciones, las que destacan por estar compuestos por especies especializadas en el uso de recursos y solapamiento del nicho isotópico al interior de cada grupo. La merluza chilena quedó aislada, tal vez debido a su acceso a fuentes de alimento pelágico (zooplancton y peces). El grado de solapamiento varió al interior de cada grupo, diferenciándose uno con menor solapamiento entre sus especies y otro muy solapado, lo que indicaría una más alta competencia por los recursos en ese caso. Los isótopos estables de C y N permiten agrupar especies funcionales con usos y hábitats de nicho similares, y contribuir al enfoque de manejo basado en el ecosistema.

Con el objeto de determinar los aportes de materia orgánica (MO) que predominan en este ecosistema bentónico-demersal se consideran los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de MOP, del sedimento, y de las especies que habitan esta zona, dando como resultado valores de $\delta^{13}\text{C} > -22\text{‰}$. Esto implica que la producción primaria marina es la más relevante a pesar de tener aportes fluviales cercanos y que puede ocurrir cierta estacionalidad. Por otro lado, para identificar los mayores aportes a la dieta de cada grupo evaluado, se utilizaron modelos de mezcla bayesiana donde se identificó que la producción marina pelágica asociado al traspaso de carbono en la red trófica es la fuente más importante para la comunidad bentónica y demersal en la zona centro sur de Chile. En el caso de los crustáceos bentónicos, se encontró que las poblaciones tuvieron mayor aporte por alimento pelágico con composición similar a la sardina común, probablemente debido al descenso de organismos muertos al fondo marino. Parte de los hábitos alimenticios de algunos crustáceos bentónicos, como el

carroñeo y la depredación pueden explicar esta preferencia, descartándose en este caso, preferencia por hábitos suspensívoros o detritívoros como son caracterizadas algunas de estas especies. En el caso de peces demersales, algunas especies (merluza común) presentaron marcadas preferencias alimenticias hacia los eufáusidos; y en otras, preferencia por juveniles de langostinos complementados con otras presas menores en proporción, que ayudan a diferenciarlos en el espacio isotópico.

Por último, los niveles tróficos determinados en este estudio (NT = 2.7 a 3.6) son característicos de consumidores secundarios y terciarios, entre ellos descomponedores. Las especies de crustáceos bentónicos y peces demersales se caracterizan por su abundancia relativa y amplia distribución, probablemente resilientes a la pesca de arrastre de fondo debido a una estructura trófica corta, que gracias a la alta productividad pelágica, logran ser parte de poblaciones exitosas, con la diversidad limitada de recursos que consumen



ABSTRACT

Natural biological tracers based on carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) isotope ratios are a robust approach for mapping energy flow paths through food webs. In marine ecosystems, the C and N isotopes are very useful to understand how species are structured within a community, as well as to know the interactions and energy flows between different components of the community. The study of trophic ecology in areas impacted by fishing with the analysis of stable isotopes (SIA) is relevant to understand the functioning of affected ecosystems, since conventional methods to determine diet, can be influenced by fishing gear and, when observing in situ the feeding of each individual, do not represent the general diet of the species but rather what they are consuming at the last moment before being captured by the net. Therefore, it is necessary to add to this information, complementary methods, such as SIA that allows evaluating the trophic role through the diet in a longer period of time. The SIA method considers that organisms have the same isotopic values as their diets plus a trophic discrimination factor. This is due to the fact that stable isotopes are differentially fractionated during metabolic processes. In this way, the tissues of consumer have different values of stable isotopes (^{13}C and ^{15}N) in relation to their food or prey given this discrimination. ^{15}N is used to understand food web interactions and estimate trophic level and, on the other hand, ^{13}C allows tracing organic carbon sources and energy flows in aquatic ecosystems.

The general objective was to characterize the demersal benthic trophic structure with the most abundant species that make up the fauna accompanying shrimp and common hake trawl fisheries in the south-central zone of Chile. For this purpose, the isotopic niche of benthic crustaceans and demersal fish was determined, considering its amplitude and overlapping niche between species by means of the standard area of Bayesian ellipses. Besides, it was compared the community of benthic crustaceans with the community of fish; and there were determined groups of species according to the isotopic composition. In general,

both benthic crustaceans and fishes presented small isotopic niche sizes reflecting a reduced diversity of resources contributing to the diet. Crustaceans and demersal fishes were structured in three groups, which stand out for being composed of species specialized in the use of resources and overlapping of the isotopic niche inside each group. The Chilean hake was isolated, perhaps due to its access to sources of pelagic food (zooplankton and fish). The degree of overlap varied to the interior of each group, being differentiated one with smaller overlap between its species and another very overlapped one, which would indicate a higher competition by the resources in that case. Stable C and N isotopes allow functional species with similar uses and niche habitats to be grouped together and contribute to the ecosystem-based management approach.

In order to determine the contributions of organic matter (OM) that predominate in this benthic-demersal ecosystem, the values of $\delta^{13}\text{C}$ of MOP, of the sediment, and of the species that inhabit this area are considered, giving as a result values from $\delta^{13}\text{C} > -22\text{‰}$. This implies that marine primary production is the most relevant despite having nearby river inputs, and that some seasonality may occur. On the other hand, to identify the greatest contributions to the diet of each evaluated group, Bayesian mixture models were used, where it was identified that pelagic marine production associated to carbon transfer in the trophic network is the most important source for the benthic and demersal community in the south-central zone of Chile. In the case of benthic crustaceans, it was found that the populations had greater contribution by pelagic food with similar composition to the common sardine, probably due to the descent of dead organisms to the sea floor. Part of the feeding habits of some benthic crustaceans, such as scavenging and predation may explain this preference, discarding in this case, preference for suspension or detritivorous habits as are characterized some of these species. In the case of demersal fish, some species (common hake) presented marked food preferences towards euphausiids; and in

others, preference for young prawns supplemented with other smaller prey in proportion, which help differentiate them in the isotopic space.

Finally, the trophic levels determined in this study (NT = 2.7 to 3.6) are characteristic of secondary and tertiary consumers, including decomposers. Benthic crustacean and demersal fish species are characterized by their relative abundance and wide distribution, probably resilient to bottom trawling due to a short trophic structure, which thanks to the high pelagic productivity, manage to be part of successful populations, with the limited diversity of resources they consume.



INTRODUCCIÓN GENERAL

La zona centro sur de Chile se caracteriza por su gran importancia pesquera, destacando pesquerías sustentadas en recursos pelágicos, como demersales y bentónicos. En estos 2 últimos, la actividad pesquera se realiza con red de arrastre de fondo sobre la plataforma continental y la parte superior del talud entre 100 y 300 m de profundidad (Parraga *et al.*, 2012), destacando las pesquerías de arrastre de merluza común (*Merluccius gayi*) (Gatica *et al.*, 2015), langostino colorado (*Pleuroncodes monodon*), y langostino amarillo (*Cervimunida johni*) (Wehrtmann & Acuña, 2011).

La pesquería de langostinos está declarada en plena explotación, con cuota de captura anual para estos recursos correspondiente a 2.027 t de langostino amarillo a ser extraídas entre Valparaíso y Bío Bío (D.Ex. 240/2019); 5.518 t de langostino colorado en misma distribución (D. Ex N° 241/2019). La merluza común es un recurso sobreexplotado, con una cuota anual de 32.272 t entre la IV y los 41°28.6´ S (D. Ex. N° 853-2019) (Subpesca 2019).

Para el langostino colorado se distingue un primer período extractivo, entre 1960 y 1980, ocurriendo un proceso gradual de extinción local de las abundancias en dirección norte-sur, por lo que se lleva a cabo una veda por 3 años. Luego entre 1983 y 1988, se volvió a extraer, pero se registraron altos grados de ilegalidad y nuevamente se desplazó la actividad gradualmente hacia el sur generando una veda total en 1989, la que incluyó al langostino amarillo con fines de control. Un tercer período extractivo comenzó en 1992, basado en cuotas globales e individuales de captura, el cual se desarrolló hasta el 2000 debido a una nueva veda decretada en 2001 para la Unidad de Pesquería Sur de ambas especies de langostinos, por la mala condición de las poblaciones. Tras 10 años de veda, en 2011 comenzó el cuarto período extractivo debido al reinicio de la actividad

comercial de ambos recursos desde la Región de Valparaíso al sur (Ahumada *et al.* 2019).

En el caso de la merluza, la pesquería se inició en la década de los 30 alcanzando una extracción de 1^o mil t y un incremento notorio durante varios años, llegando a 1969 con un desembarque oficial de 130 mil t luego hubo una disminución importante debido a la sobreexplotación del recurso por 10 años (hasta 30 mil t), y posterior estabilización. Desde 1988 se observó otro aumento importante llegando al 2001 con una extracción de 122 mil t y luego otra declinación importante en los niveles de desembarque (Subpesca, 2008).

Las pesquerías de arrastre de fondo se caracterizan por afectar una amplia variedad de especies, con desventajas asociadas al alto consumo de energía, gran tamaño de la flota, reducción rápida de los stocks y baja selectividad (Laevastu *et al.*, 1996; Hiddink *et al.*, 2007; Kaiser *et al.*, 2016). Esto último determina una alta cantidad de especies asociadas como fauna acompañante, lo que constituye un serio problema de conservación ya algunas especies valiosas son desperdiciadas, y las poblaciones de especies raras y vulnerables podrían estar amenazadas. En el caso de la pesquería de crustáceos bentónicos son más de 100 especies que se encuentran como fauna asociada a nivel nacional (San Martín *et al.* 2015); con una mayor frecuencia compuesta por los mismos langostinos, seguido por merluza común (*Merluccius gayi*), el lenguado de ojo grande (*Hippoglossina macrops*), jaiba limón (*Cancer porteri*) y jaiba paco (*Murcia gaudichaudii*). En general, las especies objetivo representan en la captura total un porcentaje mayor al 70% (San Martín *et al.*, 2015). Asimismo, la captura de fauna acompañante asociada a la merluza común es similar a la descrita para la pesquería de langostinos, y está compuesta por 49 especies, destacando en importancia el chancharro (*Helicolenus lengerichi*) y pejerrata (*Coelorrhinchus aconcagua*). El segundo grupo en importancia son los crustáceos (3,3%), con el camarón nailon como especies secundaria principal (San Martín *et al.* 2015).

La estructura del fondo marino se ve afectada por la acción del arrastre de fondo en estas pesquerías, y puede tener efectos a largo plazo en el ecosistema al alterar las propiedades físicas de sus sedimentos (Queirós *et al.*, 2006, Puig *et al.*, 2012). En efecto, los ambientes naturales sedimentarios no son planicies homogéneas, sino que poseen estructuras tridimensionales que son importantes para el proceso de asentamiento y proveen refugios contra depredadores para muchas especies (Gray *et al.*, 2006). En los fondos de la zona centro-sur el sustrato dominante es la asociación fango, arena y roca-laja con núcleos intermitentes tanto latitudinal como batimétricamente (Melo *et al.*, 2007).

Los efectos ecosistémicos de la pesca de arrastre producen cambios en las relaciones depredador-presa y alteraciones en la estructuración de la trama trófica, efectos sobre la abundancia y distribución, tamaño corporal y efectos sobre poblaciones de especies que no son las objetivo (Kaiser *et al.*, 2002; 2016). Por otro lado, el uso de arrastre de fondo, rompe, entierra, y expone diversas especies como poliquetos, esponjas y corales, reduciendo así la diversidad estructural de estos sistemas. La recuperación después de la perturbación es usualmente baja ya que las áreas arrastradas son por lo general extensas y el arrastre de una zona se realiza en reiteradas oportunidades (Watling & Norse, 1998), por lo que la diversidad y densidad del megabentos (>2 cm) se reduce (Buhl-Mortensen *et al.*, 2016).

En general, uno de los efectos de la pesca es la transformación de las tramas tróficas. Para poder saber el estado de éstas, se recurre a diversos análisis que generen la información acerca de la alimentación y asimilación de lo ingerido por los organismos en un ecosistema. Esto permite visualizar las interacciones entre las especies, observando cómo influyen de manera positiva o negativa en el impacto trófico del sistema, o qué especies pueden tener sobreposición de predadores y de presas, como también conocer los flujos de energía y de los nutrientes. Además, permite comprender qué ecosistemas puede soportar especies adicionales, y que pueden ser menos estables y susceptibles a la

pérdida de especies a través del efecto sinérgico de la pesca. Por lo tanto, el conocimiento obtenido se vuelve valioso y muy útil para el enfoque de manejo ecosistémico para el manejo de las pesquerías.

Para una mejor comprensión de las interacciones tróficas, técnicas como el análisis de isótopos estables (AIE) complementa y tiene ciertas ventajas por sobre los métodos tradicionales del análisis de dieta basada en contenidos estomacales. En efecto, el AIE se sustenta en que diferentes tipos de tejidos tienen distintas tasas de recambio celular y, por lo tanto, cada tejido brinda información de la dieta sobre una escala temporal específica (Rosas & Loor, 2015). Los principales isótopos usados para estudios tróficos son el ^{13}C y ^{15}N , básicamente asociados al ciclo biogeoquímico que cumplen estos isótopos en el mar. El nitrógeno puede encontrarse en el mar como amonio, nitrito, nitrato y como nitrógeno disuelto, y también forma parte de los organismos marinos en los aminoácidos, proteínas y otros compuestos. Su distribución en el mar ocurre debido a numerosos procesos, desde el aporte debido a la degradación de organismos muertos, eventos de surgencia que aportan nutrientes a la capa fótica, o por el metabolismo de bacterias que transforman el nitrógeno a amonio, nitrito y nitrato para que luego pueda ser utilizado por el fitoplancton, o por otros organismos que aportan compuestos nitrogenados como el amoníaco y la urea. Por otra parte, el carbono ingresa al océano desde la atmósfera como CO_2 y se transforma en ácido carbónico, el cual puede generar bicarbonato que es utilizado en el proceso de fotosíntesis y otra reacción puede producir carbonato. El carbonato puede encontrarse en el exoesqueleto calcáreo y estructuras duras de algunos organismos macroscópicos y microscópicos, tal como carbonato de calcio. Éstos, al morir, transportan carbono al fondo marino y las corrientes se encargan de distribuir este elemento en el océano (Rosas & Loor, 2015). Ambos elementos, presentan átomos pesados y livianos que, al ser consumidos, se fraccionan al tener distintas velocidades de reacción para cada isótopo, los enlaces para los livianos son más débiles y, por lo tanto, se rompen con más

facilidad. Por el contrario, las moléculas con isótopos pesados forman uniones más fuertes y al tener menor movilidad realizan menos colisiones y presentan una menor capacidad de difusión. En general, los isótopos pesados intervienen en menor grado que los ligeros; por tanto, presentan una mayor resistencia a ser eliminados en los productos de excreción del metabolismo, lo que se traduce en un aumento de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre la presa y el consumidor (DeNiro & Epstein 1978; 1981, Farquhar *et al.*, 1989, Fry, 2006). La composición isotópica de carbono proporciona además información cuantitativa sobre fuentes de carbono y uso del hábitat, que en el mar pueden tener aportes desde el fitoplanctónico, macroalgas, sedimento o aportes terrígenos, entre otros, que se distinguen gracias a rangos isotópicos predeterminados (Hobson & Welch, 1992). Por su parte los isótopos de nitrógeno se pueden considerar como indicadores de los niveles tróficos que ocupan los depredadores (DeNiro & Epstein, 1981). Ambos pueden proporcionar información clave sobre la estructura de la red alimentaria y las interacciones especie-población. Estos análisis están basados en la estadística bayesiana, la que utiliza distribuciones de probabilidad para modelar incertidumbre de variables aleatorias, en este caso, amplitud de nicho y relación presas- consumidor, con lo que se puede realizar comparaciones entre especies y poblaciones, estimando parámetros en modelaciones a posteriori gracias a inferencias predictivas.

Planteamiento del problema

En Chile, la pesquería de arrastre de fondo de merluza común, camarón y langostinos tienen una historia de más de 30 años, particularmente en la zona centro-sur (Wehrtmann y Acuña, 2011; Gatica et al., 2015). Los caladeros de pesca son zonas impactadas continuamente por arrastre de pesca de fondo, y algunas poblaciones abundantes y de amplia distribución de la macrofauna bentónica (crustáceos) y demersal (peces) capturada, probablemente se han adaptado. Por lo general, las especies se asocian por la abundancia relativa en ensamblajes que se diferencian latitudinal y verticalmente, pero es factible que estén estructuradas más bien por su nicho y hábitat más que por la abundancia, cobrando importancia el análisis de la estructura trófica de estas poblaciones. Por lo general, los crustáceos decápodos bentónicos son detritívoros o carroñeros (o ambos), y suspensívoros en sus fases larvales. Asimismo, son presa de varias especies de peces demersales. ¿Cómo se relacionan tróficamente y cómo se estructuran estas especies desde el punto de vista de su nicho trófico? ¿Qué tan amplio es el tamaño del nicho trófico y cual es el grado de solapamiento? Responder a estas preguntas permite determinar la estructura trófica de la macrofauna en términos del rol que cumplen en el ecosistema con relación a los flujos de materia orgánica. No obstante, también surgen preguntas adicionales respecto de las vías que determinan la disponibilidad de fuentes de carbono al sistema bentónico, las que pueden estar asociadas con un origen pelágico vía la producción primaria que se desarrolla en la capa fótica, o a través del aporte de carbono orgánico de origen terrígeno; o ambas. En este ámbito, ¿cómo es el flujo de la energía a través de la trama trófica vía relaciones depredador-presa?

Para avanzar en la comprensión de estas problemáticas, determinar el rol trófico de ciertas especies y contribuir al uso sustentable de los recursos marinos, esta tesis utiliza métodos basados en isótopos de N y C para estudiar las especies de crustáceos bentónicos y peces demersales de la zona centro-sur de Chile. La

estructura trófica será analizada en base a muestras de especies colectadas como fauna acompañante y que se caracterizan por ser relativamente abundantes en las pesquerías de merluza común y de langostinos de la región.

HIPÓTESIS

Para caracterizar la estructura trófica de la comunidad bento-demersal en base al análisis de isótopos estables, se plantea las hipótesis para este trabajo son las siguientes:

- a) La composición isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de crustáceos bentónicos y peces demersales, tanto objetivos como de la fauna asociada, presenta diferencias significativas entre especies debido a diferencias en los hábitos alimentarios.
- b) Si el sistema bento-demersal de la zona de pesca centro-sur se caracteriza por el aporte principal de carbono orgánico asociado a la producción local autóctona (fitoplancton), con importante aporte de fuentes alóctonas (terrágeno) asociadas a la descarga de los ríos presentes en la región, entonces el carbono basal del área de estudio debería expresar una composición de $\delta^{13}\text{C}$ con rangos menores a -22‰ , que indicarían esta influencia de los aportes fluviales a este sistema.
- c) Las posiciones tróficas de la mayoría de las especies de la comunidad bento-demersal asociada a la pesca de arrastre, está representada por carroñeros, detritívoros y omnívoros de niveles tróficos intermedios.

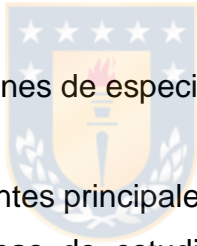
OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

- Determinar la estructura trófica de la comunidad bento-demersal en base a la composición isotópica de diferentes grupos taxonómicos y a su vez el rol que cumplen ciertas especies en el ecosistema en relación a los flujos de materia orgánica.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Comparar el nicho isotópico de crustáceos bentónicos y peces demersales para evaluar sobreposición entre especies en la comunidad.
2. Generar agrupaciones de especies según afinidad isotópica.
3. Determinar las fuentes principales de aporte de materia orgánica a los bentos de las zonas de estudio, analizando isótopos estables de carbono (eg. ^{13}C).
4. Determinar los aportes principales a la dieta, el nivel trófico de los recursos objetivos y grupos funcionales bento-demersales y el rol que cumplen en la comunidad.



CAPÍTULO I

NICHO ISOTÓPICO Y SOBREPOSICIÓN DE NICHO EN CRUSTÁCEOS BENTÓNICOS Y PECES DEMERSALES ASOCIADOS A LA PESCA DE ARRASTRE DE FONDO EN LA ZONA CENTRO-SUR DE CHILE



Nicho isotópico y sobreposición de nicho en crustáceos bentónicos y peces demersales asociados a la pesca de arrastre de fondo en la zona centro- sur de Chile.

Tania Ponce ^{1,2}, Luis A. Cubillos ^{1,2}, Javier Ciancio ³,

Leonardo Castro^{1,2} y Miguel Araya⁴

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

² Centro de Investigación Oceanográficas COPAS Sur-Austral, Departamento de Oceanografía, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

³Centro Para el Estudio de Sistemas Marinos (CESIMAR), Centro Nacional Patagónico, CONICET, Chubut, Argentina.

⁴Facultad de Recursos Naturales Renovables, Universidad Arturo Prat, Iquique, Chile.

Artículo enviado para publicación en Journal of Sea Research, titulado "Isotope niche and niche overlap in benthic crustacean and demersal fish associated to the bottom trawl fishing in south-central Chile"

Resumen

En los hábitats afectados por la pesca de arrastre de fondo que influye en la resiliencia de pocas especies abundantes, es relevante analizar cómo se estructuran las poblaciones según el concepto de nicho, y la superposición de nichos como contribución al enfoque de ordenación basado en el ecosistema. Se evaluaron y compararon ensambles de especies estructuradas por su nicho isotópico, se determinó el solapamiento de nicho y grado de especialización de las comunidades de crustáceos y peces demersales. Especies tanto objetivo como asociadas a la pesca de arrastre de fondo que se desarrolla sobre la plataforma continental y talud superior de la zona centro-sur de Chile. El análisis de isótopos estables se basó en los isótopos de carbono y nitrógeno (^{13}C y ^{15}N) y estadística bayesiana en relación al tamaño de nicho y métricas comunitarias. Se encontraron tamaños de nichos isotópicos pequeños, con reducida diversidad de recursos que aportan a la dieta, y estructurados en tres agrupaciones según afinidad isotópica. Se encontró una asociación compuesta por langostino colorado *Pleuroncodes monodon*, camarón nailon *Heterocarpus reedi*, camarón mantis *Pterygosquilla armata* y los peces demersales besugo *Epigonus crassicaudus* y merluza de cola *Macruronus magellanicus*. Otro grupo asoció a jaibas *Cancer porteri*, *Mursia gaudichaudi*, langostino amarillo *Cervimunida johni* y raya volantín *Dipturus chilensis*. El tercer grupo fue exclusivo de peces demersales como lenguado *Hippoglossina macrops*, pejerrata *Coelorhynchus aconcagua* y chancharro *Helicolenus lengerichi*. Aunque los análisis tradicionales consideran a la merluza chilena *Merluccius gayi* como una especie importante del sistema demersal, desde el punto de vista del nicho trófico quedó aislada del sistema probablemente debido a sus migraciones nictemerales asociadas con la alimentación pelágica sobre eufáusidos en la columna de agua.

En las agrupaciones se destacan grados importantes de especialización de la mayoría de las especies y un importante solapamiento, destacándose el tercer grupo con amplia sobreposición entre las especies, producto de la baja variedad

de recursos que adquieren a su dieta. Esto implica que el impacto continuo de la pesca de arrastre de fondo puede haber influido en la capacidad de recuperación de solo unas pocas especies abundantes de la macrofauna bentónica y demersal y estructurado en torno a compartir los recursos del hábitat.

Palabras claves: isótopos, nicho isotópico, solapamiento de nicho, comunidad, bentos.



Introducción

Las relaciones tróficas, el área de distribución trófica de cada especie y el grado de superposición trófica con otras, son relevantes para comprender los patrones de segregación, la distribución espacial, la persistencia de las diferentes especies en una comunidad, y como afectan a la estructura y dinámica de las comunidades y al funcionamiento de los ecosistemas (Begon *et al.*, 2006). En el ambiente marino, la comunidad de la macrofauna bentónica y epibentónica o demersales juegan un rol importante en el reciclamiento de materiales y nutrientes. En particular los crustáceos decápodos bentónicos ayudan a incorporar elementos orgánicos en descomposición de vuelta a la trama trófica como también sostienen diversas pesquerías, muchas de ellas de gran escala. Desde un punto de vista basado en el nicho, las diferencias entre especies en el nicho ya sea por acceso a recursos o impactos tróficos podrían ser determinantes en los patrones de distribución, biodiversidad y rol funcional de los ecosistemas (Chase & Liebold 2003). A su vez, los hábitats bentónicos que están siendo continuamente perturbados por operaciones de pesca de arrastre de fondo pueden ser más o menos sensibles (Hiddink *et al.*, 2007), lo que podría determinar ensambles de especies más resilientes a los impactos de la pesca de arrastre de fondo en el largo plazo (Queirós *et al.*, 2006). Estos ensambles se podrían diferenciar en su nicho a través de la utilización diferencial del uso de recursos. De esta manera, la comprensión de la dimensión trófica que determina cambios en los nichos cobra importancia para el enfoque de manejo basado en el ecosistema (Klarian *et al.*, 2018).

Los avances en la dimensión trófica que proveen los isótopos estables de carbono y nitrógeno (Bearhop *et al.*, 2004, Newsome *et al.*, 2007), permiten evaluar cambios en el nicho trófico ya que reflejan una combinación de alimentación asociada con la fuente del consumidor como con su posición trófica (Peterson & Fry 1987). Además, existe una gran variedad de características isotópicas que distinguen a los elementos dentro y entre redes alimenticias

(Thompson *et al.*, 1999). Las proporciones naturales de los isótopos estables muestran cómo la materia orgánica se cicla en los distintos ecosistemas (Minagawa & Wad 1984, Fry 1991). No obstante, los principales isótopos usados para estudios tróficos son el ^{13}C y ^{15}N , básicamente asociados al ciclo biogeoquímico que cumplen estos isótopos en el mar y a que los organismos incorporan estos isótopos principalmente a través de su dieta. Los átomos de carbono y nitrógeno livianos y pesados se fraccionan durante los procesos metabólicos asociados a la alimentación, reaccionando más rápido los isótopos livianos. De esta manera, algunos de los tejidos de los consumidores se enriquecen en los isótopos más pesados (^{13}C y ^{15}N) con relación a su alimento o presa (Wada *et al.*, 1991; Martínez del Río *et al.*, 2009), por lo que el tejido del consumidor posee valores similares y ligeramente enriquecidos respecto a los de sus presas. Asimismo, la composición isotópica de carbono en un animal refleja la relación $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ de su dieta (DeNiro & Epstein, 1978; Minson *et al.*, 1975, Teeri & Schoeller, 1979) proporcionando información cuantitativa sobre las fuentes de carbono (fitoplancton, aporte terrestre, sedimentos, etc) y el uso del hábitat (Hobson & Welch 1992). A su vez, los isótopos de nitrógeno ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) son indicadores de los niveles tróficos que ocupan los depredadores, ya que el ^{15}N se enriquece en una proporción mayor entre niveles, resultando en un enriquecimiento de este isótopo a través de las redes tróficas (DeNiro & Epstein, 1981). Ambos isótopos pueden ser utilizados como los ejes principales dentro del nicho ecológico de Hutchinson (Jackson *et al.*, 2011), representando los componentes biológicos y ambientales en un espacio bidimensional denominado nicho isotópico (Newsome *et al.*, 2007). De este modo, los isótopos de C y N proporcionan información sobre la estructura de la trama trófica y las interacciones entre poblaciones y comunidades.

En Chile, algunas especies de la comunidad de crustáceos decápodos bentónicos y de peces demersales tienen importancia comercial y las operaciones de pesca de arrastre de fondo podrían estar perturbando en mayor

o menor grado a estas comunidades, ya sea por la captura de la fauna acompañante o por alteraciones en las condiciones del hábitat. En efecto, las pesquerías de langostino colorado *Pleuroncodes monodon*, langostino amarillo *Cervimunida johni*, camarón nilton *Heterocarpus reedi* y merluza común *Merluccius gayi* operan con red de arrastre de fondo desde la década de los años 50 (Wehrtmann & Acuña, 2011; Gatica et al., 2015). Estas pesquerías de arrastre de fondo operan principalmente sobre ensambles de especies bentónicas y demersales que se distribuyen en la plataforma y borde del talud continental de la zona centro-sur de Chile (35°30'S-37°10'S). Los ensambles de especies en la comunidad bentónica asociada a las especies objeto de pesca se estructuran según la abundancia relativa respecto de la distribución vertical como latitudinal (Menares et al., 2005, Montero et al., 2020).

En esta región destaca la presencia de la parte más ancha de la plataforma continental chilena (~ 65 km) (Thornburg & Kulm, 1987^a; 1987^b), un borde costero con bahías de gran dimensión y desembocaduras de ríos importantes con cañones submarinos profundos (Sobarzo et al., 2007). Los cañones submarinos de los ríos Itata y Biobío intensifican las corrientes de fondo desde el borde de la plataforma hacia fuera (Sobarzo et al., 2001, Sobarzo & Djurfeldt 2004), transportando material fino y dejando expuestos fondos duros en la plataforma (Lamy et al., 1998). En esta zona el sustrato dominante es la asociación fango, arena y roca-laja, con núcleos intermitentes que sobresalen tanto latitudinal como batimétricamente. Estos fondos presentan concentraciones de materia orgánica con valores medios entre 4,7% y 8,8% e isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ en profundidades intermedia con valores cercanos a -15‰ (Melo et al., 2007). Las áreas de fondos duros, principalmente de composición fosfórica (Hebbeln et al., 2001), coinciden con la presencia de abundantes restos óseos de organismos marinos (Milessi et al., 2005), con valores de $\delta^{15}\text{N}$ típicos de zonas con alto consumo de NO_3^- que ocurren durante la degradación de la materia orgánica (Melo et al., 2007).

Desde el punto de vista oceanográfico, las condiciones en que se desarrolla la comunidad bentónica y demersal, se asocian principalmente con la masa de agua Ecuatorial Subsuperficial (AESS) que presenta temperaturas bajas (11-12°C), alta salinidad (>34,9 psu), rica en nutrientes y bajo contenido de oxígeno disuelto (< 1 ml/L) entre los 100 a 300 m aproximadamente. Por debajo de este rango batimétrico se produce un efecto de “borde” de mínima de oxígeno, debido a los gradientes cruzados de oxígeno y materia orgánica (Levin *et al.*, 1991). En estas zonas de “borde”, en general, se encuentra una abundante y variada fauna bentónica, dominada por las especies de crustáceos de importancia comercial como lo son el langostino colorado y langostino amarillo que se caracterizan por sus hábitos bentónicos, detritívoros y por preferir sustratos fangosos y duros a profundidades entre 200 y 400 m (Arancibia *et al.*, 1998). A su vez, la merluza común se distribuye desde los 20 m hasta los 500 m de profundidad (San Martín *et al.*, 2013). La riqueza de especies está constituida por aproximadamente 89 especies que forman parte de las comunidades bentónica y demersal, y son capturadas como fauna acompañante con mayor o menor ocurrencia (Melo *et al.*, 2007). No obstante, sólo cerca de 10 especies destacan con mayor abundancia y frecuencia de ocurrencia en los lances de pesca, las demás son consideradas raras o de menor aporte en los lances de pesca (Menares *et al.*, 2005, Queirolo *et al.*, 2015, 2016, Montero *et al.*, 2020). Las especies abundantes son las que presentan mayor influencia dentro de las comunidades, y son las que permiten entender la ecología del sistema porque adoptan estrategias biológicas que les permiten lograr resiliencia ya sea utilizando los hábitats perturbados por la pesca de arrastre de fondo y/o ejerciendo un control sobre otras especies (Kaiser *et al.*, 2016; Hiddink *et al.*, 2017).

Las poblaciones de crustáceos decápodos bentónicos y de peces demersales que habitan frente a Chile centro-sur han sido analizadas con modelos ecotróficos que consideran la dieta basada en contenidos estomacales (Neira *et al.*, 2004). Los métodos convencionales para determinar la dieta pueden verse

influenciados por el sistema de pesca y al observar la alimentación más reciente de cada individuo; lo cual podría no representar la dieta general de las especies. En los peces, hay dificultad al identificar el contenido muy digerido, y la frecuencia de estómagos vacíos o revertidos impiden observar las presas. En el caso de los crustáceos no es posible analizar su contenido estomacal debido a sus hábitos detritívoros o carroñeros. Por estas razones y como se mencionó previamente, la alternativa más robusta para estudiar la dimensión trófica se sustenta en el análisis del nicho isotópico y solapamiento de nicho con isótopos estables de C y N, ya que brindan información de la dieta sobre escala temporal mayor (Dalerum & Angerbjorn, 2005). Los isótopos estables también permiten la comparación de la amplitud del nicho isotópico entre poblaciones como entre comunidades, y permite estimar métricas comunitarias que definen las características poblacionales relacionadas con sus preferencias dietarias (Layman *et al.*, 2007), y podría ayudar a identificar grupos funcionales y solapamiento de nicho entre las especies.

De acuerdo con lo expuesto, y al considerar que los ensambles de las comunidades de crustáceos bentónicos y de peces demersales están siendo continuamente perturbados por la pesca de arrastre de fondo, el objetivo de este estudio fue evaluar como se ha logrado estructurar esta comunidad y comparar ensambles de especies asociados según su composición isotópica. Se formula la hipótesis de que las especies son diferentes isotópicamente debido a la diversidad en tipos de hábitos alimenticios, lo que les permita tener nichos mayores y menos sobreposición y competencia. Por otro lado, se integra la posibilidad de generar ensambles de especies según composición isotópica y preferencia dietaria, diferenciándolos de aquellos estudios que se han asociado por distribución, riqueza de especies y abundancia relativa (Menaes *et al.* 2005, Montero *et al.*, 2020).

Metodología

Área de estudio

Las muestras de peces demersales y crustáceos bentónicos fueron colectadas en longitud cercanas a $\sim 36^{\circ}\text{S}$, sobre la plataforma continental y borde superior del talud entre 100 y 300 m de profundidad, y hasta aproximadamente 35 millas náuticas fuera de la costa (Fig. 1). Los especímenes fueron colectados a partir de lances realizados por la pesquería de arrastre dirigida a langostino colorado y merluza común en caladeros de la pesca, desde marzo a agosto de 2018 en 6 estaciones de muestreo (Fig. 1).

Muestras de tejido

Los individuos colectados fueron crustáceos y peces, que corresponde a especies objetivo y fauna acompañante capturadas en los lances de pesca. Todos ellos fueron identificados taxonómicamente, y fueron pesados y medidos. A los crustáceos como langostinos, camarones, y zapateador se les midió en la longitud del caparazón con pie de metro ($\pm 0,01$ cm), desde la órbita de la inserción de los ojos hasta el borde posterior del caparazón. El peso se registró con una balanza monoplato ($\pm 0,01$ g). Una vez medidos y pesados se eliminó el exoesqueleto para extraer un porcentaje del músculo abdominal. A las jaibas se les midió el caparazón y se guardó material muscular extraído de los quelípodos. Los peces fueron medidos en su longitud total ($\pm 0,1$ cm) y se extrajo una pequeña porción del músculo dorsal anterior. Todas las muestras de tejido se guardaron y rotularon en tubos eppendorf de 1 ml y fueron congelados a -80°C inmediatamente después de obtenida la muestra de músculo.

Análisis de isótopos estables

Las muestras congeladas fueron deshidratadas en un liofilizador (Carabel *et al.*, 2006) por 12 horas. Luego se dividieron en una muestra para análisis de nitrógeno, y otra para análisis de carbono. A esta última se le extrajo los lípidos moliendo la muestra en un mortero de ágata, agregando una solución de cloroformo/metanol en una razón de 2:1 (Folch 1957). Posteriormente, la muestra se etiquetó y se homogenizó mediante un agitador orbital en 3 tandas de 30 minutos a 90 rpm, para finalmente dejarlo en extractor por 8 h. En el caso de las rayas, para el análisis de nitrógeno se extrajo la urea con 3 lavados de agua desionizada de 1,5 ml en un sonicador por 5 minutos (Kim & Koch 2011).

Posteriormente, los tejidos tratados fueron nuevamente liofilizados y molidos, luego se pesaron en micro-balanza para obtener cerca de 1 mg. Esta muestra se guardó en cápsulas de estaño para posteriormente ser analizados mediante Espectrometría de Masas de Razones Isotópicas (IRMS). La composición isotópica fue obtenida al comparar la razón de las intensidades de los haces iónicos del gas de la muestra con la misma razón de un gas de referencia. Todo este análisis se realizó en la Universidad de California en Davis Stable Isotope Facility (SIF) (Davis, California, EE. UU.), utilizando un PDZ Europa ANCA–GSL acoplado a un espectrómetro de masas de relaciones isotópicas PDZ Europa/Sercon 20–20.

Todos los valores de isótopos estables son reportados en la notación δ , para las mediciones de abundancia natural o sustancias ligeramente marcadas, *i.e.*,

$$\delta^{13}\text{C} \text{ o } \delta^{15}\text{N} = \left[\left(\frac{R_{\text{muestra}}}{R_{\text{estándar}}} \right) - 1 \right] 1000$$

donde R_{muestra} o $R_{\text{estándar}}$ es $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ o $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$. Los estándares que se utilizaron fueron Vienna Peedee Belemnita para C y N^2 atmosférico para N.

Análisis de datos

Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el programa R (R Core Team 2019). Las especies fueron presentadas en el espacio isotópico determinado por bi-parcelas $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ con las poblaciones graficadas en función de sus firmas medias de isótopos estables.

Con el objeto de comparar la amplitud del nicho isotópico entre las poblaciones de especies estudiadas, se utilizó el área de Elipse Stándar Bayesiana (SEAb) mediante la función de estimación posterior del paquete SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipses, Jackson *et al.*, 2011). Esto consiste en estimar el área de elipse estándar (SEA) que describe los datos en el espacio $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ para cada población y la estimación posterior que se emplea para construir una elipse y sus parámetros derivados, específicamente SEAb (Jackson *et al.*, 2011). La comparación de la amplitud de nicho se realizó por pares de poblaciones, determinando la probabilidad de que dos áreas de nicho sean diferentes mediante inferencia Bayesiana (Young *et al.*, 2017). También se calcularon las métricas comunitarias: a) rango de carbono (CR) que representa la diversidad de presas y hábitats que consumen o utilizan los distintos componentes de la comunidad, b) rango de nitrógeno (NR) que indica si las especies pertenecen a niveles tróficos diferentes, c) área total (TA) que mide la amplitud en el espacio isotópico utilizado por la comunidad (Layman *et al.*, 2007), d) distancia media al centroide (CD) que provee un promedio del grado de diversidad trófica, e) distancia media al vecino más cercano (NND) que da una idea de la densidad y empaquetamiento de especies; y f) desviación estándar (SDNND) que da una idea de la uniformidad de NND para diferentes poblaciones. Las elipses bi-variadas (^{15}N y ^{13}C) se formaron mediante simulaciones de Monte Carlo (MCMC), englobando (en elipses) y considerando los datos que se ubicaran dentro de un 95% (nicho isotópico total) de intervalo de confianza en las distribuciones de ambos isótopos estables (Jackson *et al.*, 2011).

Con el objeto de determinar ensambles de especies del espacio isotópico, se realizó un análisis de clúster jerárquico aglomerativo (HAC) usando el paquete 'cluster' para R. Para ello, se utilizó los datos de $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ de cada especie sobre la base de distancias Manhattan, que define la distancia entre dos puntos como la suma de las diferencias absolutas entre cada dimensión. Esta medida de distancia es más robusta ya que no es afectada por puntos atípicos. Una vez identificado los ensambles, se realizó un análisis de varianza para comparaciones de SEAb y posteriormente un análisis post-hoc con la prueba de Tukey que compara las medias para todos los pares posibles para confirmar estas asociaciones. Además, se comparó la superposición de nicho isotópico entre las especies en cada ensamble por separado mediante el área de la interacción entre las elipses determinadas con SIBER al 95% de confianza.

Por último, se estimó un índice de especialización a cada ensamble y que consistió en dividir el nicho isotópico de una población en el componente de varianza intra-individual (WIC) e interindividual (BIC) que aportan al ancho total del nicho ($\text{TNW}=\text{BIC}+\text{WIC}$) de una población (Roughgarden 1972, 1974). El grado de especialización puede medirse como la proporción de TNW expresada por el WIC (WIC/TNW ; Bolnick *et al.*, 2002). El índice de especialización WIC/TNW compara el nicho del individuo promedio con la población nicho en su conjunto. Valores cercanos a 0 indican poblaciones compuestas por especialistas que utilizan sólo un pequeño subconjunto del nicho de la población. Valores cercanos a 1 implica poblaciones de individuos generalistas y utilizan los mismos recursos que el grupo en general (Bond *et al.*, 2016). La estimación de WIC y BIC se realizaron en base al análisis de varianza donde el valor del isótopo estable fue una función de las poblaciones, donde BIC es la suma media de los cuadrados de las poblaciones y WIC es la suma media residual de los cuadrados (Matich *et al.*, 2011).

Resultados

Espacio isotópico

Se colectaron individuos de 22 especies (Tabla 1), pero para el análisis de nicho isotópico se consideró sólo a 16 especies que contaron con $n > 5$. En consecuencia, 6 especies fueron crustáceos bentónicos (*Cervimunida johni*, *Pleuroncodes monodon*, *Heterocarpus reedi*, *Cancer porteri*, *Platymera gaudichaudii*, y *Pterygosquilla armata*), 7 peces demersales (*Hippoglossina macrops*, *Merluccius gayi*, *Macruronus magellanicus*, *Coelorhynchus aconcagua*, *Epigonus crassicaudus* y *Helicolenus lengerichi* y *Dipturus chilensis*). Las especies *Trachurus murphyi*, *Brama australis* y *Strangomera bentincki* fueron obtenidas como referenciales del sistema pelágico.

En los crustáceos bentónicos y peces demersales, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ variaron entre los -19‰ y -14‰ (Tabla 1). De las 13 especies consideradas, los crustáceos presentaron una señal isotópica $\delta^{13}\text{C}$ entre -16‰ y -14‰ , y entre 16‰ y 18‰ para el $\delta^{15}\text{N}$ (Fig. 2). Los peces demersales registraron valores $\delta^{13}\text{C}$ entre -17‰ y -16‰ y entre 16‰ y 19‰ para el $\delta^{15}\text{N}$, destacando la raya volantín *D. chilensis* con los menores valores de $\delta^{13}\text{C}$, cercanos a -15‰ pero similar a las demás especies en $\delta^{15}\text{N}$ con valor promedio de 17‰ (Fig. 2). Las especies pelágicas se caracterizaron por valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre -17‰ y -16‰ (Tabla 1).

Nicho isotópico

El área total de nicho isotópico de las poblaciones dentro de las comunidades de crustáceos y de peces, muestran valores pequeños en los crustáceos comparados con los peces demersales (Fig. 3). En efecto, los valores del área total (TA) mostró que la mayoría de los crustáceos presentaron nichos pequeños, destacándose *P. armata* con un TA de 1.4‰^2 y *C. johni* con un TA de 1.8‰^2 , mientras que la *P. gaudichaudii* presentó el valor de menor TA con 1.05‰^2 . En la comunidad de peces demersales, se observó que *M. gayi* presentó un nicho

isotópico mayor que las otras especies con un TA de 3.7 ‰², mientras que el resto presentaron áreas menores con el más pequeño asociado a *E. crassicaudus* con un TA de 0.2 ‰² (Tabla 2)

Consistente con lo anterior, la amplitud de nicho isotópico de la comunidad de crustáceos bentónicos y de peces demersales medidas con el área de SEAb (Tabla 2) fueron similares en la mayoría de las poblaciones, destacando la mayor amplitud de nicho de *M. gayi* y *D. chilensis* (Fig. 4). Esta mayor amplitud puede deberse a un efecto de la talla, pero para el caso de la merluza común la talla no se correlacionó con los valores de isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ ($P=0.31$), ni con los valores de $\delta^{15}\text{N}$ ($P=0.50$).

Al comparar los índices comunitarios de Layman, los crustáceos mostraron una menor diversidad en los recursos del carbono basal lo que se expresó con un menor rango de carbono (CR 1.9‰) comparado con los peces (3‰). Desde el punto de vista del NR no hubo mucha variación en el nivel trófico de los organismos que consumen, ya que los valores de NR fueron bajos y similares entre crustáceos y peces alrededor de 1.8 ‰ (Figura 5) (Tabla 3).

A su vez, el área total de estas comunidades fue bajo tal y como quedó registrado en el TA de cada comunidad (1.4 y 2.1‰² crustáceos y peces, respectivamente). La diversidad trófica fue un poco mayor en los peces con un CD igual a 1.1 comparado con 0,8 de los crustáceos, y en la distancia media NND fueron similares entre las dos comunidades, con una SDNND menor en los crustáceos (0.2) (Tabla 3). En otras palabras, hubo una menor distancia entre las comunidades, con un empaquetamiento mayor y uniformidad de las poblaciones dentro del espacio isotópico de esta comunidad (Fig. 5).

Ensamble de especies y solapamiento de nicho

Se encontraron tres grupos de especies importantes, con *M. gayi* separada de éstos (Fig. 6). El primer ensamble (grupo A) agrupó cinco poblaciones

representadas por tres crustáceos (*P. monodon*, *H. reedí*, y *P. armata*) y dos peces (*M. magellanicus* y *E. crassicaudus*). El segundo ensamble (grupo B) consideró 3 crustáceos (*C. johni*, *C. porteri* y *P. gaudichaudii*) más la raya *D. chilensis*. Finalmente, hubo una agrupación (grupo C) con sólo 3 especies de peces (*H. macrops*, *C. Aconcagua* y *H. lengerichi*).

La SEAb de estos grupos fue estadísticamente diferente con diferencias significativas entre ellos (Prueba de Tukey: grupo A-grupo B, grupoA-grupoC, grupoB-grupoC, $P < 0.05$). Las métricas comunitarias de estos tres grupos mostraron rangos de CR y NR pequeños, observándose una mayor diversidad relativa en el consumo de carbono basal para el grupo B, y con una mayor diversidad de nivel trófico asociada al grupo A. El nicho fue estrecho con baja diversidad según los valores de TA y CD, mientras que los valores de NND y SDNND mostraron poca distancia entre las poblaciones y mayor uniformidad y empaquetamiento en cada grupo. El grupo C presentó los valores más bajos en cada condición (Tabla 4).

La sobreposición de nicho total entre especies para cada grupo es variable, encontrándose con un alto grado de sobreposición entre las poblaciones y algunas que no superaban el 50% de sobreposición (Fig. 6). En el grupo A, las especies que más se sobreponen son *P. armata* con *E. crassicaudus* y *M. magellanicus* 65% y 68% respectivamente y ésta última se solapa con las 4 especies sobre un 50% (Tabla 5). En el Grupo B, se observó alto grado de solapamiento de la raya volantín sobre las otras especies (> 80%), y también sobresale la interacción entre langostino amarillo y jaiba paco (>70%). Mientras que en el Grupo C hay bastante solapamiento entre las especies, la más alta sobreposición de nicho ocurrió entre el lenguado *H. macrops* y pejerrata *C. aconcagua* con 92%, el chancharro *H. lengerichi* se sobrepone con gran porcentaje en ambas especies (> 70%) pero éstas, no interfieren tanto en el nicho del chancharro (< 40%) (Tabla 5).

Se observó que estos grupos presentan poblaciones que se diferencian en el uso del carbono y nitrógeno, representando un índice de especialización con valores menores a 0.5. El grupo A presentó índices de especialización mayor que el Grupo B y C tanto en el uso de carbono como de nitrógeno (Fig. 10). A su vez, y Grupo B presentó un índice de especialización mayor que el Grupo C sólo desde el punto de vista del carbono, pero no del nitrógeno (Fig. 10).

Discusión

Los modelos de flujos trófico cuantifican las interacciones entre los componentes de un sistema y pueden ser útiles en las evaluaciones directas e indirectas de los efectos de la actividad pesquera sobre un determinado ecosistema (Shannon *et al.*, 2000). Los estudios de alimentación pueden ser directos, mostrando el consumo inmediato como los que utilizan contenido estomacal, o indirectos en los que se busca alguna señal de mayor duración que identifique el alimento ingerido después de haber sido asimilado por los tejidos del predador, como en el caso de isótopos estables. Para especies de crustáceos muchas veces no es posible determinar el consumo de alimento basado en los contenidos gástricos porque el material es molido antes de ingresar a la cavidad gástrica. En este contexto, el AIE ayuda al entendimiento de la dimensión trófica y la coexistencia entre especies bajo el concepto de nicho y de interacciones tróficas (Jackson *et al.*, 2011). En efecto, el impacto y los efectos de las perturbaciones que produce la pesca de arrastre de fondo han sido documentadas (Kaiser *et al.*, 2016), y las especies más abundantes y de amplia distribución que están asociadas al hábitat bentónico que influyen en la estructuración de las comunidades son claves para el entendimiento más profundo de la ecología del sistema (Montero *et al.*, 2020).

En la zona centro-sur de Chile, el AIE mostró que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las especies asociadas con las especies objetivo de la pesca de arrastre de fondo (langostinos y merluza común), coinciden con los rangos ya determinados para zonas bentónicas y demersales en el mar (Ahumada *et al.*, 2019). En el

caso de $\delta^{13}\text{C}$, De Niro & Epstein (1981) indican que los valores obtenidos entre -17‰ y -14‰ indican un ecosistema marino. A pesar de que en el área de estudio ocurre un aporte importante asociado a las cuencas de los ríos Itata y Biobío, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ no fueron menores. Esto implica que el mayor aporte de carbono hacia aguas profundas podría estar asociado al carbono fijado en la columna de agua ya que en la zona de estudio ocurre una alta producción primaria (Sobarzo *et al.*, 2007; Castro *et al.*, 2020). En el caso del $\delta^{15}\text{N}$, presentaron valores entre 16‰ y 19‰ que indican un sistema compuesto por consumidores secundarios y terciarios.

Algunos estudios anteriores de AIE como por ejemplo con el *E. crassicaudus* (Sepulveda *et al.*, 2018) indican una leve diferencia en el $\delta^{13}\text{C}$ siendo su valor menor (-17.5 ‰) al obtenido en este estudio (-16.4‰), pero muy similar en el nitrógeno $\delta^{15}\text{N}$ (ambos en 17‰), la diferencia podría explicarse porque los individuos colectados en estudio anterior abarcan una zona más grande en tiempo y espacio. Por otro lado, la investigación de Huckstadt *et al.*, (2007) realizada en zona similar a este trabajo, indica valores de $\delta^{13}\text{C}$ para *M. gayi* y *S. bentincki* mayores (-14‰) y también para el $\delta^{15}\text{N}$ (17.6‰), estos muestreos fueron obtenidos en época de primavera, lo que puede explicar estos valores por menor aporte fluvial y mayor productividad primaria en la zona. Otro caso es el reportado por Ahumada *et al.* (2019), donde los valores de $\delta^{13}\text{C}$ son menores (promedio -18‰) para *M. gayi*, *H. macrops*, *C. johni*, *P. monodon* y *H. reedi*, lo mismo en el caso del $\delta^{15}\text{N}$ también son bastante menores (entre 12‰ y 13‰) comparados con este estudio (entre 16‰ y 18‰). En este último caso lo obtenido por Ahumada *et al.* (2019), fue en un área más extensa y en un periodo de tiempo más acotado (junio- agosto), en comparación a las muestras aquí utilizadas que fueron colectadas durante un periodo más amplio de meses entre marzo a agosto de 2018, y que corresponden a épocas de otoño e invierno con la característica de haber sido uno de los años más secos en la zona centro sur, lo

que sumado a la alta productividad estival que ocurre en la zona pudieron influir en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ encontrados.

Los crustáceos presentaron nichos isotópicos pequeños y un área total menor que los peces, lo que implica que los crustáceos bentónicos utilizan una menor variedad de recursos en su alimentación. Por lo general, los crustáceos decápodos son detritívoros o carroñeros (o ambos) (Lovrich & Thiel, 2011). Por lo tanto, los hábitos carroñeros y detritívoros de los crustáceos podrían explicar la mayor variedad en el uso de carbonos base, así como la clasificación de las poblaciones de crustáceos en dos grupos (Grupo A y Grupo B). Asimismo, la alimentación carroñera de los crustáceos podría explicar los valores altos de $\delta^{15}\text{N}$, cercanos a los de algunos peces como *M. gayi*, *S. bentincki* y *Brama australis*. En efecto, la merluza común es un depredador que realiza una migración nictemeral asociada con la alimentación (Tascheri *et al.*, 1999), lo que resulta en una dieta basada principalmente de eufáusidos y secundariamente de crustáceos como *P. monodon* y *P. armata* y peces como anchoveta *E. ringens* y *S. bentincki* (Arancibia *et al.* 1998, Cubillos *et al.*, 2003, Cubillos *et al.*, 2007). Por ende, la mayor amplitud de nicho isotópico de la merluza común se explica por ser un predador oportunista y generalista que accede a recursos de carbono fijado en la columna de agua y consumido por el zooplancton (*i.e.*, eufáusidos). Se destaca que en la actualidad la merluza común tiene una estructura de edades juvenilizada, con peces de 2 a 5 años principalmente (Tascheri *et al.*, 2019) y cuya dieta se sustenta principalmente en eufáusidos más que en crustáceos. Esta condición podría explicar la ausencia de una correlación entre los valores de los isótopos con la talla de la merluza común. En consecuencia, la merluza constituye un predador que se separa de los ensambles de especies al ser un predador facultativo que accede a recursos de carbono que se fija en la columna de agua más que en recursos del bentos en la situación actual.

El valor de isótopos de carbono que se fija en la columna de agua quedó en evidencia con la firma isotópica de *B. australis* que se alimenta de zooplancton

(García & Chong, 2002; Santa Cruz et al., 2004), y con la firma isotópica de la *S. bentincki* que desde el punto de vista del carbono fue más consistente con los crustáceos (Tabla 1). Dada la abundancia y productividad de los peces pelágicos en la zona centro-sur de Chile (Silva et al., 2015), esto implicaría que el aporte de carbono que sustenta a las comunidades bentónicas proviene de la producción pelágica secundaria y se reflejaría en los crustáceos decápodos a través de la alimentación carroñera (Lovrich & Thiel, 2011).

El caso de la merluza descrito previamente contrasta notablemente con la alimentación de *H. macrops*, cuya dieta se basa en el consumo de juveniles de *P. monodon* y *C. johni* de 3 mm de longitud media del cefalotórax a 150-300 m de profundidad, y principalmente de camarón a profundidades mayores (Villarroel et al., 2001). Se destaca que *H. macrops* junto con *C. Aconcagua* y *H. lengerichi* conforman al grupo C, que se caracterizaron por valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre -16,4‰ y -16‰ debido a que probablemente su dieta está basada en crustáceos juveniles recién asentados o reclutas. Es factible que los juveniles de crustáceos decápodos estén basados en una alimentación suspensivora antes de asentarse al bentos, tal como los morfos pelágicos de *P. monodon* y otros Galatheidos (Lovrich & Thiel, 2011).

Desde el punto de vista de los ensamblajes creados en base a la composición isotópica (Grupos A, B y C), estos grupos presentan una estructura corta, con poca distancia entre los individuos, es decir, empaquetamiento de especies (Layman et al., 2007b) y uniformidad trófica en estas comunidades (Brind'Amour & Dubois, 2013) lo que indicaría una redundancia trófica y equitatividad en la manera que se integra el nicho isotópico, características que es mayor en los peces del grupo C dentro del espacio isotópico. Los resultados muestran que la composición isotópica fue similar entre *P. monodon* y *H. reedi* con un ancho de nicho isotópico más similar entre estas especies, superponiéndose en un 55%. En cambio, otros estudios describen una sobreposición trófica importante entre el camarón nailon y langostino amarillo tratándolos como un grupo funcional en

un modelo ecotrófico Ecopath (Melo *et al.*, 2007). En este contexto, los ensamblajes aquí identificados podrían ayudar a configurar modelos ecotróficos que se basan en una matriz de dieta muchas veces construida sobre la base del aporte porcentual en peso basada en contenidos estomacales (e.g. Neira *et al.*, 2004).

Probablemente los grupos aquí identificados se configuran como gremios tróficos que tienden a una especialización consistente con el nivel de superposición en el nicho isotópico de las poblaciones que los forman. Al parecer, estos grupos podrían ser más resistentes a los efectos de perturbación del hábitat que produce la pesca de arrastre de fondo debido a una gran oferta alimenticia proveniente del carbono fijado en la columna de agua. De esta manera, las relaciones tróficas se estructuran por las especies más abundantes de crustáceos bentónicos que acceden a dicha productividad con diferentes estrategias de alimentación (Montero *et al.*, 2020), cadenas cortas, y por la gran cantidad de especies raras que se presentan como tiburones, rayas, anguillas, granaderos, moluscos y otras especies de crustáceos de menor abundancia como jaiba araña. Al considerar el análisis de especialización para los grupos definidos, el Grupo A fue el más especializado conformado por poblaciones de crustáceos bentónicos y peces que difieren entre sí en el uso de los recursos. Aunque el Grupo B también tiene características más especialistas, son poblaciones más similares entre sí. En el caso del Grupo C, a pesar de sus bajos valores, podría considerarse que tiene características más generalistas, lo que define una población que depende de uno o unos pocos recursos, en proporciones similares, esto puede concordar con lo identificado en contenido estomacal por lo menos de *H. macrops* y *C. aconcagua* donde se alimentan de presas similares y sólo 2 o 3 especies de preferencia, destacando juveniles de crustáceos (Villarroel *et al.*, 2001). En general, el AIE permite indicar que la comunidad de especies bentónicas y demersales de la zona centro-sur de Chile está definida por poblaciones con una amplia gama de pequeños nichos

isotópicos y un mayor solapamiento entre especies, lo que implicaría una especialización para el alimento entre ellas.

Menares *et al.* (2005) encontraron 35 especies de peces y crustáceos en un crucero del año 1993, las cuales se agruparon en tres asociaciones de especies donde *M. gayi* y *H. macrops* fueron las especies dominantes. El grupo asociado con la merluza estuvo representado por *D. chilensis*, congrio dorado *Genypterus blacodes*, *E. crassicaudus*, y *C. aconcagua*. El grupo asociado al lenguado *H. macrops* estuvo representado por *P. gaudichaudi* y *C. porteri* y tiburones. En el tercer grupo destacó *M. magellanicus*, *Sebastes oculatus*, y congrio negro *Genypterus maculatus*. A su vez, Montero *et al.*, (2020) analizaron 15 años de datos de abundancia relativa de la macro fauna bentónica y epibentónica registrada en cruceros de área barrida de *P. monodon* y *C. johni* y encontraron cuatro ensambles de especies que no variaron espacialmente en términos de riqueza sino más bien en abundancia relativa y frecuencia de ocurrencia de las especies comerciales más abundantes. En efecto, los cuatro grupos compartieron la presencia de *M. gayi*, *P. gaudichaudi* y *H. macrops*. A su vez, tres grupos compartieron *C. porteri*, *Trachynotus helolepsis* y *E. crassicaudus*, mientras que dos grupos compartieron a *C. aconcagua* y *H. reedi*.

Al parecer, la estructura por abundancia relativa y distribución de la macrofauna bentónica y epibentónica no es suficiente para configurar asociaciones de especies por su nicho trófico o grupos funcionales. De hecho, desde el punto de vista isotópico se puede entender mejor la identificación de grupos tróficos funcionales mediante el uso diferencial de los recursos en el espacio isotópico, generando representaciones integradas en la ecología trófica de los organismos. La información esencial, como el rango trófico y el grado de superposición, es pertinente para comprender las pautas de segregación, distribución y persistencia de la comunidad (Begon *et al.*, 2006).

Dados los impactos históricos de este ecosistema por la pesca de arrastre de fondo, surge una pequeña estructura comunitaria caracterizada por poblaciones abundantes y ampliamente distribuidas. Éstas muestran nichos diferenciados y organismos especializados, lo que puede ser incompatible con la teoría de la diferenciación de nichos relacionados con la biodiversidad (BNDT, Cazzolla-Gatti, 2011), en la que se afirma que dos especies pueden coexistir si cada una de ellas utiliza un nicho diferente de hábitat disponible para reducir la competencia interespecífica. La pesca en el hábitat, que generó una mejor adaptación y resistencia de las especies más abundantes, puede haber causado una reducción de la competencia sólo cuando los recursos son abundantes. Sin embargo, Lesser *et al.* (2020) demostraron que el tamaño y la superposición del nicho trófico disminuye con el aumento de la productividad.

En conclusión, se puede señalar que la dimensión trófica basada en los conceptos de nicho isotópico permite establecer una segregación de grupos que están determinados por nichos pequeños, poca diversidad en su dieta, relaciones tróficas con cierto grado de especialización y un variado solapamiento de nicho.

El área de estudio es similar en términos de composición específica con otras zonas de pesca en Chile, por lo que los grupos aquí identificados constituyen un proxy para entender el ecosistema general donde los crustáceos bentónicos y peces demersales se estructuran según acceso a nichos tróficos estrechos que probablemente se diferencia por el material pelágico y bentónico, y los detritus de origen pelágico o bentónico que estructuran el hábitat según la variabilidad en el aporte del carbono pelágico. Este estudio es uno de los primeros que profundiza en ver los efectos de la pesca en las comunidades bentónicas utilizando el AIE y analizando la estructura comunitaria basada en la principal fauna acompañante de las pesquerías de arrastre.

Estos resultados han sido aplicados en un año de gran sequía y en meses donde el aporte fluvial con contenido orgánico terrestre es probablemente menor que en meses de pleno invierno y en un año con aporte fluvial normal, por lo que este trabajo queda limitado a estas condiciones. Sería interesante desarrollar estudios futuros similares en diferente estacionalidad.

AGRADECIMIENTOS

Agradecimientos a la beca de estudios de postgrado otorgada por la Dirección de Postgrado de la Universidad de Concepción y beca de mantención otorgada por COPAS-Sur Austral.

También los autores agradecen el financiamiento de COPAS Sur-Austral ANID PIA Apoyo CCTE AFB170006.

A pesquera Camanchaca Pesca Sur y a INPESCA, por facilitar muestras para realizar estudio.

Al laboratorio de Evaluación de Poblaciones Marinas (EPOMAR) por permitirme realizar la tesis en sus dependencias.

Al Laboratorio de Oceanografía Pesquera y Ecología Larval por facilitar implementos, conocimiento y dependencias para poder realizar análisis.

Al laboratorio de Geoquímica orgánica mMarina que facilita implementos necesarios para analizar y procesar muestras.

Finalmente, a Pamela Barrientos y Daniela Peña que fueron parte del proceso de preparación de muestras.

BIBLIOGRAFÍA

- Ahumada, M., Queirolo, D., Apablaza, P., Wiff, R., Plaza, G., Lima, M., Montero, J., Flores, A., Klarian, S.A., 2019. Evaluación directa de langostino amarillo y langostino Colorado entre la región de Antofagasta y BioBío, y Camarón nailon entre la región de Antofagasta y BioBío, año 2018. Instituto de Fomento Pesquero, Valparaíso (Chile).
- Arancibia, H., Catrillao, M., Farías, B., 1998. Evaluación de la demanda de alimento de merluza común y análisis de su impacto en pre-reclutas. Fondo de Investigación Pesquera FIP 1995-17.
- Bearhop, S., Adams, C.E., Waldron, S., Fuller, R.A., Macleod, H., 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology* 73, 1007–1012. doi:10.1111/j.0021-8790.2004.00861.x
- Begon, M., Townsend, C.R., Harper, J.L., 2006. *Ecology: from individuals to Ecosystems*, 4 ed. Blackwell Publishing Ltd.
- Bolnick, D.I., Yang, L.H., Fordyce, J.A., Davis, J.M., Svanbäck, R., 2002. Measuring individual-level resource specialization. *Ecology* 83, 2936–2941. doi:10.1890/0012-9658(2002)083[2936:MILRS]2.0.CO;2
- Bond, A.L., Jardine, T.D., Hobson, K.A., 2016. Multi-tissue stable-isotope analyses can identify dietary specialization. *Methods in Ecology and Evolution* 7, 1428–1437. doi:10.1111/2041-210X.12620
- Brind'Amour, A., Dubois, S.F., 2013. Isotopic diversity indices: how sensitive to food web structure? *PLoS One* 8.

- Carabel, S., Godínez-Domínguez, E., Verísimo, P., Fernández, L., Freire, J., 2006. An assessment of sample processing methods for stable isotope analyses of marine food webs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 336, 254–261. doi:<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.06.001>.
- Cazzolla Gatti, R., 2011. Evolution is a cooperative process: the Biodiversity-related Niches Differentiation Theory (BNDDT) can explain why. *Theoretical Biology Forum* 104, 35–43.
- Chase, J.M., Leibold, M.A., 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.
- Cubillos, L.A., Alarcón, C., Arancibia, H., 2007. Selectividad por tamaño de las presas en merluza común (*Merluccius gayi gayi*), zona centro-sur de Chile (1992-1997). *Investigaciones marinas* 35, 55–69
- Cubillos, L.A., Rebolledo, H.P., Hernández, A.F., 2003. Prey composition and estimation of Q/B for the Chilean hake, *Merluccius gayi* (Gadiformes-Merluccidae), in the central-south area off Chile (34°-40°S). *Archive of Fishery and Marine Research* 50, 271–286
- Dalerum, F., Angerbjörn, A., 2005. Resolving temporal variation in vertebrate diets using naturally occurring stable isotopes. *Oecologia* 144, 647–658
- DeNiro, M.J., Epstein, S., 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42, 495–506. doi:[https://doi.org/10.1016/0016-7037\(78\)90199-0](https://doi.org/10.1016/0016-7037(78)90199-0)
- Deniro, M.J., Epstein, S., 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 45, 341–351. doi:[https://doi.org/10.1016/0016-7037\(81\)90244-1](https://doi.org/10.1016/0016-7037(81)90244-1)

- Folch, J., Lees, M., Sloane, S.G., 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *Journal of Biological Chemistry* 226, 497–509.
- Fry, B., 1991. Stable Isotope Diagrams of Freshwater Food Webs. *Ecology* 72, 2293–2297.
- García M, C., Chong, J., 2002. Composición de la dieta de brama australis Valenciennes 1837 en la zona centro.sur de Chile (VIII región) en otoño 2000 y verano 2001. *Gayana (Concepción)* 66, 225–230.
- Gatica, C., Neira, S., Arancibia, H., Vásquez, S., 2015. The biology, fishery and market of Chilean hake (*Merluccius gayi gayi*) in the Southeastern Pacific Ocean, in: Arancibia, H. (Ed.), *Hakes*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 126–153. doi:10.1002/9781118568262.ch5
- Gilbert, B., Turkington, R., Srivastava, D.S., 2009. Dominant Species and Diversity: Linking Relative Abundance to Controls of Species Establishment. *The American Naturalist* 174, 850–862. doi:10.1086/647903
- Hebbeln, D., participants, C., 2001. Report and preliminary results of R/V Sonne Cruise SO 156, Valparaíso (Chile) - Talcahuano (Chile). *Berichte, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen*.
- Hiddink, J.G., Jennings, S., Kaiser, M.J., 2007. Assessing and predicting the relative ecological impacts of disturbance on habitats with different sensitivities. *Journal of Applied Ecology* 44, 405–413. doi:10.1111/j.1365-2664.2007.01274.x
- Hiddink, J.G., Jennings, S., Sciberras, M., Szostek, C.L., Hughes, K.M., Ellis, N., Rijnsdorp, A.D., McConnaughey, R.A., Mazon, T., Hilborn, R., Collie, J.S., Pitcher, C.R., Amoroso, R.O., Parma, A.M., Suuronen, P., Kaiser, M.J., 2017. Global analysis of depletion and recovery of seabed biota after bottom trawling disturbance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of*

the United States of America 114, 8301–8306.
doi:10.1073/pnas.1618858114

Hobson, K.A., Welch, H.E., 1992. Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis. *Marine Ecology Progress Series* 84, 9–18.

Hückstädt, L.A., Rojas, C.P., 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.

Jackson, A.L., Inger, R., Parnell, A.C., Bearhop, S., 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER -- Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology* 80, 595–602.
doi:10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x

Kaiser, M.J., Hilborn, R., Jennings, S., Amaroso, R., Andersen, M., Balliet, K., Barratt, E., Bergstad, O.A., Bishop, S., Bostrom, J.L., Boyd, C., Bruce, E.A., Burden, M., Carey, C., Clermont, J., Collie, J.S., Delahunty, A., Dixon, J., Eayrs, S., Edwards, N., Fujita, R., Gauvin, J., Gleason, M., Harris, B., He, P., Hiddink, J.G., Hughes, K.M., Inostroza, M., Kenny, A., Kritzer, J., Kuntzsch, V., Lasta, M., Lopez, I., Loveridge, C., Lynch, D., Masters, J., Mazon, T., McConnaughey, R.A., Moenne, M., Francis, Nimick, A.M., Olsen, A., Parker, D., Parma, A., Penney, C., Pierce, D., Pitcher, R., Pol, M., Richardson, E., Rijnsdorp, A.D., Rilatt, S., Rodmell, D.P., Rose, C., Sethi, S.A., Short, K., Suuronen, P., Taylor, E., Wallace, S., Webb, L., Wickham, E., Wilding, S.R., Wilson, A., Winger, P., Sutherland, W.J., 2016. Prioritization of knowledge-needs to achieve best practices for bottom trawling in relation to seabed habitats. *Fish and Fisheries* 17, 637–663. doi:10.1111/faf.12134

- Kim, S.L., Koch, P.L., 2012. Methods to collect, preserve, and prepare elasmobranch tissues for stable isotope analysis. *Environmental Biology of Fishes* 95, 53–63. doi:10.1007/s10641-011-9860-9
- Klarian, S.A., Canales-Cerro, C., Barría, P., Zárate, P., Concha, F., Hernández, S., Heidemeyer, M., Sallaberry-Pincheira, P., Meléndez, R., 2018. New insights on the trophic ecology of blue (*Prionace glauca*) and shortfin mako sharks (*Isurus oxyrinchus*) from the oceanic eastern South Pacific. *Marine Biology Research* 14, 173–182. doi:10.1080/17451000.2017.1396344
- Lamy, F., Hebbeln, D., Wefer, G., 1998. Late Quaternary precessional cycles of terrigenous sediment input off the Norte Chico, Chile (27.5°S) and palaeoclimatic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 141, 233–251. doi:https://doi.org/10.1016/S0031-0182(98)90052-9
- Layman, C.A., Arrington, D.A., Montaña, C.G., Post, D.M., 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology* 88, 42–48. doi:10.1890/0012-9658(2007)88[42:CSIRPF]2.0.CO;2
- Layman, C., Arrington, D.A., Montaña, C.G., Post, D.M., 2007b. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology* 88: 42–48.
- Lesser, J.S., James, W.R., Stallings, C.D., Wilson, R.M., Nelson, J.A., 2020. Trophic niche size and overlap decreases with increasing ecosystem productivity. *Oikos* 129, 1303–1313. doi:10.1111/oik.07026
- Levin, L.A., Huggett, C.L., Wishner, K.F., 1991. Control of deep-sea benthic community structure by oxygen and organic-matter gradients in the eastern Pacific Ocean. *Journal of Marine Research* 49, 763–800. doi:doi:10.1357/002224091784995756

- Lovrich, G.A., Thiel, M., 2011. Ecology, physiology, feeding and trophic role of squat lobsters, in: Poore, C.G., Ahyong, S.T., Taylor, J. (Eds.), *The Biology of Squat Lobsters*. CSIRO Publishing and CRC Press, pp. 183–222.
- Martínez del Rio, C., Wolf, N., Carleton, S.A., Gannes, L.Z., 2009. Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biological Reviews* 84, 91–111. doi:10.1111/j.1469-185X.2008.00064.x
- Matich, P., Heithaus, M.R., Layman, C.A., 2011. Contrasting patterns of individual specialization and trophic coupling in two marine apex predators. *Journal of Animal Ecology* 80, 294–305. doi:10.1111/j.1365-2656.2010.01753.x
- Melo, T., Silva, N., Muñoz, P., Díaz-Naveas, J., Sellanes, J., Bravo, A., Lamilla, J., Sepúlveda, J., Vögler, R., Guerrero, Y., Bustamante, C., Alarcón, M.A., Queirolo, D., Hurtado, F., Gaete, E., Rojas, P., Montenegro, I., Escobar, R., Zamora, V., 2007. Caracterización del fondo marino entre la III y X Regiones. Fondo de Investigación Pesquera FIP 2005-61.
- Menares, B., Sep A, J.A.I., 2005. Grupos recurrentes de peces y crustáceos demersales en la zona centro-sur de Chile. *Investigaciones marinas* 33, 91–100.
- Milessi, A.C., Sellanes, J., Gallardo, V.C.A., Lange, C.B., 2005. Osseous skeletal material and fish scales in marine sediments under the oxygen minimum zone off northern and central Chile. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64, 185–190. doi:https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.02.013
- Minagawa, M., Wada, E., 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48, 1135–1140. doi:https://doi.org/10.1016/0016-7037(84)90204-7

- Minson, D.J., Ludlow, M.M., Troughton, J.H., 1975. Differences in natural carbon isotope ratios of milk and hair from cattle grazing tropical and temperate pastures. *Nature* 256, 602–602. doi:10.1038/256602a0
- Montero, J.T., Flores, A., Queirolo, D., Farias, A., Wiff, R., Lima, M., Rivera-Rebella, C., Ahumada, M., 2020. Potential effects of bycatch from the squat lobster fisheries in central Chile on the benthic ecosystem: a survey data approach. *Marine and Freshwater Research* 71, 1281–1293.
- 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, 233–248. doi:https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.09.009
- Newsome, S.D., Martinez del Rio, C., Bearhop, S., Phillips, D.L., 2007. A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5, 429–436. doi:10.1890/060150.1
- Pauly, D., 1982. Studying single-species dynamics in a tropical multispecies context, in: Pauly, D., Murphy, G.I. (Eds.). Presented at the Theory and management of tropical fisheries, pp. 33–70.
- Peterson, B.J., Fry, B., 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18.
- Queirolo, D., Erzini, K., Hurtado, C.F., Ahumada, M., Soriguer, M.C., 2011. Alternative codends to reduce bycatch in Chilean crustacean trawl fisheries. *Fisheries Research* 110, 18–28. doi:https://doi.org/10.1016/j.fishres.2011.03.005
- Queirós, A.M., Hiddink, J.G., Kaiser, M.J., Hinz, H., 2006. Effects of chronic bottom trawling disturbance on benthic biomass, production and size spectra in different habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 335, 91–103. doi:https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.03.001

- Roughgarden, J., 1974. Species packing and the competition function with illustrations from coral reef fish. *Theoretical Population Biology* 5, 163–186. doi:[https://doi.org/10.1016/0040-5809\(74\)90039-2](https://doi.org/10.1016/0040-5809(74)90039-2)
- Roughgarden, J., 1972. Evolution of Niche Width. *The American Naturalist* 106, 683–718. doi:10.1086/282807
- Santa Cruz, F., Oyarzún, C., Aedo, G., Gálvez, P., 2014. Hábitos tróficos de la reineta *Brama australis* (Pisces: Bramidae) durante el periodo estival frente a Chile central. *Latin american journal of aquatic research* 42, 1200–1204.
- Shannon, L.J., Cury, P.M., Jarre, A., 2000. Modelling effects of fishing in the Southern Benguela ecosystem. *ICES Journal of Marine Science* 57, 720–722. doi:10.1006/jmsc.2000.0716
- Sepulveda, F., Gálvez, P., Molina-Burgos, B.E., Meléndez, R., Klarian, S.A., 2018. Hábitos alimentarios del besugo *Epigonus crassicaudus* combinando contenido estomacal e isótopos estables. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 53: 31-37
- Silva, C., Yáñez, E., Barbieri, M.A., Bernal, C., Aranís, A., 2015. Forecasts of swordfish (*Xiphias gladius*) and common sardine (*Strangomera bentincki*) off Chile under the A2 IPCC climate change scenario. *Progress in Oceanography* 134, 343–355. doi:<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2015.03.004>
- Sobarzo, M., Bravo, L., Donoso, D., Garcés-Vargas, J., Schneider, W., 2007. Coastal upwelling and seasonal cycles that influence the water column over the continental shelf off central Chile. *Progress in Oceanography* 75, 363–382. doi:<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.08.022>
- Sobarzo, M., Djurfeldt, L., 2004. Coastal upwelling process on a continental shelf limited by submarine canyons, Concepción, central Chile. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 109. doi:10.1029/2004JC002350

- Sobarzo, M., Figueroa, M., Djurfeldt, L., 2001. Upwelling of subsurface water into the rim of the Biobío submarine canyon as a response to surface winds. *Continental Shelf Research* 21, 279–299. doi:[https://doi.org/10.1016/S0278-4343\(00\)00082-0](https://doi.org/10.1016/S0278-4343(00)00082-0)
- Tascheri, R., Gálvez, P., Sateler, J., 2018. Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales, año 2018: Merluza común, 2018. Instituto de Fomento Pesquero.
- Tascheri, R., Lillo, S., Rojas, M., Gamboa, R., Gálvez, P., Montenegro, C., Braun, M., Valenzuela, V., Milles, H., Gálvez, M., Rebolledo, H., Cuevas, C., Payá, I., 1999. Dinámica espacial y batimetría de merluza común en relación a su ciclo de vida en la zona centro-sur. Fondo de Investigación Pesquera FIP 1997-21.
- Teeri, J.A., Schoeller, D.A., 1979. $\delta^{13}\text{C}$ values of an herbivore and the ratio of C3 to C4 plant carbon in its diet. *Oecologia* 39, 197–200. doi:[10.1007/BF00348068](https://doi.org/10.1007/BF00348068)
- Thompson, D.R., Lilliendahl, K., Solmundsson, J., Furness, R.W., Waldron, S., Phillips, R.A., 1999. Trophic Relationships among Six Species of Icelandic Seabirds as Determined through Stable Isotope Analysis. *The Condor* 101, 898–903. doi:[10.2307/1370085](https://doi.org/10.2307/1370085)
- Thornburg, T.M., Kulm, L.D., 1987a. Sedimentation in the Chile Trench: Depositional morphologies, lithofacies, and stratigraphy. *GSA Bulletin* 98, 33–52. doi:[10.1130/0016-7606\(1987\)98<33:SITCTD>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0016-7606(1987)98<33:SITCTD>2.0.CO;2)
- Thornburg, T.M., Kulm, L.D., 1987b. Sedimentation in the Chile Trench; petrofacies and provenance. *Journal of Sedimentary Research* 57, 55–74. doi:[10.1306/212F8AA3-2B24-11D7-8648000102C1865D](https://doi.org/10.1306/212F8AA3-2B24-11D7-8648000102C1865D)

- Villarroel, J.C., Acuña, E.H., Andrade, M.J., 2001. Feeding and distribution of the bigeye flounder *Hippoglossina macrops* off Northern Chile. *Marine and Freshwater Research* 52, 833–841.
- Wada, E., Mizutani, H., Minagawa, M., 1991. The use of stable isotopes for food web analysis. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition* 30, 361–371. doi:10.1080/10408399109527547
- Wehrtmann, I.S., Acuña, E.H., 2011. Squat lobster fisheries, in: Poore, C.G., Ahyong, S.T., Taylor, J. (Eds.). CSIRO Publishing and CRC Press.
- Young, H., Nigro, K., McCauley, D.J., Ballance, L.T., Oleson, E.M., Baumann-Pickering, S., 2017. Limited trophic partitioning among sympatric delphinids off a tropical oceanic atoll. *PLOS ONE* 12, 1–16. doi:10.1371/journal.pone.0181526



Tabla 1: Resumen de especies analizadas, nombre común, cantidad de individuos analizados, promedio de tallas (mm) y su desviación estándar (SD), valores promedios de isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ +SD y relación C: N + SD.

scientific Name	common name	n	size (mm)		$\delta^{13}\text{C}$ mean \pm SD	$\delta^{15}\text{N}$ mean \pm SD	C:N mean \pm SD
			mean	SD			
Benthic crustaceans							
<i>Cervimunida johni</i>	langostino amarillo	40	35.2	4.2	(-) 15.2 \pm 0.3	16.9 \pm 0.5	3.3 \pm 0.3
<i>Pleuroncodes monodon</i>	langostino colorado	36	35.8	2.8	(-) 15.7 \pm 0.3	16.7 \pm 0.3	3.5 \pm 0.2
<i>Heterocarpus reedi</i>	camarón nailon	32	29.7	3.4	(-) 16.1 \pm 0.3	16.6 \pm 0.4	3.3 \pm 0.3
<i>Cancer porteri</i>	jaiba limón	17	52.9	10.5	(-) 14.8 \pm 0.3	18.3 \pm 0.4	3.6 \pm 0.4
<i>Platymera gaudichaudii</i>	jaiba paco	25	70.9	5.7	(-) 15.1 \pm 0.3	17.4 \pm 0.4	3.3 \pm 0.4
<i>Libidoclaea granaria</i>	jaiba araña	3	56.8	8.0	(-) 15.8 \pm 0.1	14.3 \pm 0.5	3.7 \pm 0.2
<i>Pterygosquilla armata</i>	camarón mantis	35	19.0	3.2	(-) 16.5 \pm 0.4	17.1 \pm 0.6	4.1 \pm 0.6
demersal fishes							
<i>Hippoglossina macrops</i>	lenguado ojos grandes	50	285.7	40.7	(-) 16 \pm 0.3	18.8 \pm 0.3	3.2 \pm 0.5
<i>Merluccius gayi</i>	merluza común	36	224.6	125.4	(-) 16.9 \pm 0.9	16.2 \pm 0.7	3.3 \pm 0.3
<i>Macrurus magellanicus</i>	merluza cola	21	472.6	44.9	(-) 16 \pm 0.3	17.1 \pm 0.5	3.3 \pm 0.7
<i>Coelorhynchus aconcagua</i>	pejerrata	35	293.3	43.9	(-) 16 \pm 0.2	18.8 \pm 0.4	3.4 \pm 0.9
<i>Epigonus crassicaudus</i>	besugo	6	193.8	22.4	(-) 16.4 \pm 0.2	17.2 \pm 0.4	3.3 \pm 0.4
<i>Helicolenus lengerichi</i>	chancharro	13	191.0	14.3	(-) 16.2 \pm 0.4	19.2 \pm 0.3	3.3 \pm 0.4
<i>Genypterus chilensis</i>	congrio colorado	1	453.0	0.0	(-) 16 \pm 0	18.5 \pm 0	3.2 \pm 0
<i>Ophichthus remiger</i>	anguila	3	64.0	8.2	(-) 16.2 \pm 0.5	19.6 \pm 0.2	8.1 \pm 1.1
<i>Macrourus sp</i>	granadero	1	392.0	0.0	(-) 15.4 \pm 0	20.2 \pm 0	3.5 \pm 0
<i>Dipturus chilensis</i>	raya volantín	8	508.8	120.8	(-) 15.1 \pm 0.5	17.9 \pm 0.5	3.1 \pm 0.4
<i>Psammobatis sp.</i>	raya pequén	3	361.3	127.2	(-) 14.5 \pm 0.2	19.6 \pm 0.2	3.0 \pm 0.7
<i>Bythaelurus canescens</i>	tiburón gato	3	741.7	212.3	(-) 15.9 \pm 0.2	20 \pm 0.6	3.3 \pm 0.3
pelagic fishes							
<i>Trachurus murphyi</i>	jurel	10	487.5	3.0	(-) 17.7 \pm 1.4	17.9 \pm 0.8	4.6 \pm 0.6
<i>Brama australis</i>	reineta	11	389.6	15.7	(-) 18 \pm 0.4	14.2 \pm 2.2	3.3 \pm 0.4
<i>Strangomera bentincki</i>	sardina	20	164.7	10.3	(-) 16 \pm 0.6	15.7 \pm 1.4	3.6 \pm 0.7

Tabla 2: valores de área total (TA) y elipses estándar corregido (SEAc) y valores medios + SD de elipses a posteriori SEAb, para cada una de las especies evaluadas.

Especies	TA	SEAc	SEAb
crustáceos			
camarón nailon	1.1	0.3	0.33 ± 0.05
camarón mantis	1.4	0.5	0.54 ± 0.09
jaiba limón	1.1	0.4	0.45 ± 0.1
jaiba paco	1.1	0.4	0.36 ± 0.07
langostino amarillo	1.8	0.5	0.5 ± 0.075
langostino colorado	1.1	0.3	0.3 ± 0.049
peces			
besugo	0.2	0.2	0.21 ± 0.12
chancharro	0.8	0.4	0.44 ± 0.12
lenguado	0.9	0.2	0.21 ± 0.03
merluza común	3.7	1.2	1.25 ± 0.21
merluza cola	1.5	0.5	0.52 ± 0.13
pejerrata	1.1	0.3	0.26 ± 0.05
raya volantín	1.1	0.8	0.77 ± 0.32



Tabla 3: valores de las métricas comunitarias de layman para crustáceos bentónicos y peces demersales estudiados.

métricas	crustáceos	peces
CR	1.9	3.0
NR	1.8	1.8
TA	1.4	2.1
CD	0.8	1.1
NND	0.6	0.5
SDNND	0.2	0.5

Tabla 4: valores de las métricas comunitarias de layman para los 3 grupos identificados (A, B y C).

Métricas	Grupo A	Grupo B	Grupo C
CR	0.8 ± 0.07	1.4 ± 0.4	0.4 ± 0.03
NR	0.9 ± 0.12	0.4 ± 0.06	0.1 ± 0.02
TA	0.3 ± 0.15	0.1 ± 0.02	0.003 ± 0.001
CD	0.4 ± 0.09	0.5 ± 0.07	0.2 ± 0.012
NND	0.2 ± 0.04	0.5 ± 0.09	0.2 ± 0.02
SDNND	0.1 ± 0.03	0.003 ± 0.001	0.2 ± 0.014

Tabla 5: Grupos identificados (A, B Y C) y especies pertenecientes a cada uno, con sus respectivos porcentajes de sobreposición de nicho isotópico. Se observa el porcentaje que queda sobrepuesto de cada especie de las filas, en el área total (95%) de las especies en las columnas.

Group	A	besugo	camarón nailon	camarón mantis	langostino colorado	merluza cola
	besugo	100%	36%	18%	22%	37%
	camarón nailon	42%	100%	16%	55%	43%
	camarón mantis	65%	18%	100%	16%	62%
	langostino colorado	21%	39%	10%	100%	34%
	merluza cola	68%	65%	57%	54%	100%
Group	B	jaiba limón	jaiba paco	langostino amarillo	raya volantín	
	jaiba limón	100%	48%	21%	37%	
	jaiba paco	27%	100%	63%	29%	
	langostino amarillo	19%	74%	100%	35%	
	raya volantín	87%	100%	100%	100%	
Group	C	chancharro	lenguado	pejerrata		
	chancharro	100%	85%	77%		
	lenguado	32%	100%	74%		
	pejerrata	39%	92%	100%		

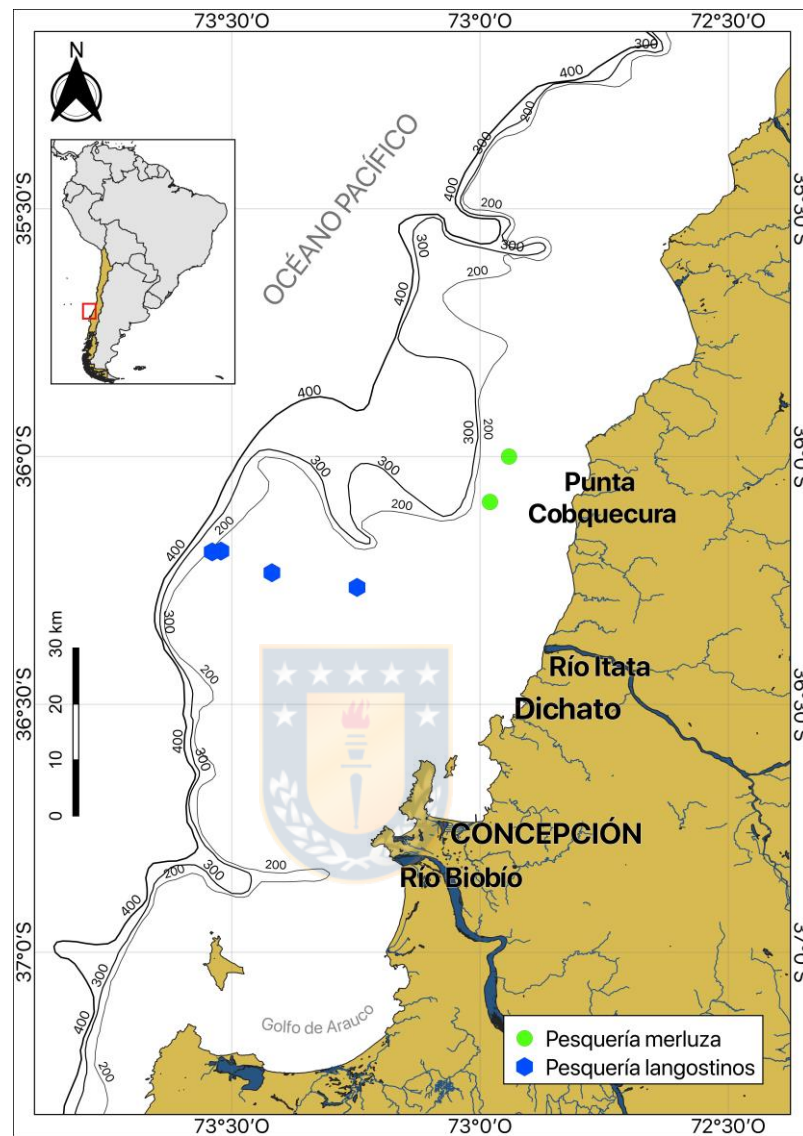


Figura 1. Área de estudio ubicada en zonas de pesca de arrastre en Chile centro sur alrededor de los 36°S. Lances de pesca de langostinos (puntos azules) y lances de merluza común (puntos verdes). Entre los 100 y 300 m de profundidad.

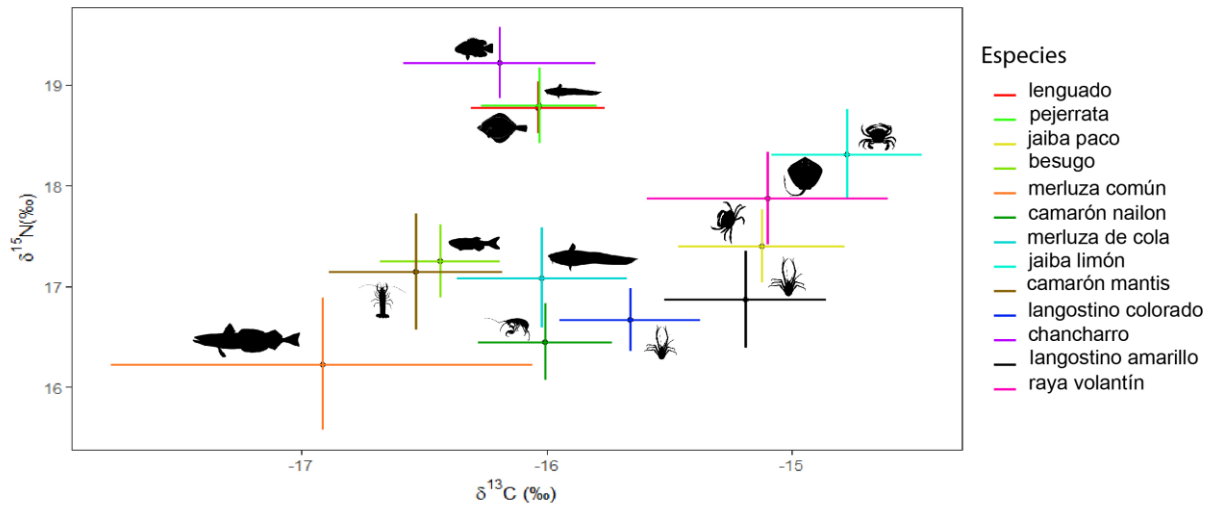


Figura 2. Representación del espacio isotópico bi-dimensional de las especies de crustáceos bentónicos y peces demersales incluidas en las estimaciones de nichos isotópicos (tabla 1).

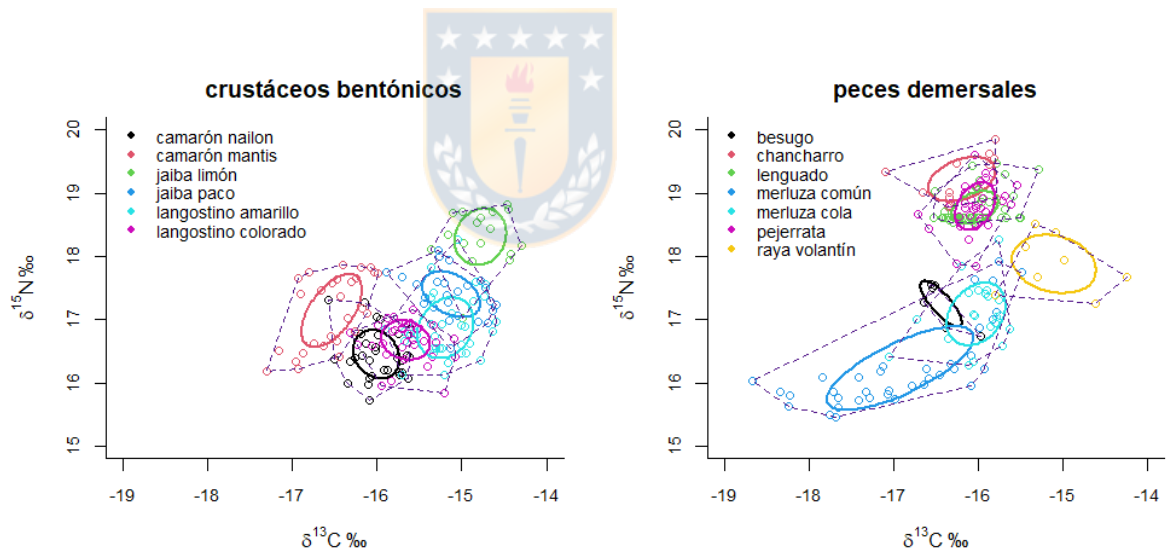


Figura 3. Nicho isotópico para las especies consideradas dentro de la comunidad bentónica, crustáceos izquierda y peces a la derecha, donde las líneas punteadas representan el área total para cada especie (nicho total) y las elipses representan el área de elipse estándar a un 40% (núcleo del nicho).

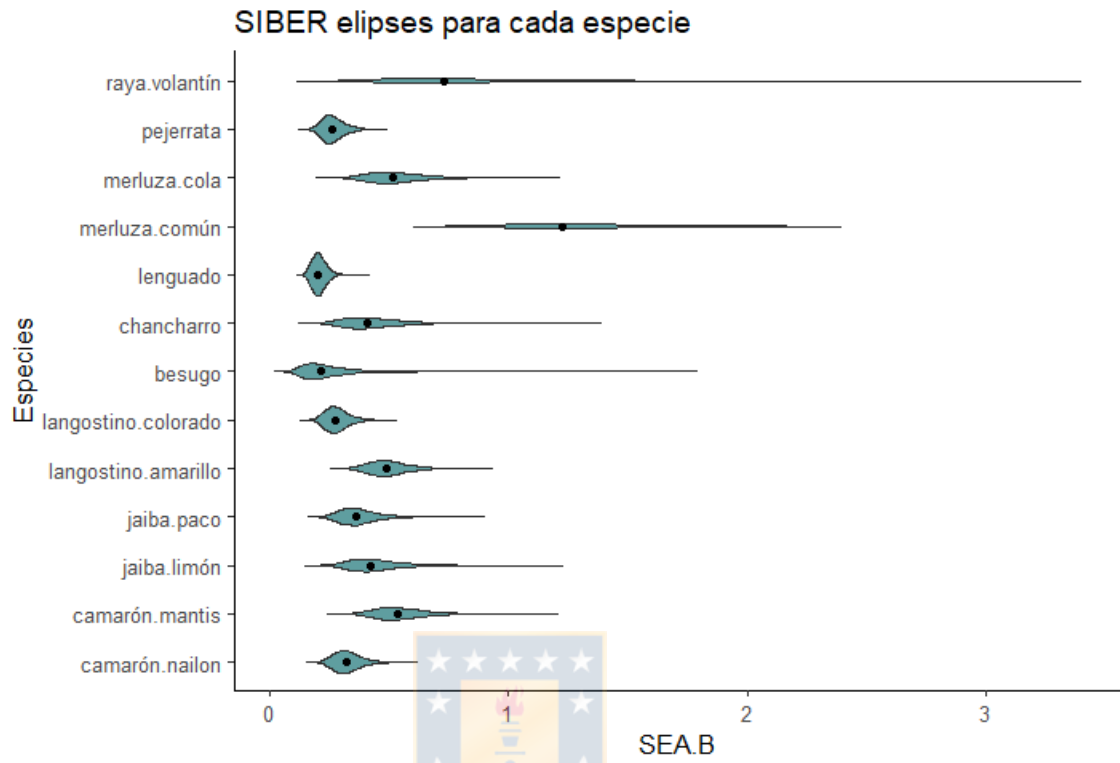


Figura 4. Amplitud de nicho isotópico de cada especie, según estimación del área de elipse estándar posterior (SEAb)

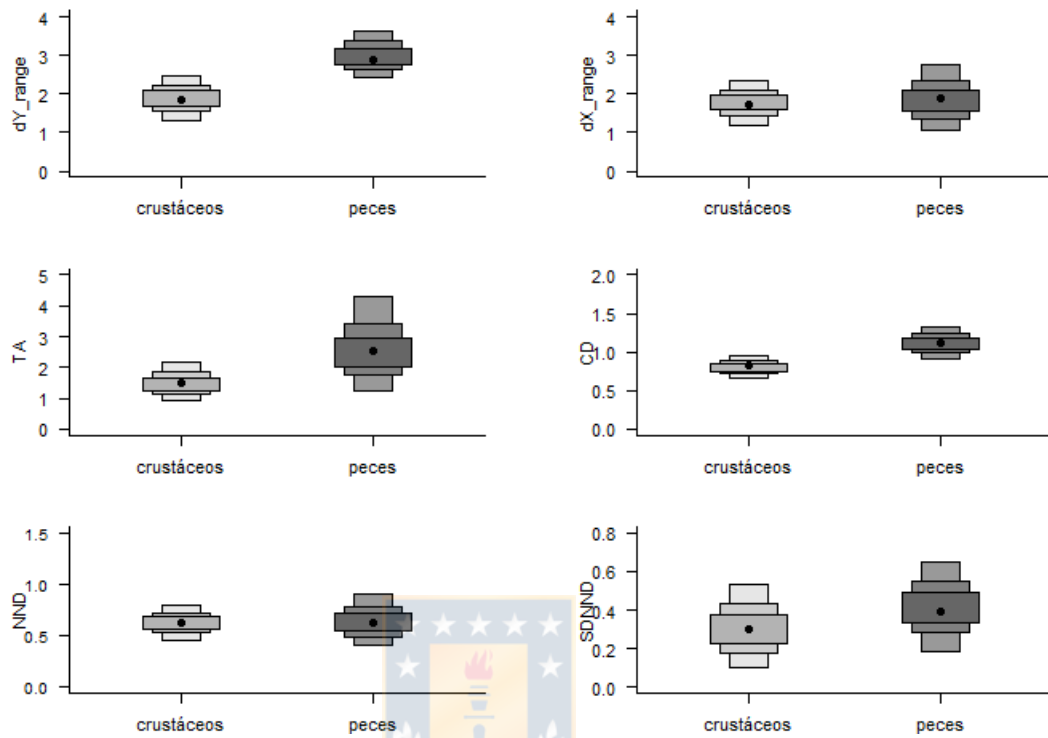


Figura 5: resultados bayesianos de las métricas para ambas comunidades. Los puntos negros representan la moda, y los recuadros presentan los percentiles del 50%, 75% y 95%. dY_range = rango de d15N, Dx_rango = rango de d13C, TA= área total, CD = distancia media al centroide, MNND = distancia media al vecino más cercano, SDNND = desviación estándar de la distancia media al vecino más cercana.

dendrograma comunidad bento-demersal

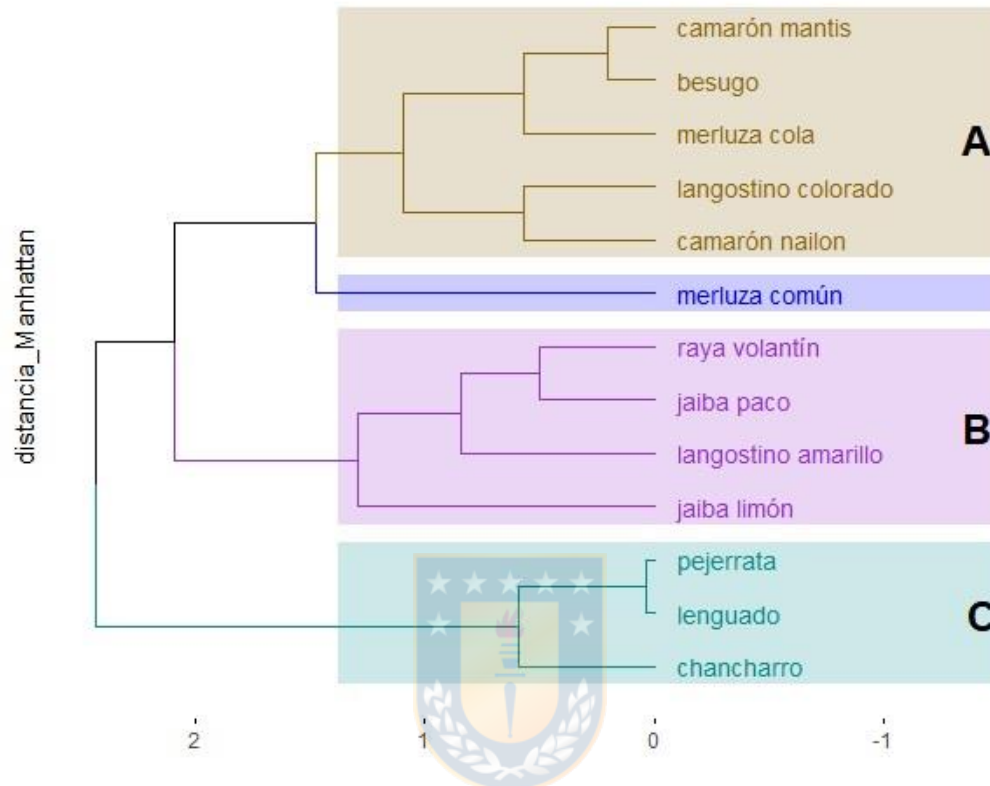


Figura 6: Dendrograma con agrupaciones de especies resultantes entre crustáceos bentónicos y peces demersales analizados.

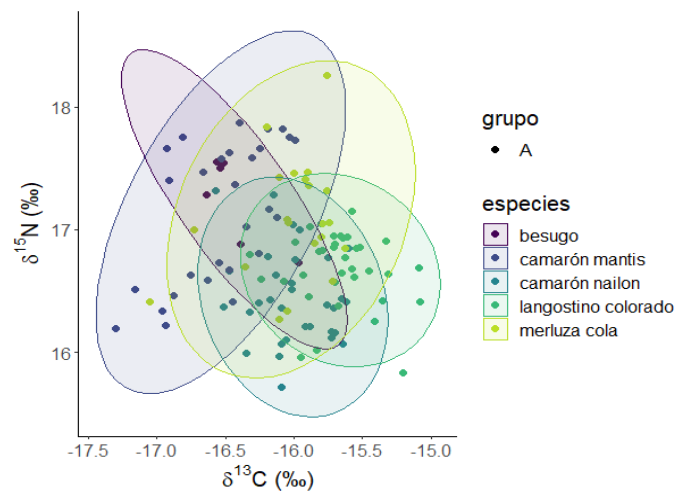


Figura 7: Plot del Grupo A determinado por análisis de cluster, se identifican 5 especies, 3 crustáceos bentónicos (camarones y langostino colorado) y 2 peces demersales (merluza cola y besugo). a. Se observa amplitud de nicho isotópico al 95%, y sobreposición entre las especies.

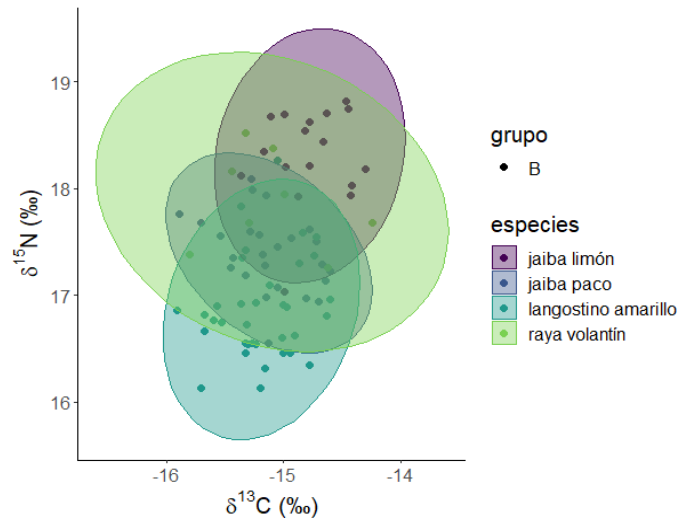


Figura 8: Plot del Grupo B determinado por análisis de cluster, se identifican 4 especies, ambas jaibas, langostino amarillo y la raya volatín. a. Se observa amplitud de nicho isotópico al 95%, y sobreposición entre las especies.

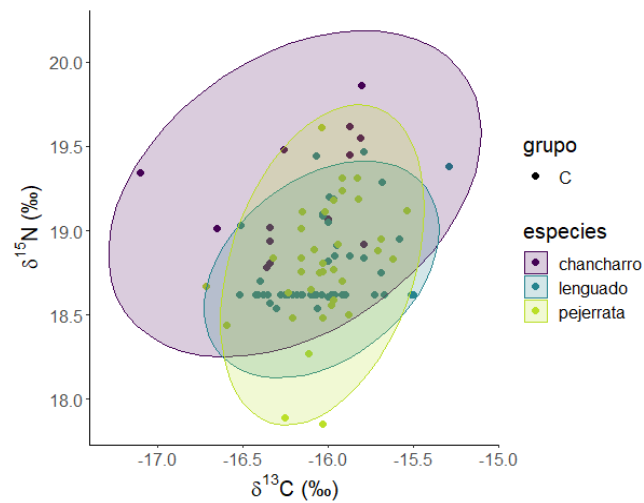


Figura 9: Plot del Grupo C determinado por análisis de cluster, se identifican 3 especies, chancharro, lenguado y pejerrata. Se observa amplitud de nicho isotópico al 95%, y sobreposición entre las especies.

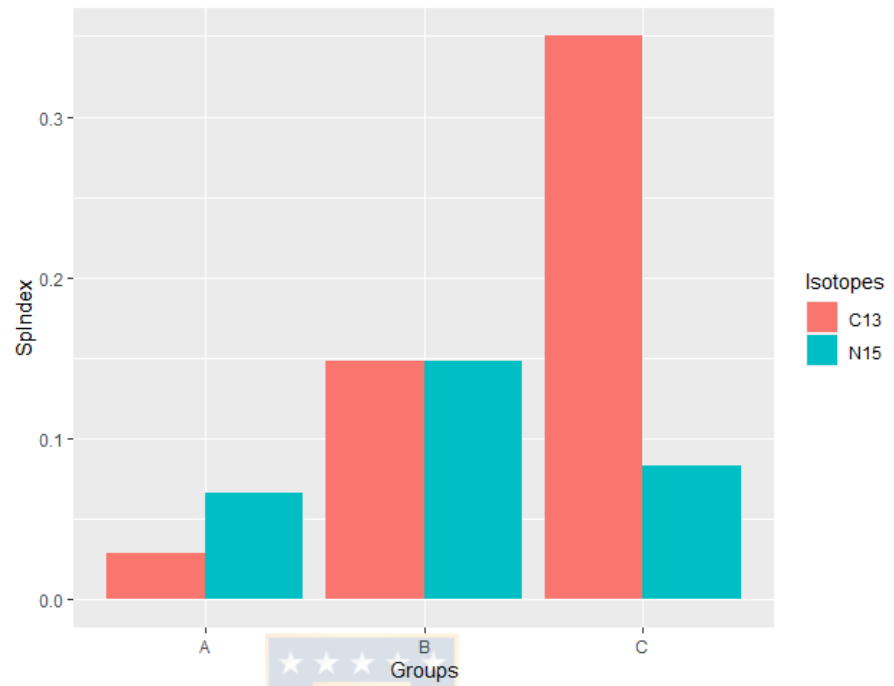
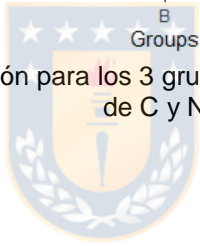


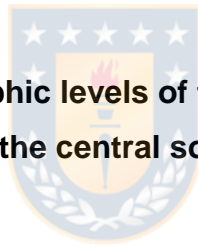
Figura 10: Índice de especialización para los 3 grupos identificados, diferenciados por isótopo de C y N.



CAPÍTULO II

FUENTES BASALES Y NIVELES TRÓFICOS DE LAS ESPECIES BENTÓNICAS Y DEMERSALES MÁS ABUNDANTES DE LA ZONA DE PESCA CENTRO-SUR DE CHILE.

**Basal sources and trophic levels of the most abundant benthic and
demersal species in the central southern fishing zone of Chile.**



Fuentes basales y niveles tróficos de las especies bentónicas y demersales mas abundantes de la zona de pesca centro-sur de Chile.

Tania Ponce ^{1,2}, Luis A. Cubillos ^{1,2}, Javier Ciancio ³,

Leonardo Castro^{1,2} y Miguel Araya⁴

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

² Centro de Investigación Oceanográficas COPAS Sur-Austral, Departamento de Oceanografía, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

³Centro Para el Estudio de Sistemas Marinos (CESIMAR), Centro Nacional Patagónico, CONICET, Chubut, Argentina.

⁴Facultad de Recursos Naturales Renovables, Universidad Arturo Prat, Iquique, Chile.

Resumen

En la dimensión trófica, los isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ son una herramienta importante ya que permiten determinar los flujos de energía entre los componentes de un ecosistema determinado. Los rangos de valores asociados a ellos permiten caracterizar los aportes de material orgánico que los sustentan. Por su parte los modelos de mezcla que se pueden realizar gracias a estadística bayesiana permiten determinar el aporte de las fuentes principales a las dietas, en los distintos organismos de una comunidad, como también identificar las fuentes basales más importantes dentro de éstas. De esta forma se puede estructurar la trama trófica entre los individuos que co-habitan en un ambiente específico y así lograr determinar grupos funcionales y los niveles tróficos que imperan. Por lo general, los sistemas bentónicos de aguas profundas son de difícil acceso y están siendo continuamente afectados por la pesca de arrastre de fondo, seleccionando a las poblaciones más abundantes de la macro fauna como los crustáceos decápodos. Con el objeto de identificar el origen del sustento trófico y determinar el rol trófico que cumplen los crustáceos y peces demersales frente a la zona centro-sur de Chile, se utilizó un enfoque basado en el análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno. Apartir de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ se encontró que los aportes más importantes a los organismos bentónicos de la plataforma continental provienen principalmente de la productividad marina secundaria, especialmente determinada por cadenas tróficas cortas y no así por el aporte pelágico en suspensión que cae al fondo marino (sedimentación de productores primarios). Los modelos de mezcla mostraron que los crustáceos bentónicos cuentan con un aporte de una composición isotópica similar a la de peces pelágicos (sardina y merluza), y también similar a la de los langostinos lo que indica que los crustáceos analizados presentan hábitos depredadores y carroñeros, más que suspensívoros y detritívoros. El análisis del contenido estomacal de peces y los modelos de mezcla bayesiana, coinciden en determinar grupos diferenciados en torno a sus preferencias dietarias que se sustentan en

pocas presas, a lo mas 2 items –presas más relevantes. Los peces demersales como la merluza, aaceden a recursos con composición isotópica asociada con los eufáusidos. En cambio, en los peces demersales asociados al fondo como el lenguado de ojos grandes, destacan los juveniles de langostinos. La raya volantín por su parte, se alimenta de organismos más grandes y diversos, coincidiendo en sus hábitos alimenticios, con los crustáceos decápodos mayores (jaibas), los que obtienen el nivel trófico mayor, entre los individuos analizados. La mayoría de las especies presentaron niveles tróficos característicos de consumidores secundarios y terciarios, destacándose el rol descomponedor de los crustáceos que aquí habitan.

Palabras claves: isótopos, modelos de mezcla, fuentes basales, alimentación, nivel trófico.



INTRODUCCIÓN

Las comunidades bentónicas constituyen uno de los eslabones más importantes en el flujo de materia y energía del ecosistema marino. La producción pelágica primaria y secundaria, generada en la zona eufótica, abastece a las comunidades bentónicas de la plataforma continental mediante la sedimentación de material orgánico (Graf, 1992). Una vez que el carbono biogénico es generado en un cuerpo acuático a partir de la actividad fotosintética, éste puede ser transformado por el circuito microbiano dentro de la zona fótica o exportado fuera de la red trófica. Las rutas para la exportación pueden ser por transferencia a otros miembros de la red trófica, esto es, consumo por animales grandes tales como peces y su exportación posterior como cadáveres o la sedimentación del carbono biogénico particulado principalmente en forma de heces fecales de rápido hundimiento y fitoplancton no consumido hacia aguas profundas por debajo de la termoclina (Legendre & Rassoulzadegan, 1996). Este último corresponde al acoplamiento pelágico–bentónico (Goedkoop & Johnson, 1996), el cual tiene importantes consecuencias para el reciclamiento de nutrientes, las interacciones depredador–presa y la estructura y estabilidad de las redes alimenticias (Schindler & Scheuerell, 2002).

Los invertebrados bentónicos son los principales organismos que ayudan a incorporar los elementos orgánicos de nuevo en la cadena trófica. En el caso de los crustáceos bentónicos, por su diversidad en los métodos de alimentación desde suspensivos a carroñeros (Lovrich & Thiel, 2011), cumplen un rol importante en esta distribución de flujos energéticos.

La ictiofauna por su parte, participa activamente en la regulación de las redes alimenticias, al actuar como consumidores o como presas (Holmlund & Hammer, 1999). Aquella asociada a los fondos marinos reúne a un conjunto importante de depredadores, capaces de vincular las redes alimenticias bentónicas y pelágicas (Rooney & McCaann, 2012; Baustian *et al.*, 2014).

Un requisito fundamental para comprender las vías energéticas a través de las complejas redes alimentarias bentónicas desde la producción primaria hasta los consumidores de nivel superior es el conocimiento de los vínculos entre organismos (Hobson *et al.*, 2002) y las características que determinan las fuentes basales principales de estas comunidades.

En la plataforma continental centro sur chilena se encuentran zonas bentónicas muy vulnerables a la extracción de recursos de importancia comercial, donde cohabitan especies de amplia abundancia y distribución (Hutchings 1992; Yáñez *et al.*, 1997), gracias a las condiciones favorables para ellos tanto físicas como oceanográficas.

La gran productividad de especies de importancia comercial puede estar influenciada por distintos aportes de materia orgánica dentro de los flujos energéticos que aquí ocurren. La zona de estudio se encuentra cercana a la desembocadura de 2 ríos importantes Itata y Biobío (Sobarzo *et al.*, 2001; Sobarzo & Djurfeldt, 2004). También se caracteriza por poseer altos niveles de producción primaria gracias a la surgencia estacional típica de borde oriental de los océanos (Barber & Smith, 1981). En este sistema, la fuente principal del agua de la surgencia es el Agua Ecuatorial Subsuperficial (AESS), que se caracteriza por tener una alta concentración de nutrientes y un bajo contenido de oxígeno disuelto que aflora a la zona eufótica (Sievers & Silva, 1982). En Chile centro-sur (~36,5° S) la surgencia se caracteriza por ser estacional, con mayor intensidad durante primavera-verano (Cáceres & Arcos, 1991, Sobarzo *et al.*, 2001; 2007).

Entre las especies que se extraen, existe una destacada pesca de arrastre para poblaciones de crustáceos decápodos, entre ellos el langostino colorado (*Pleuroncodes monodon*), langostino amarillo (*Cervimunida johni*) y camarón nailon (*Heterocarpus reedi*). Estos además de su importancia económica y sustento de pesquerías industriales, también cumplen una función ecológica relevante en el sistema bento-demersal ya que son alimento para varias especies

de peces demersales, según la caracterización realizada por Melo *et al.* (2007), de la comunidad basada en análisis de contenido estomacal. La reconstrucción de las redes alimentarias marinas se ha basado principalmente en este tipo de análisis y modelos ecotróficos, que se ve en gran medida limitada por dificultades metodológicas, especialmente evidentes en el caso de los invertebrados marinos, que debido a sus hábitos alimenticios no es posible analizar el contenido estomacal. Algunos invertebrados de importancia comercial son identificados en los modelos como organismos detritívoros o suspensívoros, otorgándoles un rol de consumidores primarios (Neira *et al.* 2004). Sin embargo, se ha identificado que, en algunas especies como los langostinos sus hábitos alimenticios pueden ser más amplios, siendo depredadores, carroñeros o hasta caníbales (Lovrich & Thiel, 2011), otorgándole un rol diferente en la comunidad. La implementación de análisis de trazadores biológicos naturales, como las relaciones isotópicas de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y el nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) constituyen un enfoque sólido que se utiliza a menudo para trazar las vías de flujo de energía a través de las redes alimentarias (Michener & Schell, 1994). Mientras que $\delta^{13}\text{C}$ discrimina claramente entre los diferentes orígenes de fuentes de materia orgánica (fitoplancton, aporte terrígeno, sedimentos), permitiendo el seguimiento de los flujos de materia a lo largo de la cadena alimentaria hasta los niveles tróficos superiores (DeNiro & Epstein, 1978), el enriquecimiento de $\delta^{15}\text{N}$ entre dos niveles tróficos adyacentes ($\sim 3,4\%$; Minagawa & Wada, 1984; Post, 2002) permite la estimación de las posiciones tróficas relativas de diferentes constituyentes de la red alimentaria (Cabana & Rasmussen, 1996; Carlier *et al.*, 2007) si se conocen los valores basales.

El enfoque de doble isótopo es confiable para investigar la estructura trófica (Post, 2002), y dado que el análisis de isótopos estables se basa en el principio de que la composición isotópica de los tejidos consumidores se deriva de los recursos de las presas, es posible aplicar los modelos de mezcla Bayesianos para estimar la proporción de los diferentes recursos de las presas que

contribuyen a la dieta de los consumidores (Parnell *et al.*, 2010;2013). De este modo, es posible estimar la contribución relativa de los distintos recursos de presas a la dieta de los depredadores, lo que puede revelar el uso de algunos grupos de presas insuficientemente representados (Moore & Semmens, 2008; Parnell *et al.*, 2013). Por lo tanto, al analizar las composiciones isotópicas de carbono y nitrógeno, se puede aclarar la utilización de alimentos por parte de los consumidores bentónicos en la plataforma de Chile central.

Rara vez se ha estudiado el funcionamiento de las comunidades de crustáceos bentónicos y de peces de la plataforma continental y las fuentes de materia orgánica para su subsistencia (Pinnegar & Polunin, 2000). Castro *et al.* (2020) muestran que valores de carbon orgánico ($\delta^{13}\text{C}$) proveniente de plantas terrígenas localizadas en la vecindad del río Itata fueron bajos en promedio (2016: -30.61 ‰; 2017: -29.6 ‰); lo cuales fueron menores que macroalgas marinas (2016: -13.4 ‰; 2017: -13.5 ‰) y valores de materia orgánica particulada en invierno (-24.78 ‰) y primavera (-19.16 ‰). Sobre la base de estos registros, y considerando valores referenciales de $\delta^{13}\text{C}$ comunicados por Ahumada *et al.* (2019) para crustáceos bentónicos como langostino colorado (-18.3 ± 0.61 ‰), langostino amarillo (-17.82 ± 1.45 ‰), camaron nailon (-18.44 ± 0.56 ‰), y peces demersales como lenguado de ojos grandes (-18.05 ± 0.43 ‰) y merluza común (-18.3 ± 0.52 ‰), se hipotetiza un sistema bentónico-demersal que utiliza recursos aportados por la producción primaria y secundariamente al aporte terrígeno dependiendo de la estacionalidad.

Por otro lado, los modelos de mezcla pueden estimar en base a la variedad de hábitos alimenticios de los crustáceos bentónicos, cuál es el más relevante en la zona de estudio, otorgándole un rol más específico y un nivel trófico diferente al utilizado en los modelos ecotróficos. Por lo tanto, el objetivo principal de este estudio es evaluar los orígenes de la materia orgánica y vías tróficas dentro de las comunidades bentónicas de la plataforma continental alrededor de los 36°S,

basándose en el análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno de posibles fuentes basales del sistema bentónico y de las especies objetivo de la pesca de arrastre y algunos organismos mas abundantes capturados como fauna acompañante e identificar preferencias dietarias y los niveles tróficos que determinan los AIE.

METODOLOGÍA

Área de estudio

- Las muestras de peces demersales y crustáceos bentónicos fueron obtenidas en el área de estudio alrededor de los 36° S, entre 100 y 300 m de profundidad (Fig. 1). Los especímenes aquí analizados fueron colectados a partir de lances realizados por la pesquería de arrastre dirigida a langostino colorado y merluza común, en otoño e invierno, desde marzo a agosto de 2018 en 6 estaciones de muestreo (Fig. 1).
- Con el objeto de caracterizar el aporte de materia orgánica al bentos de la zona de estudio, se obtuvieron muestras de sedimento con Draga Van Veen de 0,1 m² en 3 estaciones a lo largo de una transecta desde 1 milla náutica de la costa hasta cubrir 250 m de profundidad, frente a Punta Mela, al norte de Dichato. (Fig. 1)
- Para colectar la materia orgánica particulada (MOP) desde la columna de agua se realizaron muestreos de agua de mar durante el monitoreo de prospección de huevos (MPDH) de sardina y anchoveta, un crucero que se llevó a cabo en transectas cercanas a zonas de pesca de langostinos y merluza, donde se obtuvieron muestras de agua en 3 estratos de profundidad: superficial (0-25 m), intermedia (50-70 m) y profunda (>100 m). Se obtuvo una muestra de agua costera para reflejar el aporte de ríos a 5 m, 20 m y 50 m de profundidad (Fig. 1).

Muestras de tejido

Los individuos colectados fueron crustáceos y peces, que corresponde a especies objetivo y fauna acompañante capturadas en los lances de pesca. Todos ellos fueron identificados taxonómicamente, y fueron pesados y medidos. A los crustáceos (langostino colorado, langostino amarillo, camarón nailon, camarón mantis) se les midió en la longitud del caparazón con pie de metro ($\pm 0,01$ cm), desde la orbita de la inserción de los ojos hasta el borde posterior del caparazón. El peso se registró con una balanza monoplato ($\pm 0,01$ g). Una vez medidos y pesados se eliminó el exoesqueleto para extraer un porcentaje del músculo abdominal. A las jaibas se les midió el caparazón y se guardó material muscular extraído de los quelípodos. Los peces fueron medidos en su longitud total ($\pm 0,1$ cm), y se extrajo una pequeña porción del músculo dorsal anterior. Todas las muestras de tejido se guardaron y rotularon en tubos eppendorf de 1 ml y fueron congelados a -80°C inmediatamente después de obtenida la muestra de músculo.

A los peces muestreados también se les extrajo el estómago, y se analizó su contenido. Los elementos presa encontrados en cada estómago fueron separados, pesados (después de secar el exceso de agua superficial con papel de seda, $\pm 0,01$ g), contados e identificados al nivel taxonómico más bajo.

Análisis de isótopos estables

Las muestras congeladas fueron deshidratadas en un liofilizador (Carabel *et al.*, 2016) por 12 horas. Luego se dividieron en una muestra para análisis de nitrógeno, y otra para análisis de carbono. A esta última se le extrajo los lípidos moliendo la muestra en un mortero de ágata, agregando una solución de cloroformo/metanol en una razón de 2:1 (Folch, 1957). Posteriormente, la muestra se etiquetó y se homogenizó mediante un agitador orbital en 3 tandas de 30 minutos a 90 rpm, para finalmente dejarlo en extractor por 8 h. En el caso

de las rayas, para el análisis de nitrógeno se extrajo la urea con 3 lavados de agua desionizada de 1,5 ml en un sonicador por 5 minutos (Kim & Koch, 2011). Posteriormente, los tejidos tratados fueron nuevamente liofilizados y molidos, luego se pesaron en micro-balanza para obtener cerca de 1 mg. Esta muestra se guardó en cápsulas de estaño para posteriormente ser analizados.

Muestreo para caracterización de fuentes de carbono

Las muestras de agua de mar fueron filtradas (2.5 L c/u aprox) en fibra de vidrio (GF/F) de 0,7 μm de poro y 47 mm de diámetro, donde se retuvo la materia orgánica particulada. Luego se dividieron en 2 submuestras, una para nitrógeno que se liofilizó y se guardó en cápsulas de estaño, y a la otra se le realizó tratamiento para extracción de carbonatos (Carabel *et al.*, 2006). Para esto, se dejaron las muestras en un desecador y se agregó un recipiente con HCL 12M, dejándolo evaporar por 48 h, acidificando el ambiente, para luego guardar las muestras en capsulas de estaño. Este tratamiento también se realizó para sedimentos y crustáceos pequeños obtenidos de los análisis de contenido estomacal que conservan estructuras calcáreas. Estos organismos son utilizados como indicadores de zooplancton.

Todas las muestras encapsuladas fueron analizadas mediante Espectrometría de Masas de Razones Isotópicas (IRMS). La composición isotópica fue obtenida al comparar la razón de las intensidades de los haces iónicos del gas de la muestra con la misma razón de un gas de referencia. Todo este análisis se realizó en la Universidad de California en Davis Stable Isotope Facility (SIF) (Davis, California, EE. UU.), utilizando un PDZ Europa ANCA-GSL acoplado a un espectrómetro de masas de relaciones isotópicas PDZ Europa/ Sercon 20-20.

Todos los valores de isótopos estables son reportados en la notación δ , para las mediciones de abundancia natural o sustancias ligeramente marcadas, *i.e.*,

$$\delta^{13}\text{C} \text{ o } \delta^{15}\text{N} = \left[\left(\frac{R_{\text{muestra}}}{R_{\text{estándar}}} \right) - 1 \right] 1000$$

donde R_{muestra} o $R_{\text{estándar}}$ es ya sea $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ o $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$. Los estándares que se utilizaron fueron Vienna Peedee Belemnita para C y N^2 atmosférico para N.

Análisis de datos

Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el programa R (R Core Team 2019). Las especies y las muestras de sedimento y material orgánica particulada fueron presentadas en el espacio isotópico determinado por bi-parcelas $\delta^{13}\text{C} - \delta^{15}\text{N}$ con las poblaciones graficadas en función de sus firmas medias de isótopos estables.

Con los rangos de los valores obtenidos de $\delta^{13}\text{C}$ para MOP y sedimento, se pudo identificar el aporte predominante de carbono al ecosistema; esto es, si se trata de origen ya sea en la columna de agua a través vía producción pelágica o bentónico a partir del MOP en sedimentos.

Con el objeto de analizar grupos de especies según su afinidad isotópica, se aplicó un análisis de cluster jerárquico aglomerativo sobre la base de distancia Manhattan (ver Tabla 1). Se realizó un análisis detallado de las simulaciones de polígonos de mezcla para los consumidores, según Smith *et al.* (2013) con los paquetes “sp” y “splanc” para calcular el área del polígono. Este análisis se utilizó para la selección de los posibles consumidores (los que se encuentran dentro de la región de mezcla del 95%) y sus posibles fuentes de alimentos. Los datos necesarios para la simulación son las firmas isotópicas de los consumidores, la media, la desviación estándar de las firmas isotópicas de las fuentes alimentarias y sus factores de enriquecimiento trófico. Se consideran como fuentes basales 8 posibilidades, entre ellas sedimento y materia orgánica particulada (POM), zooplancton, crustáceos bentónicos como el camarón nailon y ejemplos de peces demersales y bentónicos (merluza común, reineta, lenguado y sardinas). Se realizó un modelo Markov Chain Monte Carlo (MCMC) y el casco convexo (o

"polígono de mezcla") se calculó para cada iteración de datos de la fuente, y se utilizó un algoritmo de punto en el polígono para determinar si los consumidores están dentro, o en el borde del polígono de mezcla (el punto en el polígono enfoque). Se calculó la proporción de iteraciones para las que cada consumidor está dentro del polígono de mezcla.

Para estimar cuantitativamente las contribuciones de las distintas fuentes posibles en las dietas de los crustáceos bentónicos por grupos (Grupo A-Grupo B) y también de los peces demersales (Grupo A- Grupo C) a los cuales también se les realizó un análisis de contenido estomacal complementario. Se usó un modelo de mezcla isotópica bayesiana utilizando el paquete de R llamado SIMMR que determinó cuál o cuales de estas bases son más importantes en estos organismos (Parnell, 2016). El modelo de mezcla utiliza el algoritmo Markov Chain Monte Carlo (MCMC), y tiene en cuenta la variabilidad en la fuente y las firmas isotópicas de los consumidores y cada firma se corrige utilizando factores de discriminación trófico, 3.4‰ para el $\delta^{15}\text{N}$ y 1‰ para $\delta^{13}\text{C}$ (se corrige el enriquecimiento de la fuente, en lugar del consumidor, para tener en cuenta los factores de discriminación trófico específicos de la fuente). El modelo ejecutó 50 mil iteraciones, con 5mil de ellas descartadas y un thin out que guarda valores cada 50 de ellos. Luego produjo una simulación de distribuciones de probabilidad de contribuciones relativas de fuentes de alimentos a la dieta de los consumidores.

Posteriormente al determinar las fuentes más relevantes para cada grupo, se estimó el nivel trófico (NT) de cada uno con relación a sus fuentes principales como nivel trófico base, siendo posible determinar más de una base para los consumidores. Para ello, se utilizó el paquete de R, llamado tRophicPosition ya que permite utilizar MCMC para determinar con cada factor de discriminación el nivel trófico de cada individuo en el sistema, además incorporar incertidumbre alrededor de los valores estimados (Quezada *et al.*, 2018).

Se calculó así las posiciones tróficas según la siguiente ecuación:

$$\delta N_c = \Delta N (NT + \lambda) + \alpha (\delta N b_1 + \delta N b_2) - \delta N b_2 \quad (ec.1)$$

$$\delta C_c = \alpha (\delta C b_1 - \delta C b_2 + \delta C b_2) \quad (ec.2)$$

donde ΔN es el factor de discriminación trófica; NT es la posición trófica, λ es la posición trófica de la base, $\delta N b_1$ y $\delta N b_2$ delta de nitrógeno de la línea base 1 y 2 respectivamente. Este análisis permitió obtener un biplot con los datos, para representar la incertidumbre a la forma de gráficos de densidad para el $\delta^{13}C$, representando las líneas de base y cual es la fuente probable de la energía que está alimentando a su especie. Posterior se realizó un modelo MCMC y una gráfica de densidad final con los niveles tróficos representados para cada especie.



RESULTADOS

La información de los crustáceos bentónicos y peces demersales se detalló según los grupos identificados mediante el análisis de cluster (Tabla 1).

Características de fuentes

Los valores isotópicos para las muestras de MOP, se dividieron en muestras de aguas superficiales y muestras de aguas a mayor profundidad (> 50 mts). Las muestras superficiales presentan valores medios de $\delta^{13}C = -20.5\text{‰}$ y de $\delta^{15}N = 1.1\text{‰}$, en cambio en el fondo los valores son menores en ambos casos. La MOP costera mostró valores similares entre superficie y fondo con rangos de $\delta^{13}C$ entre -22.8‰ y -23.9‰ , en el caso de N también los valores del fondo fueron negativos, probablemente debido a condiciones de producción de gran cantidad de materia orgánica (Fry, 1991) (Tabla 2). Las muestras de sedimentos que fueron obtenidas entre 85 y 109 m de profundidad, tienen valores promedios de -21.5‰ en $\delta^{13}C (\pm 0,5)$ y de 9.2‰ para $\delta^{15}N (\pm 0.1)$. Estas muestras fueron

obtenidas próximas a las zonas de pesca ya que los lugares desde donde se extrajeron los organismos, presentaban condiciones de fondo duro (Tabla 2).

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ tanto de la materia orgánica en el mar como del sedimento, en mar abierto como en la costa, se definen principalmente por tener un aporte basal marino al encontrarse con rangos mayores a -22‰ (Fry, 1991; Meyers, 1994)

Como proxy del sistema pelágico, las muestras de zooplancton dan valores similares entre los copépodos y eufáusidos (estos últimos obtenidos de contenidos estomacales) con valores de $\delta^{13}\text{C}$ alrededor de -18‰ y $\delta^{15}\text{N}$ y entre 13‰ y 14‰ para el N. Los juveniles de langostino se asemejan más en ^{13}C y ^{15}N a los individuos adultos, mostrando valores menores en $\delta^{13}\text{C} = -16\text{‰}$ (Tabla 2).

Modelos de Mezcla

Se realizó un modelo de polígonos para identificar posibles consumidores y presas, considerando principalmente como consumidores a los invertebrados bentónicos (crustáceos decápodos). En primer lugar, se analizó el grupo A (ver Tabla 1) constituido por camarón nailón, camarón mantis y langostino colorado. Se considera la mayor cantidad de fuentes posibles dados sus hábitos alimentarios; i.e., detritívoros y/o carroñeros. Las fuentes que se incluyeron en el modelo de mezcla integra MOP en el agua de mar y sedimento, zooplancton, camarón nailon y peces del ambiente pelágico y demersal (sardina, reineta, merluza común, lenguado). El modelo de mezcla en este grupo muestra que los consumidores poseen alta probabilidad de pertenecer al polígono de mezcla (dentro del 95%) con las fuentes utilizadas (Fig. 2).

El espacio isotópico entre consumidores y las fuentes seleccionadas, en conjunto con el factor de discriminación (Fig. 2), determina 2 fuentes principales debido al mayor aporte porcentual de una composición isotópica idéntica a la sardina común y merluza común a la dieta (Fig. 3).

Para el caso de los crustáceos bentónicos del Grupo B, constituido por la jaiba limón, jaiba paco y langostino amarillo (e incluye también la raya volantín), el modelo de mezcla mostró aporte de alimentos con composición isotópica similares a la sardina común y langostino colorado (Fig. 3). Los contenidos estomacales de la raya volantín muestran mayor preferencia por alimento basada en una dieta de camarón mantis y camarón nailon (> 70 %), y también se encuentran restos de langostinos y peces muy digeridos. No obstante, según el modelo de mezcla, una composición similar a la sardina constituye el mayor aporte para la dieta de la raya volantín, que coincide con las jaiba paco y jaiba limón, siguiéndolo el camarón nailon y langostino colorado en aporte a la dieta (Fig.4)

Para el caso de los peces del Grupo A, el análisis de los contenidos estomacales de besugo y merluza de cola, muestra que los eufáusidos son el principal aporte a la dieta (94%) del besugo, seguido por el camarón mantis (6%). En el caso de la merluza de cola, la mayoría de los estómagos estaban vacíos (77%); y el resto presentaba mayor aporte a la dieta de eufáusidos (94%) seguido por restos de peces muy digeridos (6%) (Tabla 3). Para el análisis de mezcla de ambas especies, se utilizaron los valores de algunas especies posibles en su alimentación, considerando los eufáusidos, langostinos, camarones y sardinas. Los resultados del modelo determinan que las fuentes principales en este grupo son los eufáusidos y juveniles de langostinos (Fig.5).

Para el Grupo C, conformado por los peces lenguado, pejerrata y chancharro, los análisis de contenido estomacal indicaron que el lenguado presentó 14% de los estómagos vacíos y el resto con mayor frecuencia de ocurrencia aportada por el camarón mantis (59%) seguido por el langostino colorado (24%) (Tabla 3). También se observó presencia de restos de otros crustáceos y restos de peces muy digeridos. La mayoría de los estómagos de chancharros se encontraron vacíos o muy digeridos, logrando identificar un mayor aporte de juveniles de langostino (54%) y camarón mantis (36%). Los estómagos de pejerrata también

mostraron un porcentaje muy alto de estómagos vacíos o evertidos, y en solamente 5 especímenes que tenían contenido muestran que el camarón mantis y el camarón nailon las únicas presas (Tabla 3). Para este grupo de peces el análisis con modelos de mezcla se observó una mayor preferencia por juveniles de langostino y menor pero similar aporte de los camarones (Fig. 6).

En el caso de la merluza común, los contenidos estomacales presentaron un gran aporte desde juveniles de langostinos (92%), seguido en menor nivel por eufáusidos (5.6%) y camarón nailon (1.6%) (Tabla 3). El modelo de mezcla coincide con la importancia de los dos primeros recursos a la dieta destacándose el aporte de los eufáusidos (Fig.7).

Nivel trófico

Al considerar los resultados previos, se realizó la identificación de los niveles tróficos (NT) de las especies. Para ello, los valores de isótopos de eufáusidos y juveniles de langostino se asignaron como zooplancton en un biplot de consumidores y las líneas base (Fig. 8). Estas bases son consideradas en el modelo como nivel trófico 2, y factores de discriminación de Post (2002) con 56 valores de $\delta^{15}\text{N}$ con promedio igual a $3,4 \pm 0,98$ y 107 valores de $\delta^{13}\text{C}$ con un promedio de $0,39 \pm 1,3$. El modelo MCMC fue estimado con 3 cadenas para las iteraciones necesarias para poder realizar la gráfica de densidad de los niveles tróficos (Fig.9). La mayoría de las especies presentaron NT entre 2,7 y 3,6 (Figs.10 y 11).

DISCUSIÓN

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ se utilizan para determinar los aportes de materia orgánica que predominan en ciertas zonas del océano, considerándose aquellos valores mayores a -25‰ como característicos de un ambiente marino (Fry, 2006). En zonas cercanas a desembocaduras de ríos podrían esperarse valores menores, que caracterizan un aporte terrígeno. En la zona de estudio, por ejemplo, se

encuentra la desembocadura de dos ríos de gran importancia, que influyen en distintas dinámicas marinas en las zonas cercanas (Masotti *et al.*, 2018; Saldías *et al.*, 2016). En este caso a pesar de no encontrar valores tan bajos, otros estudios indican que existe una variación estacional con valores promedio de -19.1‰ en primavera, a -24.78‰ en invierno (Castro *et al.*, 2020). Estos valores indicarían un cambio debido al aporte fluvial mayor en esta estación. Aún así los valores de isótopos de la MOP superficial (-20‰) y MOP superficial cercano a la costa (-22‰) que fueron obtenidos en este trabajo, coinciden con la descripción de materia orgánica marina de Meyers (1994) con rangos entre -22‰ y -20‰. Otro trabajo enfocado en el ecosistema bentónico en el mar interior en Chiloé (Zapata-Hernández *et al.*, 2016) considera que este sector estuarino con un MOP entre -23‰ a -21‰ en general dependen del carbono derivado del fitoplancton, basándose en la categoría de fuentes orgánicas marinas (-22 a -18‰, Silva *et al.*, 2011). Esto también se ha reflejado en otros análisis cercanos a desembocaduras de ríos en donde el aporte terrestre sólo queda bien reflejado en las cercanías de la boca del río, pero a medida que se avanza hacia fuera de la costa, disminuye bastante su aporte. (Wu *et al.*, 2003; Chang *et al.*, 2014). Por lo tanto, la influencia del río en este caso, destacará en su variación estacional, pero seguirá siendo la fuente marina, el principal aporte al ecosistema marino.

Por otro lado, en zonas de alta productividad primaria, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ son más altos en la MOP de superficie, sobre todo durante el desarrollo fitoplanctónico (Savoye *et al.*, 2003; Tamelander *et al.*, 2009). En el caso del $\delta^{15}\text{N}$, el fitoplancton de las aguas ricas en nitratos presenta valores bajos debido a la absorción preferente del nitrato que contiene el isótopo más ligero (^{14}N) (Wada & Hattori, 1991). La variación de la señal del isótopo de nitrógeno estable generado en la superficie se refleja en las partículas que se hunden y se han transferido a los sedimentos (Altabet & François, 1994). Las muestras de MOP en profundidad en el área de estudio indican valores negativos para el $\delta^{15}\text{N}$ lo

que podría significar una gran cantidad de materia orgánica producida en el mar por los productores primarios (Fry, 1991).

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en MOP en estratos más profundos, también se diferencian de los superficiales (González-Ocampo *et al.*, 2007). Los valores de $\delta^{13}\text{C} \approx -23\text{‰}$ se interpretan por recolonización y remineralización después de un tiempo de permanencia mayor en la columna de agua (González-Ocampo *et al.*, 2007).

Los sedimentos presentan valores similares de $\delta^{13}\text{C}$, en comparación al MOP suspendido, estando alrededor de -21‰ , lo que permite inferir el grado de ciclaje en ambientes pelágicos. En sistemas con altas tasas de sedimentación de células fitoplanctónicas intactas (no consumidas por hervíboros), el $\delta^{13}\text{C}$ del COP sedimentado y suspendido es similar (Rau *et al.*, 1990). El valor de $\delta^{15}\text{N}$ igual a 9,2 es considerado alto (Meyers, 1994), lo que indica también que su contribución más importante es el material marino y que puede estar más enriquecido en nitratos. Esto coincide con los valores altos en la relación C: N igual a 7,9 que indicaría un bajo contenido de C-inorgánico, que se interpreta como un aporte importante de material marino (planctónico) con aportes de material terrestre, aunque también puede ser material marino antiguo con grados de mineralización, lo que concuerda con Farías *et al.*, (1997) para la zona centro sur.

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ del sedimento son bajos en comparación a los organismos bentónicos, diferenciándose por alrededor de 5‰ . Esto podría deberse a que las muestras obtenidas de sedimento se encuentran más cercanas a la costa, en comparación a las muestras de los crustáceos bentónicos, que estaban asociados a sustratos más duros. Aún así, tampoco son tan cercanos a los valores de juveniles de langostinos, que ocupan esos sustratos blandos para asentarse (estos con valores alrededor de -16‰). Por lo tanto, estos resultados podrían implicar también una baja selección de material sedimentado y MOP en suspensión en el fondo por parte de estos consumidores bentónicos.

En la fauna marina bentónica se mostró una dependencia principal de la producción marina *in situ*, que se caracteriza por un mayor valor de $\delta^{13}\text{C}$ (-15‰ promedio). La producción primaria marina puede estar estrechamente correlacionada con las tasas de supervivencia y crecimiento de los estadios larvales de peces y dar energía a los peces bentónicos juveniles y adultos a través de la red alimentaria (FAO 2008). De igual forma, la producción primaria podría estar aportando a los crustáceos bentónicos como langostinos, que dado los rangos de isótopos de $\delta^{13}\text{C}$, podrían estar consumiendo el aporte de las redes tróficas que se alimentan de la materia orgánica que cae al fondo. Esto es coincidente con el rol detritívoro o suspensívoro en los modelos ecotróficos, definiéndolos como organismos de nivel trófico 2,6 (Pauly & Christensen, 1995; Neira *et al.*, 2004). Aunque, los modelos de mezcla para el langostino y camarones indican un gran aporte a su dieta de organismos con composición isotópica demersales-pelágicos abundantes como la merluza común y la sardina, lo que indicaría que en esta zona predominaría la alimentación de material detritico procedente de MO pelágica recientemente sedimentada (Lovrich & Thiel, 2011). Esto podría además estar asociado con un comportamiento carroñero, similar al que muestran decápodos depredadores superiores (Le Loc'h *et al.*, 2008) en el atlántico Norte. Dentro de las capacidades alimenticias de los invertebrados marinos, especialmente los crustáceos, también se encuentra la carnivoría y el canibalismo, esto podría explicar la separación entre las especies de langostinos en el grupo A y B, ya que, en el modelo de mezcla de este último, aparece el langostino colorado como una fuente importante para estas especies, lo que podría indicar hábitos más depredadores en langostino amarillo, y las jaibas limón y paco, que a su vez pueden llegar a tener valores de $\delta^{15}\text{N}$ mayores que algunos peces demersales. Esta información puede ser relevante en el entendimiento del comportamiento trófico de estas especies de valor comercial, considerando importante dejar de definir las como

exclusivamente detritívoras en los modelos ecotróficos (por ejemplo, Neira et al., 2004).

En el caso de los peces demersales, hay diferencias en sus preferencias alimenticias, que permiten la separación entre los grupos A y C analizados. En el caso del Grupo A, tanto en contenido estomacal como en AIE coinciden en la preferencia alimentaria de una composición isotópica similar a juveniles de langostinos y eufáusidos. Por otro lado, la merluza común se caracteriza por la preferencia de eufáusidos, lo que indicaría que su mayor obtención de energía, proviene de la producción secundaria de origen pelágica. Por otro lado, los peces del Grupo C, reciben mayor aporte por parte de juveniles de langostinos, seguidos por menores aportes desde los camarones y langostino colorado, lo que no concuerda con lo encontrado en los análisis de contenido estomacal, pero si en otros estudios relacionados (Villarreal et al., 2001; Ahumada et al., 2019). En el espacio isotópico, los peces de este grupo quedan en el centro, con el grupo A recibiendo aporte tanto pelágico como bentónico. Un factor que puede influir en esto, puede ser la distribución de estas especies en masas de agua (AESS) con mínimas de oxígeno, donde algunas especies estén adaptadas a alimentarse bajo estas condiciones, y otras que requieran alimentarse en estratos más superficiales con mayor aporte de oxígeno, con marcadas migraciones verticales, como lo hace la merluza común.

Los resultados de los niveles tróficos analizados, indicaron que esta comunidad esta representada principalmente por consumidores secundarios y terciarios (NT = 2.8 a 3.5). Huckstadt et al. (2007) encontraron niveles tróficos mayores (NT = 3.59) para merluza común y sardina común, mientras que nuestros resultados indican valores más bajos para la sardina común (NT= 2.8) y merluza común (NT= 2.9). Las diferencias pueden deberse a la fuente base elegida y otros aspectos metodológicos. Por otro lado, en el caso de los crustáceos, los valores del NT son mayores a 3 y similares entre ellos, lo que rechazaría la hipótesis de que hay diferencias de los hábitos alimenticios entre las distintas especies de

crustáceos. Además, los resultados demuestran una diferencia en relación con los supuestos de los modelos ecotróficos que se basan en el aporte porcentual de la dieta en peso basada muchas veces en contenidos estomacales. Los crustáceos bentónicos presentan NT mayores a la mayoría de los peces demersales, lo que se debería a la mayor diversidad en sus hábitos alimenticios (Lovrich & Thiel, 2011).

En conclusión, los niveles tróficos bajos y poco diversos y la característica de una red trófica corta (poca variedad de presas, hasta llegar a descomponedores y carroñeros), indicaría una recirculación de energía trófica entre poblaciones de pocas especies y similares. Según los AIE el sustento pelágico (zooplancton y peces pelágicos como la sardina) son claves para el aporte a la dieta de los organismos bentónicos, tanto crustáceos como peces. En el caso de los crustáceos, estos cumplen un rol fundamental en el ecosistema bentónico al tener acceso a organismos pelágicos muertos que son depositados al bentos. Al considerar los hábitos de alimentación carroñera y descomponedores de los crustáceos, estos metabolizan lo consumido y lo convierten en energía disponible para otras especies en el fondo marino.

El análisis de los rasgos biológicos también puede utilizarse como sustituto para examinar los cambios en la función ecológica debidos a la pesca de arrastre. Por ejemplo, un conjunto dominado por alimentadores en suspensión transportará el carbono y la energía entre el lecho marino y la columna de agua superpuesta de manera diferente a uno dominado por alimentadores de depósitos (Rosenberg, 1995). Por lo tanto, los cambios inducidos por la pesca de arrastre de fondo en la composición de las especies (disminución de especies de alimentación por suspensión), generan que los organismos bentónicos que se alimentan de depósitos pueden verse afectados negativamente debido a una pérdida de sedimentos superficiales y a una reducción de la calidad de los alimentos (Watling *et al.*, 2001; Mayer *et al.*, 1991). Esto tiene implicancias para la función del ecosistema, como el acoplamiento bentónico-pelágico, el procesamiento del

carbono orgánico y la remineralización de los nutrientes (Thrush *et al.*, 2001; Olsgard *et al.*, 2008). Por lo tanto, la movilización de sedimentos debido a la pesca de arrastre de fondo puede tener importantes consecuencias ecológicas.

En este sentido, este trabajo tiene como limitante la nula presencia de AIE para organismos suspensívoros o detritívoros, como moluscos, ya que no se tuvo acceso a muestras de ese tipo. Esto no permite evaluar la composición isotópica de estos organismos, ni su rol dentro de la red trófica analizada, sobre todo su función dentro del acople bento- pelágico del ecosistema, y como pueden verse afectados por las perturbaciones de la pesca de arrastre de fondo. Melo *et al.* (2007) realizaron una caracterización de los fondos marinos en Chile, y para el área aquí estudiada sólo incluyen en la red trófica a los poliquetos, observándose una muy poca diversidad de este tipo de organismos.

Este estudio representa un avance y un complemento para poder seguir analizando zonas de difícil acceso, como los ecosistemas bentónicos, sobre todo las características que se cumplen en ambientes tan productivos y de gran impacto pesquero. Sería importante complementar este estudio con comparaciones estacionales para ver los efectos de las variaciones en los valores isotópicos de la producción primaria (cuánto disminuye) y como puede variar este ecosistema con un aporte de agua dulce mayor. También sería muy importante comparar este ecosistema, con uno que tenga similares características, pero con muy baja perturbación pesquera, para observar que tanto puede llegar a cambiar, con una pesquería de gran impacto y constancia.

Agradecimientos

Agradecimientos a la beca de estudios de postgrado otorgada por la Dirección de Postgrado de la Universidad de Concepción y beca de mantención otorgada por COPAS-Sur Austral.

También los autores agradecen el financiamiento de COPAS Sur-Austral ANID PIA Apoyo CCTE AFB170006.

A pesquera Camanchaca Pesca Sur y a INPESCA, por facilitar muestras para realizar estudio.

Al laboratorio de Evaluación de Poblaciones Marinas (EPOMAR) por permitirme realizar la tesis en sus dependencias.

Especial agradecimiento a Juan Vilches por la obtención de muestras de agua y sedimentos en el marco del Proyecto FIPA 2017-66 “Estudio del reclutamiento in situ de crustáceos demersales”.

Al Laboratorio de Oceanografía Pesquera y Ecología Larval (LOPEL), por obtención de muestras de Mop en la columna de agua, gracias a proyectos como el monitoreo de prospección de huevos (MPH) y al Monitoreo Costero. Y por facilitar implementos, conocimiento y dependencias para poder realizar análisis.

Al laboratorio de bioquímica Orgánica Marina que facilita implementos necesarios para analizar y procesar muestras.

Finalmente, a Pamela Barrientos y Daniela Peña que fueron parte del proceso de preparación de muestras.

BIBLIOGRAFÍA

Ahumada, M., Queirolo, D., Apablaza, P., Wiff, R., Plaza, G., Lima, M., Montero, J., Flores, A., Klarian, S., 2019. Evaluación directa de langostino amarillo y langostino Colorado entre la región de Antofagasta y BioBío, y Camarón nailon entre la región de Antofagasta y BioBío, año 2018. Informe Técnico, Instituto de fomento pesquero

- Altabet, M.A., & Francois, R., 1994., Sedimentary nitrogen isotopic ratio as a recorder for surface ocean nitrate utilization, *Global Biogeochem. Cycles*, 8 (1),103– 116
- Barber, R.T., & Smith, W.O., 1981. The Role of Circulation, Sinking, and Vertical Migration in Physical Sorting of Phytoplankton in the Upwelling Center at 15°s. In *Coastal Upwelling*, F.A. Richards (Ed.).
- Baustian, M.M., Hansen, G.J., De-Kluyver, A., Robinson, K., Henry, E.N., 2014. Linking the bottom to the top in aquatic ecosystems: mechanisms and stressors of benthic-pelagic coupling. En: Kemp P, editores. *Eco-DAS X symposium proceedings*. Association for the Sciences of Limnology and Oceanography, Waco, Texas; 22p.
- Cabana, G., Rasmussen, J.B., 1996. Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 93,10844-10847
- Cáceres, M., Arcos, D., 1991. Variabilidad en la estructura espacio-temporal de un área de surgencia frente a la costa de Concepción, Chile. *Investigación Pesquera (Chile)*, 36,27-38
- Castro, L., González, V., Claramunt, G., Barrientos, P., Soto, S., 2020. Stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) seasonal changes in particulate organic matter and in different life stages of anchoveta (*Engraulis ringens*) in response to local and large scale oceanographic variations in north and central Chile. *Progress in Oceanography*, 186.
- Carabel, S., Godinez-Dominguez, E., Verisimo, P., Fernandez, L., Freire, J., 2006. An assessment of sample processing methods for stable isotope analyses of marine food webs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 336(2): 254-261.

- Carlier, A., Riera, P., Amouroux, J.M., Bodiou, J.Y., Escoubeyrou, K., Desmalades, M., Caparros, J., Grémare, A., 2007. A seasonal survey of the food web in the Lapalme Lagoon (northwestern Mediterranean) assessed by carbon and nitrogen stable isotope analysis, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, Volume 73: 299-315
- Chang, N.N., Shiao, J.C., Gong, G.C., Kao, S.J., Hsieh, C.H., 2014. Stable isotope ratios reveal food source of benthic fish and crustaceans along a gradient of trophic status in the East China Sea. *Continental Shelf Research*, Volume 84: 23-34
- Deniro, M.J. Epstein, S., 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42, 495–506
- FAO. 2008. Fisheries management 2. The ecosystem approach to fisheries. 2.1 Best practices in ecosystem modelling for informing an ecosystem approach to fisheries. *FAO Fisheries*.
- Farías, L., Chuecas, L., Durán, A., 1996. Reactividad y remineralización de carbono orgánico total y nitrógeno total en sedimentos anóxicos de bahía Concepción. *Gayana Oceanol.*, 42(2), 117-127
- Fry, B., 1991. Stable isotope diagrams of freshwater food webs. *Ecology* 72: 2293-2297.
- Fry, B., 2006. 'Stable Isotope Ecology.' (Springer: New York.)
- Folch, J., Lees, M. Sloane, S.G., 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *Journal of Biological Chemistry*, 226, 497-509
- Goedkoop, W., Johnson, R.K., 1996. Pelagic-benthic coupling: Profundal benthic community response to spring diatom deposition in mesotrophic Lake Erken. *Limnology and Oceanography* 41, 636- 647

- González-Ocampo, M., Escobar-Briones, E., Morales-Puente, P., 2007. Composición y caracterización isotópica $\delta^{13}\text{C}$ de carbon orgánico particulado en aguas oceánicas del suroeste del Golfo de México. Libro: "Carbono en ecosistemas acuáticos de México", Capítulo 5: 1-26 pp.
- Graf, G., 1992. Benthic–pelagic coupling: a benthic view. *Oceanography and Marine Biology - An Annual Review* 30,149–190
- Holmlund, C.M., Hammer, M., 1999. Ecosystem services generated by fish populations. *Ecological economics*. 29(2), 253-268
- Hückstädt, L.A., Rojas, C.P., 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, L., 1992. Fish harvesting in a variable, productive environment searching for rules or searching for exceptions?. *South African Journal of Marine Science*. Volume 12, 297-318.
- Kim, S. L., Koch, P.L., 2011. Methods to collect, preserve, and prepare elasmobranch tissues for stable isotope analysis. *Environmental Biology of Fishes*. 95, 53–63
- Legendre, L., Fereidoun, R., 1996. Food-webmediated export of biogenic carbon in oceans: Hydrodynamic control. *Marine Ecology- progress Series* 145,179-193
- Le Loc'h, F., Hily, C., Grall, J., 2008. Benthic community and food web structure on the continental shelf of the Bay of Biscay (North Eastern Atlantic) revealed by stable isotopes analysis, *Journal of Marine Systems* 72, 17-34
- Lovrich, G., Thiel, M., 2011. Ecology, physiology, feeding and trophic role of squat lobsters *Crustacean Issues*

- Mayer, L.M., Schick, D.F., Robert, H., Findlay, H., Rice, D., 1991. Effects of commercial dragging on sedimentary organic matter, *Marine Environmental Research*, Volume 31, 249-261
- Masotti, I., Aparicio-Rizzo, P., Yevenes, M.A., Garreud, R., Belmar, L., Farías, L., 2018. The influence of River Discharge on Nutrient Export and Phytoplankton Biomass off the central Chile Coast (33°-37°S): Seasonal Cycle and interannual variability. *Frontiers in Marine Science* 5.423.
- Melo, T., Silva, N., Muñoz, P., Díaz-Naveas, J., Sellanes, J., Bravo, A., Lamilla, J., Sepúlveda, J., Vögler, R., Guerrero, Y., Bustamante, C., Alarcón, M.A., Queirolo, D., Hurtado, F., Gaete, E., Rojas, P., Montenegro, I., Escobar, R., Zamora, V., 2007. Caracterización del fondo marino entre la III y X Regiones. Informe Final Proyecto FIP N° 2005-61. *Estud. Doc. N° 22/2007*. 287 pp.
- Michener, R., Schel, D.M., 1994. Stable isotope ratios as tracers in marine aquatic food webs. *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. 138-158
- Minagawa, M., Wada, E., 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and nimal age. *Geochimica Et Cosmochimica Acta* 48,1135-1140.
- Meyers, P., 1994. Reservation of elemental and isotopic source identification of sedimentary organic matter. *Chemical Geology*, 289-302.
- Moore, J.W., Semmens, B.X., 2008. Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models. *Ecology Letters*, 11, 470-480.
- Neira, S., Arancibia, H., Cubillos, L., 2004. Comparative analysis of trophic structure of comercial fishery species off Central Chile in 1992 and 1998. *Ecological Modelling* 172, 233-248

- Olsgard, F., Morten, T., Schaanning, S.W., Kendall, M.A., Austen, M.C., 2008. Effects of bottom trawling on ecosystem functioning. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366,123-133
- Parnell, A., Inger, R., Bearhop, S., Jackson, A.L., 2010. Source Partitioning Using Stable Isotopes: Coping with Too Much Variation. *PLOS ONE* 5(3), e9672.
- Parnell, A., Phillips, S., Bearhop, B., Semmens, E., Ward, J.W., Moore, A., Jackson, J., Grey, D., Kelly, Inger, R., 2013. Bayesian stable isotope mixing models. *Environmetrics*, 24(6),387–399
- Parnell, A., 2016. "SIMMR, an R package for the "A Stable Isotope Mixing Model" (SIMMR)
- Pauly, D., Christensen, V., 1995. Primary production required to sustain global fish. *Nature*, 374, 255-257.
- Pinnegar, J., N, Polunin., P, Francour., P, Badalamenti., F, Chemello., R, Harmelin-vivien., Pipitone, C., 2000. Trophic cascades in benthic marine ecosystems: Lessons for fisheries and protected-area management. *Environmental Conservation*, 27(2), 179-200
- Post, David., 2002. Using Stable Isotopes to Estimate Trophic Position: Models, Methods, and Assumptions. *Ecology*. 83, 703-718. 10.2307/3071875.
- Quezada-Romegialli, C., Jackson, A. L., Hayden, B., Kahilainen, K.K., Lopes, C., Harrod, C., 2018. tRophicPosition, an r package for the Bayesian estimation of trophic position from consumer stable isotope ratios. *Methods in Ecology and Evolution* 9(6),1592-1599
- Rau, G.H., Teysse, J.L., Rassoulzadegan, F., Fowler, S.W., 1990. $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ variations among sizefractionated marine particles: implications for their origin and trophic relationships. *Marine Ecology Progress Series* 59, 33-38

- Rooney, N., McCann, K.S., 2012. Integrating food web diversity, structure and stability. *Trends in Ecology & Evolution*. 27, 40–46.
- Rosenberg, R., 1995. Benthic marine fauna structured by hydrodynamic processes and food availability, *Netherlands Journal of Sea Research* 34, 303-317.
- Saldías, G., Largier, J.L., Mendes, R., Pérez-Santos, I., Vargas, C.A., Sobarzo, M., 2016. Satellite-measured interannual variability of turbid river plumes off central-southern Chile: Spatial patterns and the influence of climate variability, *Progress in Oceanography*, Volume 146, 212-222
- Savoye, N., Aminot, A., Tréguer, P., Fontugne, M., Naulet, N., Kérouel, R., 2003. Dynamics of particulate organic matter $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ during spring phytoplankton blooms in a macrotidal ecosystem (Bay of Seine, France). *Inter Research Science Publisher* 255,27-41
- Schindler, D., Scheuerell, M., 2002. Habitat Coupling in Lake Ecosystems. *Oikos* 98, 177-189
- Sievers, H., Silva, N., 1982. Masas de aguas y circulación geostrófica frente a la costa de Chile, latitudes 18°S y 33°S. *Ciencia y Tecnología del Mar, CONA, Chile* 6,61-99
- Silva, N., Vargas, C.A., Prego, T., 2011. Land–ocean distribution of allochthonous organic matter in the surface sediments of the Chiloé and Aysén Interior Seas (Chilean Northern Patagonia). *Continental Shelf Research* 31, 330–339
- Smith, J.A., Mazumder, D., Suthers, I.M., Taylor, M.D., 2013. To fit or not to fit: evaluating stable isotope mixing models using simulated mixing polygons. *Methods Ecology Evolution* 4, 612-618

- Sobarzo, M., Figueroa, D., Djurfeldt, L., 2001. Upwelling of subsurface water into the rim of the Biobío submarine canyon as a response to surface winds. *Continental Shelf Research* 21, 279-299
- Sobarzo, M., Djurfeldt, L., 2004. Coastal upwelling process on a continental shelf limited by submarine canyons, Concepción, central Chile. *Journal of Geophysical Research* 109(C12), C12012.1-C12012.20
- Sobarzo, M., Bravo, L., Donoso, D., Garcés-Vargas, J., Schneider, W., 2007. Coastal upwelling and seasonal cycles that influence the water column over the continental shelf off central Chile. *Progress in Oceanography* 75, 363–382
- Tamelander, T., Reigstad, M., Hop, H., 2009. Ice algal assemblages and vertical export of organic matter from sea ice in the Barents Sea and Nansen Basin (Arctic Ocean). *Polar Biology* 32, 1261
- Tittlemier, S. A., Fisk, A., Hobson, K.A., Norstrom, R.J., 2002. Examination of the bioaccumulation of halogenated dimethyl bipyrrroles in an Arctic marine food web using stable nitrogen isotope analysis. *Environmental Pollution* 116 (1), 85-93.
- Thrush, S.F., Whitlatch, R.B., 2001. Recovery Dynamics in Benthic Communities: Balancing Detail with Simplification. In: Reise K. (eds) *Ecological Comparisons of Sedimentary Shores. Ecological Studies (Analysis and Synthesis)*, vol 151. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Villarroel, J.C., Andrade, M., 2001. Feeding and distribution of the bigeye flounder *Hippoglossina macrops* off northern Chile. *Marine and Freshwater Research* 52, 833–841
- Wada, E., Hattori, A., 1991. Nitrogen in the sea: Forms, Abundances, and rate processes 208-212

- Watling, L., Robert, H., Findlay, L., Mayer, M., Schick, D.F., 2001. Impact of a scallop drag on the sediment chemistry, microbiota, and faunal assemblages of a shallow subtidal marine benthic community, *Journal of Sea Research*, 46,309-324
- Wu, Y., Zhang, J., Li, D., 2003. Isotope variability of particulate organic matter at the PN section in the East China Sea. *Biogeochemistry* 65,31–49
- Yáñez, E., García, M., Barbieri, M.A., 1997. Fluctuaciones de pesquerías pelágicas y del medio ambiente en el Pacífico suroriental. In: E. Tarifeño (ed.) *Gestión de Sistemas Oceanográficos del Pacífico Oriental*. Comisión Oceanográfica Intergubernamental de la UNESCO. IOC/INF-1046, 219-232.
- Zapata-Hernández, G., Sellanes, J., Thiel, M., Henriquez, C., Hernández, S., Fernández, J.C.C., Hajdu, E., 2016. Community structure and trophic ecology of megabenthic fauna from the deep basins in the Interior Sea of Chiloé, Chile (41–43° S). *Continental Shelf Research* 130, 47–67.

Tabla 1: Resumen de especies muestreadas diferenciadas por grupos identificados. Nombre común, cantidad de individuos analizados, promedio de tallas (mm) + SD y valores promedios de isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ + SD y relación C: N + SD.

cientific Name	common name	n	size (mm) mean	size (mm) SD	$\delta^{13}\text{C}$ mean \pm SD	$\delta^{15}\text{N}$ mean \pm SD	C:N mean \pm SD
grupo A							
<i>Pleuroncodes monodon</i>	langostino colorado	36	35.8	2.8	(-) 15.7 \pm 0.3	16.7 \pm 0.3	3.5 \pm 0.2
<i>Heterocarpus reedi</i>	camarón nailon	32	29.7	3.4	(-) 16.1 \pm 0.3	16.6 \pm 0.4	3.3 \pm 0.3
<i>Pterygosquilla armata</i>	camarón mantis	35	19.0	3.2	(-) 16.5 \pm 0.4	17.1 \pm 0.6	4.1 \pm 0.6
<i>Macrurus magellanicus</i>	merluza cola	21	472.6	44.9	(-) 16 \pm 0.3	17.1 \pm 0.5	3.3 \pm 0.7
<i>Epigonus crassicaudus</i>	besugo	6	193.8	22.4	(-) 16.4 \pm 0.2	17.2 \pm 0.4	3.3 \pm 0.4
grupo B							
<i>Cervimunida johni</i>	langostino amarillo	40	35.2	4.2	(-) 15.2 \pm 0.3	16.9 \pm 0.5	3.3 \pm 0.3
<i>Cancer porteri</i>	jaiba limón	17	52.9	10.5	(-) 14.8 \pm 0.3	18.3 \pm 0.4	3.6 \pm 0.4
<i>Platymera gaudichaudii</i>	jaiba paco	25	70.9	5.7	(-) 15.1 \pm 0.3	17.4 \pm 0.4	3.3 \pm 0.4
<i>Dipturus chilensis</i>	raya volantín	8	508.8	120.8	(-) 15.1 \pm 0.5	17.9 \pm 0.5	3.1 \pm 0.4
grupo C							
<i>Hippoglossina macrops</i>	lenguado ojos grandes	50	285.7	40.7	(-) 16 \pm 0.3	18.8 \pm 0.3	3.2 \pm 0.5
<i>Helicolenus lengerichi</i>	chancharro	13	191.0	14.3	(-) 16.2 \pm 0.4	19.2 \pm 0.3	3.3 \pm 0.4
<i>Coelorrhinchus aconcagua</i>	pejerrata	35	293.3	43.9	(-) 16 \pm 0.2	18.8 \pm 0.4	3.4 \pm 0.9
grupo D							
<i>Merluccius gayi</i>	merluza común	36	224.6	125.4	(-) 16.9 \pm 0.9	16.2 \pm 0.7	3.3 \pm 0.3

Tabla 2: Valores promedio y desviación estándar de isótopos de ^{13}C y ^{15}N : provenientes de materia orgánica superficial y de fondo en la columna de agua, en áreas de pesca, y en zona más costera. También valores del sedimento en plataforma continental, y de zooplancton obtenido de bases de datos de proyecto fondecyt 1161131 (copépodos) y de contenido estomacal de los organismos estudiados (eufáusidos y juveniles de langostino), y ejemplos de ambiente pelágico (reineta y sardina).

fuentes	n	$\delta^{13}\text{C}$ media \pm SD	$\delta^{15}\text{N}$ media \pm SD	C:N media \pm SD
MOP superficie	10	(-) 20.5 \pm 2.1	1.1 \pm 3.2	4.3 \pm 1.41
MOP fondo	8	(-) 23 \pm 2	(-) 5.6 \pm 4.8	3.7 \pm 0.9
MOP costa (sup)	5	(-) 22.8 \pm 1.4	2.7 \pm 2	3.4 \pm 0.8
MOP costa (fondo)	5	(-) 23.9 \pm 0.3	(-) 5.2 \pm 0.5	2.1 \pm 0.4
sedimentos	9	(-) 21.5 \pm 0.5	9.2 \pm 0.1	7.9 \pm 0.1
zoop (copepodos)	7	(-) 18.3 \pm 0.5	13.2 \pm 0.7	6.3 \pm 2.1
zoop (eufausidos)	13	(-) 18.4 \pm 0.6	14.3 \pm 0.5	3.8 \pm 0.3
langostinos(juv)	5	(-) 16.9 \pm 0.9	16.2 \pm 0.7	4.3 \pm 0.4
pelágica (reineta)	11	(-) 18 \pm 0.4	14.2 \pm 2.2	3.3 \pm 0.4
pelágica (sardina)	20	(-) 16 \pm 0.6	15.7 \pm 1.4	3.6 \pm 0.7

Tabla 3: Resumen de análisis de contenido estomacal en peces muestreados. Especies, número de individuos, estómagos vacíos, cantidad de presas, y número + porcentaje de cada especie identificada como presa en los estómagos.

Peces	n	Estómagos		langostinos		camarón	camarón	eufáusidos	resto peces
		vacío	presas	< 1 cm	>1 cm	mantis	nailon		
lenguado	50	7	46	0	11 (24%)	27 (59%)	3 (6.5%)	0	5 (11%)
merluza	36	20	628	580 (92%)	0	0	10 (1.6%)	35 (5.6%)	3 (0.5%)
merluza cola	21	16	48	0	0	0	0	45 (94%)	3 (6%)
pejerrata	35	30	5	0	0	3 (60%)	2 (40%)	0	0
chancharro	13	8	11	6 (54%)	0	4 (36%)	0	0	1 (9%)
besugo	6	0	50	0	0	3 (6%)	0	47 (94%)	0
raya volantín	8	2	9	0	1 (11%)	5 (55%)	2 (22%)	0	1 (11%)



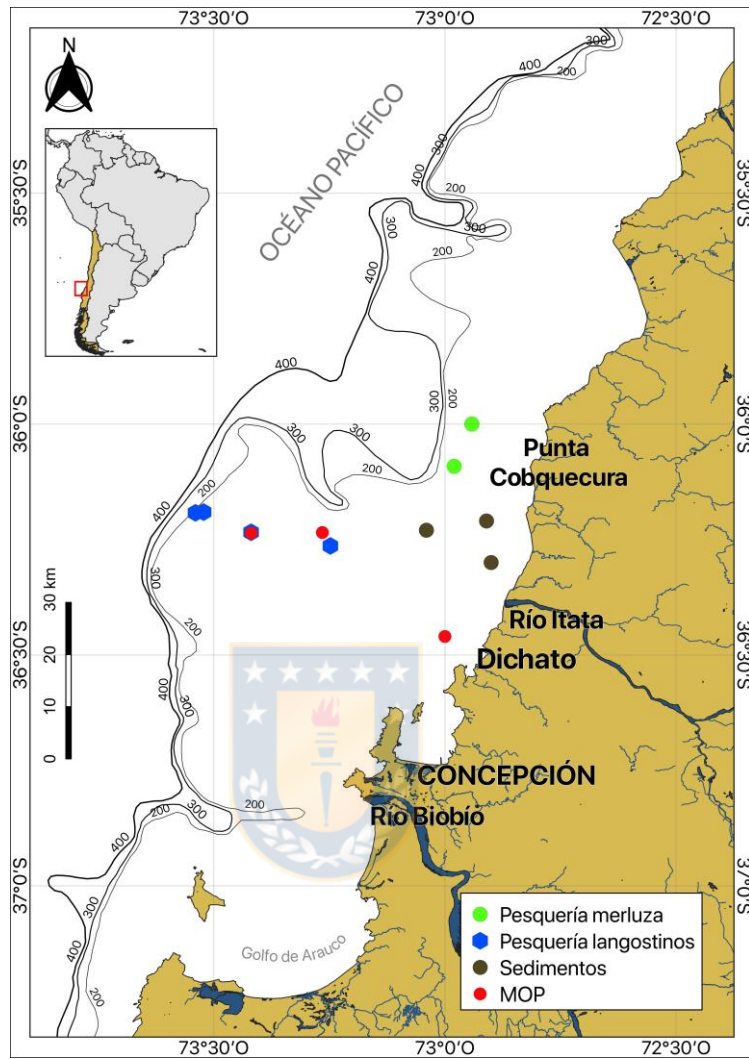


Figura 1. Área de estudio ubicada en zonas de pesca de arrastre en Chile centro sur alrededor de los 36°S. Lances de pesca de langostinos (puntos azules) y lances de merluza común (puntos verdes), lances para obtener materia orgánica particulada asociada a zonas de pesca (puntos rojos) y lances de sedimento asociado a los fondos de zonas vulnerables (puntos grises).

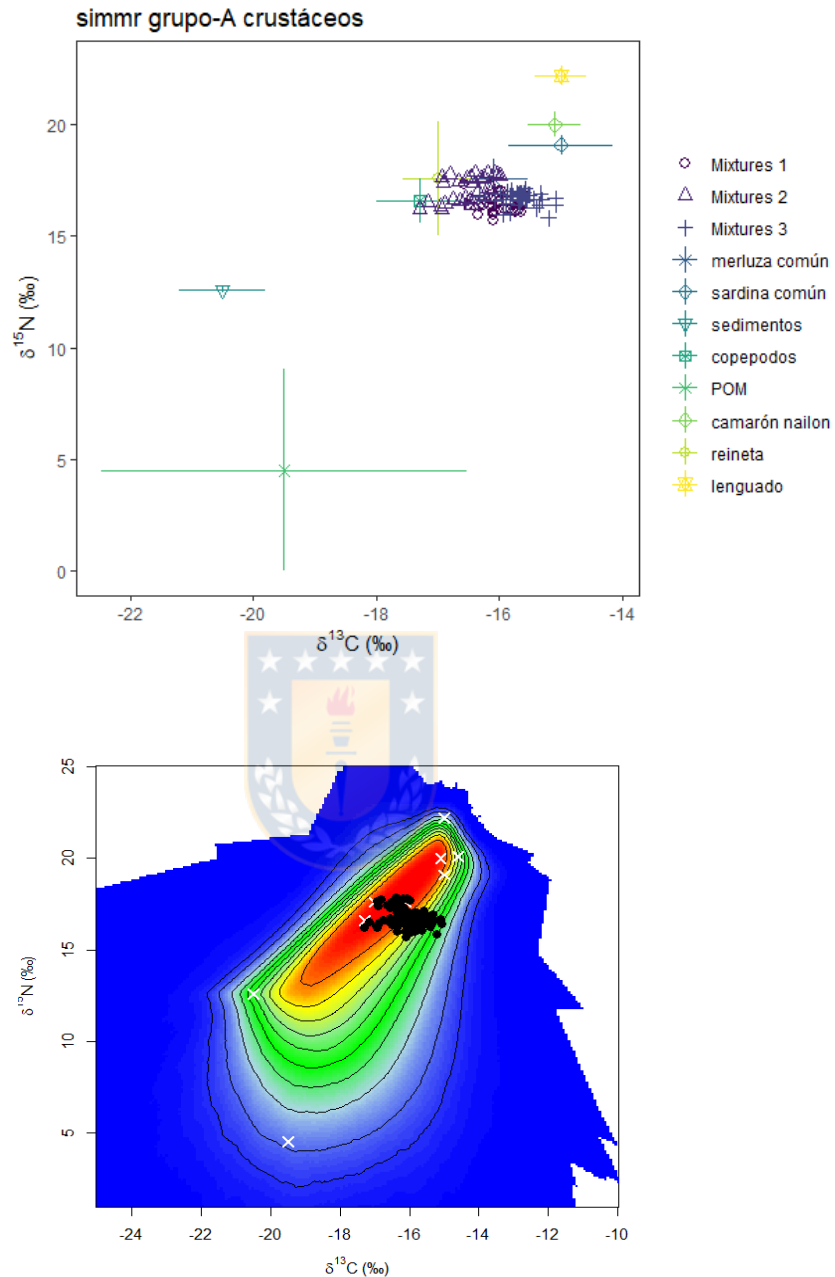


Figura 2: **(Sup)**. Un biplot de firmas isotópicas estables para los consumidores (crustáceos bentónicos: camarones y langostino colorado) y fuentes (zooplancton, detritus y materia orgánica particulada POM, y peces demersales). Las barras de error representan intervalos de confianza del 95% e incorporan el error en las firmas isotópicas de la fuente y en los factores de enriquecimiento trófico. **(inf)** La región de mezcla simulada para el biplot. Se muestran las posiciones de los crustáceos bentónicos como consumidores (puntos negros) y el promedio de firmas de la fuente (cruces blancas). Los contornos de probabilidad están en el nivel del 5% (contorno más exterior) y en cada nivel del 10%

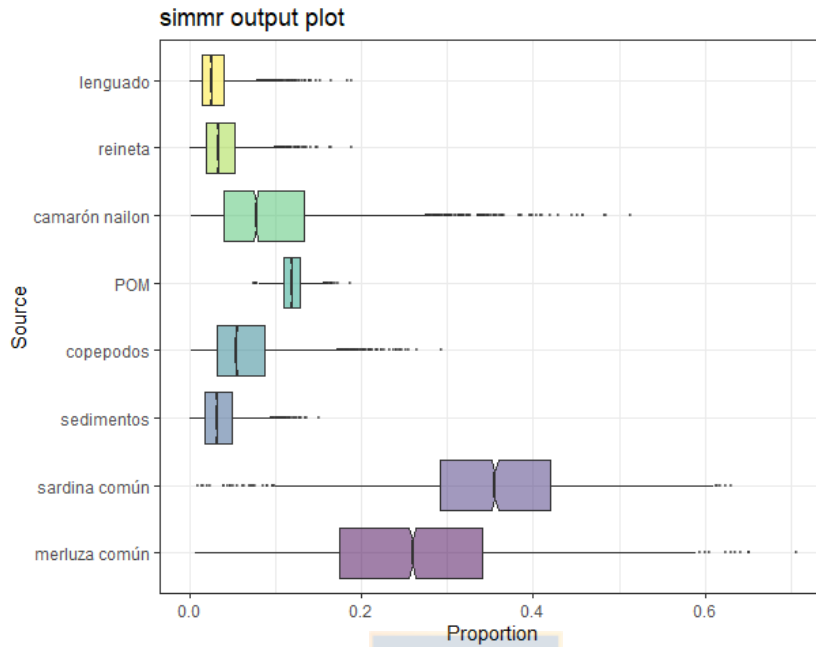


Fig.3 Boxplot que representa las posibles fuentes de alimentación de los crustáceos del grupo A con mayor representatividad (eje x) con la proporción de cada una, observándose las fuentes con mayor aporte a la dieta.

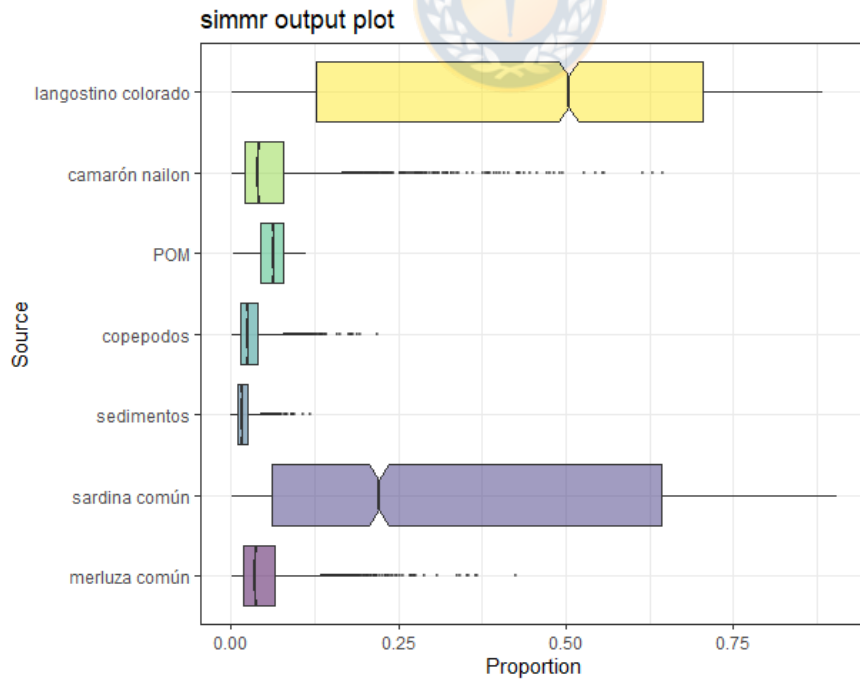


Fig.4 Boxplot que representa las posibles fuentes de alimentación de los crustáceos del grupo B con mayor representatividad (eje y) con la proporción de cada una, observándose las fuentes con mayor aporte a la dieta (eje x).

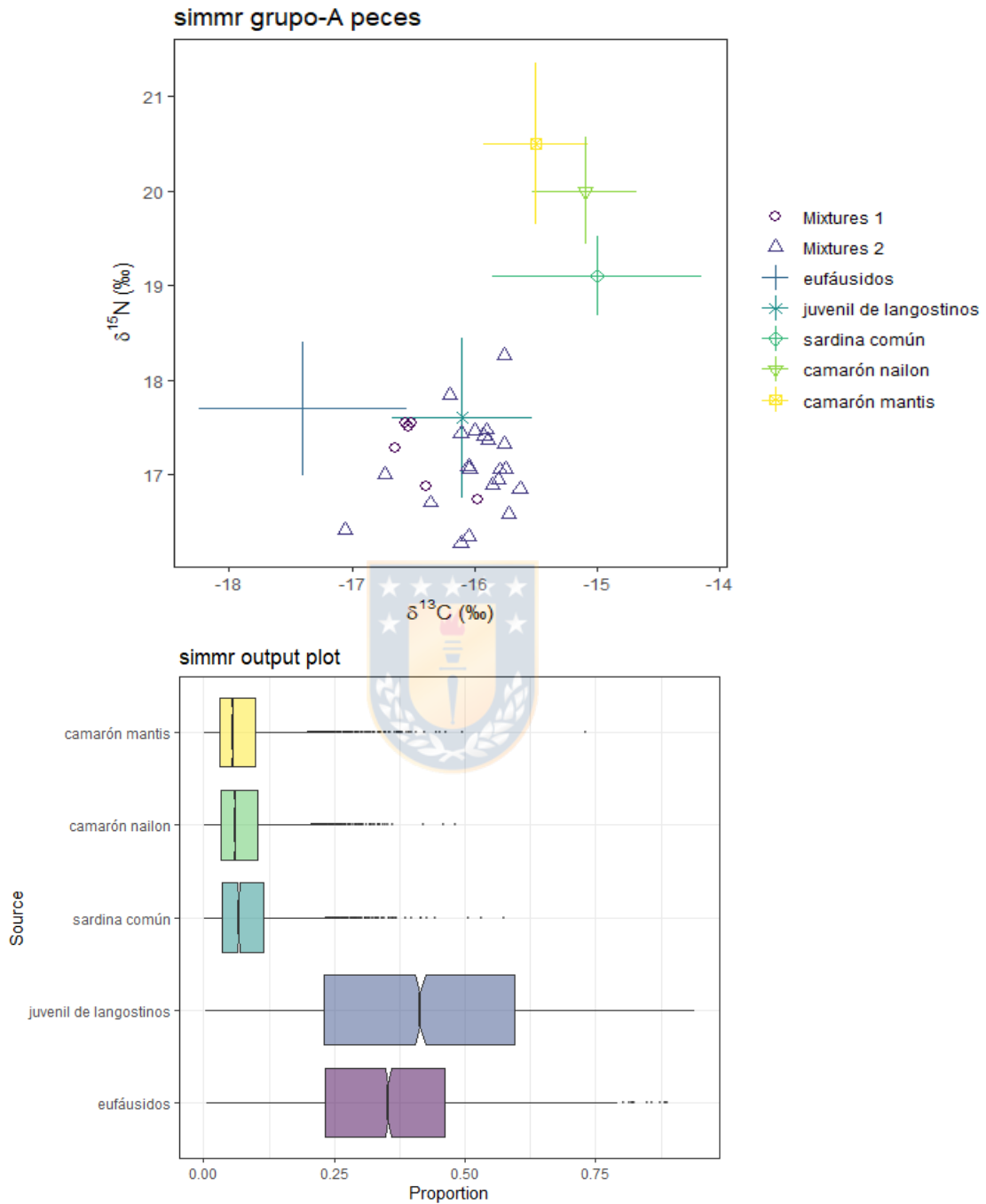


Figura 5: **(Sup)**. Un biplot de firmas isotópicas estables para los consumidores (peces demersales, grupo A) y fuentes (guiado según contenido estomacal y bibliografía). Las barras de error representan intervalos de confianza del 95% e incorporan el error en las firmas isotópicas de la fuente y en los factores de enriquecimiento trófico. **(inf)** Boxplot que representa las posibles fuentes de alimentación de los peces del grupo A con mayor representatividad (eje y) con la proporción de cada una, observándose las fuentes con mayor aporte a la dieta (eje x).

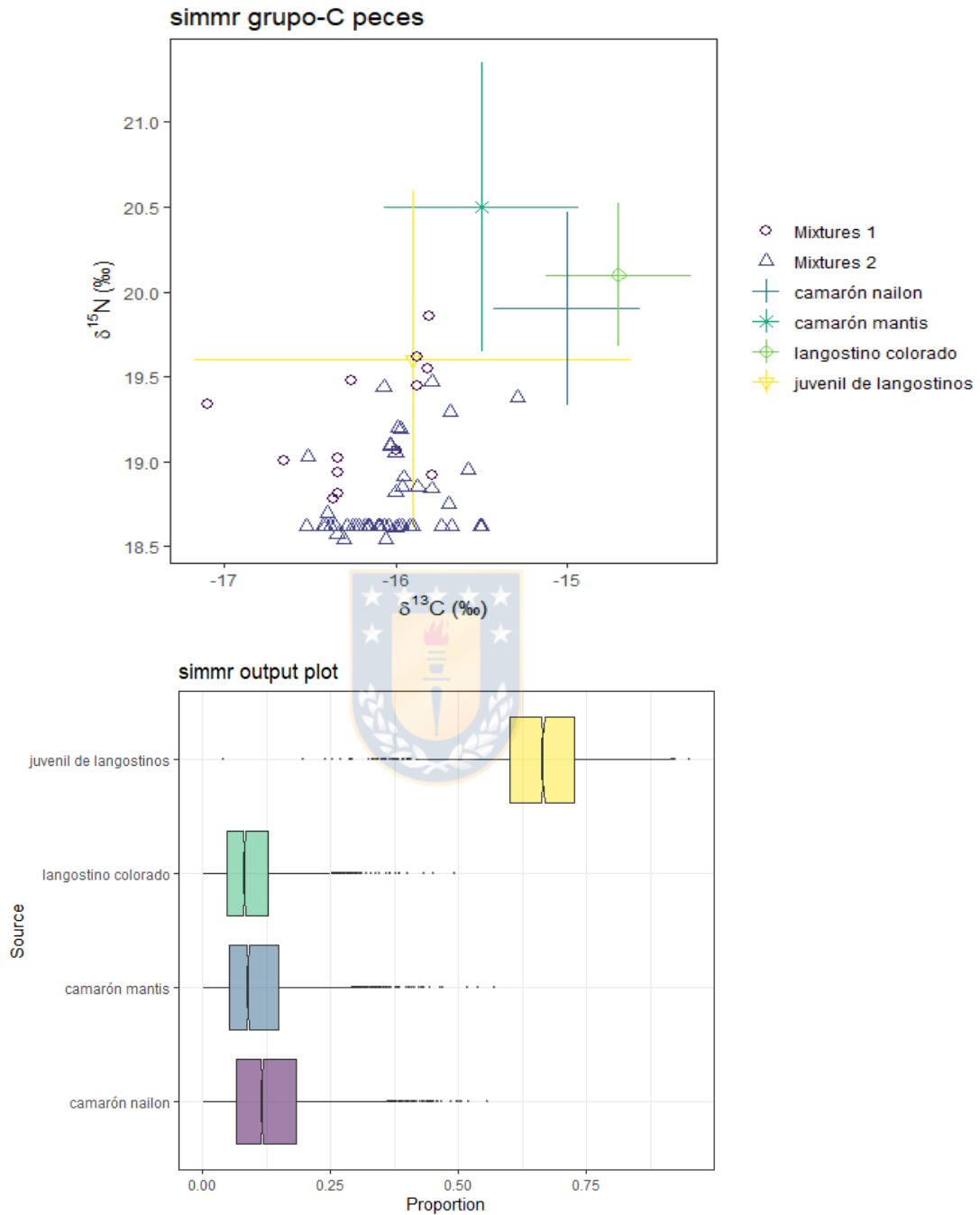


Figura 6: **(Sup)**. Un biplot de firmas isotópicas estables para los consumidores (peces demersales, grupo C) y fuentes (guiado según contenido estomacal y bibliografía) Las barras de error representan intervalos de confianza del 95% e incorporan el error en las firmas isotópicas de la fuente y en los factores de enriquecimiento trófico. **(inf)** Boxplot que representa las posibles fuentes de alimentación de los peces del grupo C con mayor representatividad (eje y) con la proporción de cada una, observándose las fuentes con mayor aporte a la dieta (eje x).

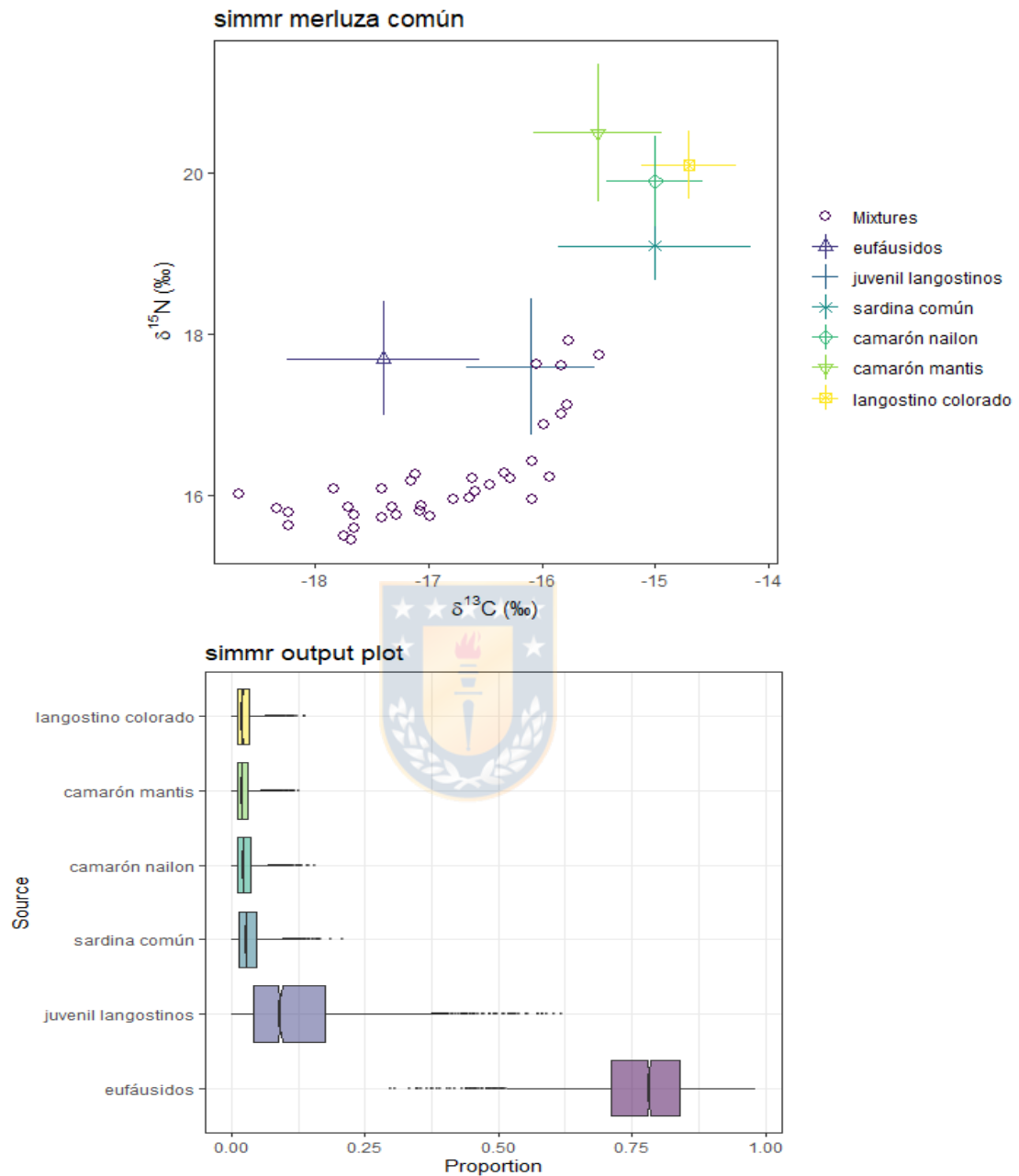


Figura 7: **(Sup)**. Un biplot de firmas isotópicas estables para los consumidores (merluza común) y fuentes (guiado según contenido estomacal y bibliografía) Las barras de error representan intervalos de confianza del 95% e incorporan el error en las firmas isotópicas de la fuente y en los factores de enriquecimiento trófico. **(inf)** Boxplot que representa las posibles fuentes de alimentación de la merluza común, con mayor representatividad (eje y) con la proporción de cada una, observándose las fuentes con mayor aporte a la dieta (eje x).

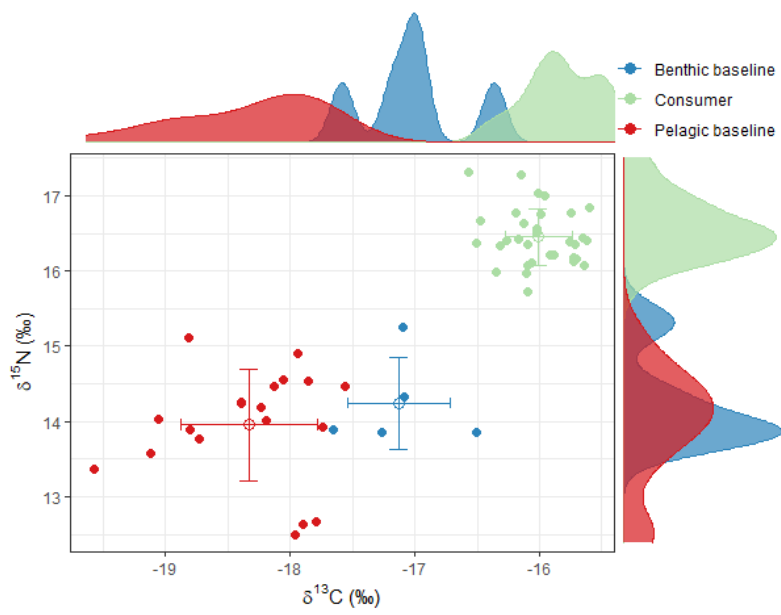


Figura 8: biplot de isótopos del consumidor y las líneas bases. En este caso una representación de las bases consideradas (zooplancton: eufáusidos y copépodos). Considerando a la sardina como consumidor

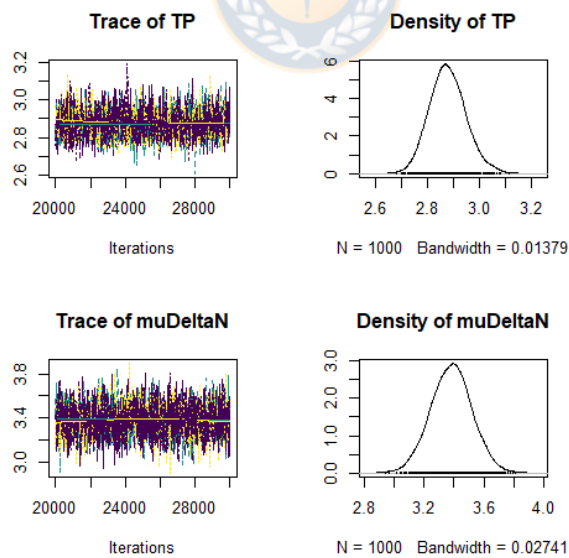


Figura 9: Demostración de modelación MCMC con 3 cadenas, para posterior gráfica de densidad de los niveles tróficos para cada especie.

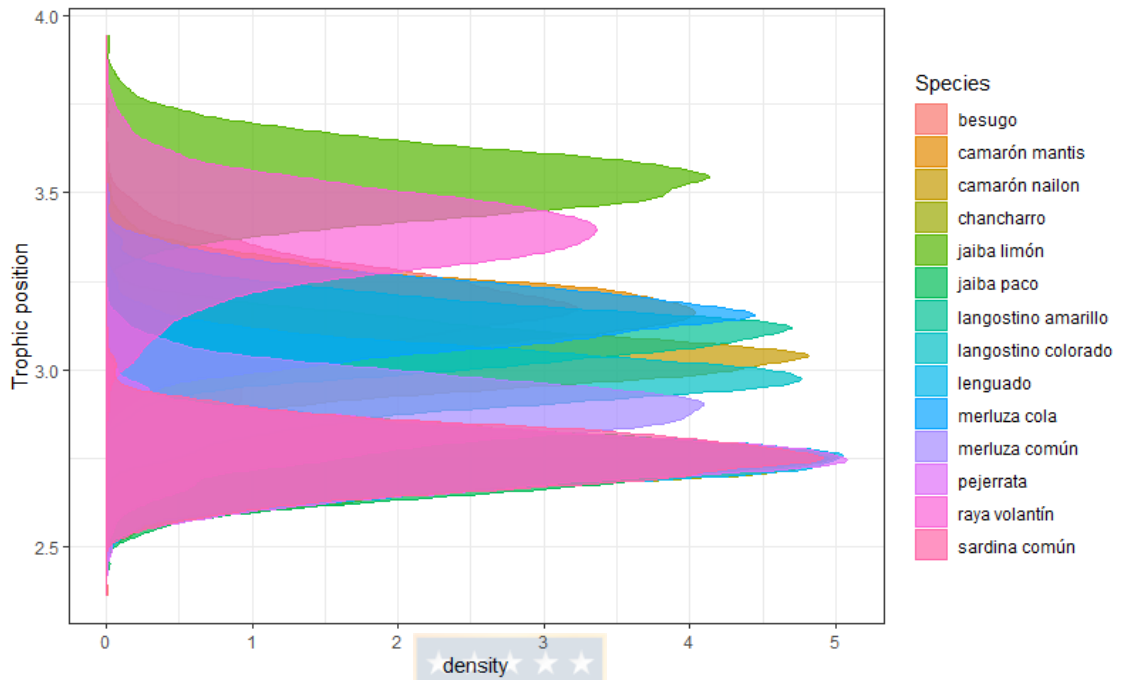


Figura 10: Gráfico de densidad que determina el nivel trófico para cada una de las especies analizadas.

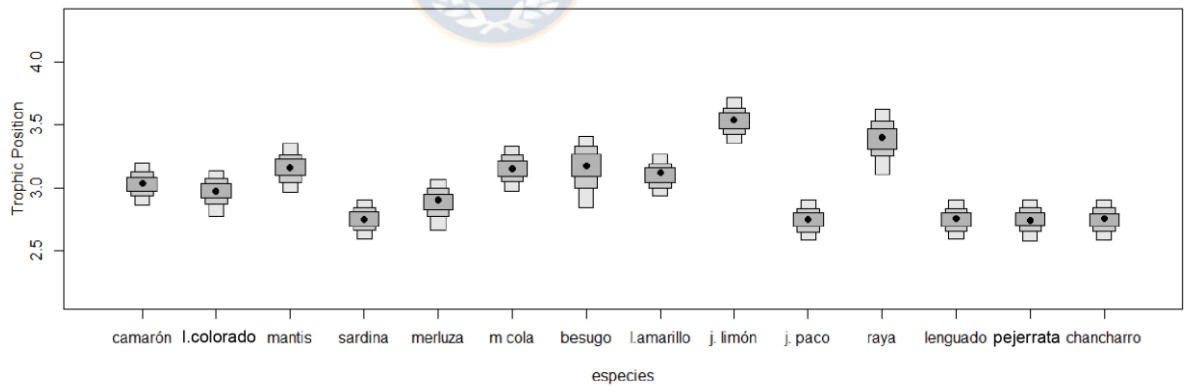


Figura 11: Gráfica de densidad Siber aplicada en paquete TrophicPosition, que visualiza los niveles tróficos, medias y desviaciones estándar.

DISCUSIÓN GENERAL

Esta tesis estuvo orientada al entendimiento de la estructura trófica de especies bentónicas y demersales que sustentan la pesca y que se distribuyen sobre la plataforma continental y borde del talud superior en la zona centro-sur de Chile. Estas especies constituyen especies objetivo y de la fauna acompañante asociados a la pesquería de merluza común y de langostinos (langostino colorado y langostino amarillo), capturadas con red arrastre de fondo. Por ende, el hábitat bentónico está permanentemente afectado por las operaciones de pesca, observándose un número reducido de especies abundantes y de amplia distribución que conforman la fauna acompañante. ¿Cómo se relacionan tróficamente y cómo se estructuran estas especies desde el punto de vista de su nicho trófico? Por lo general, los estudios que analizan la fauna acompañante revelan grupos de especies que se estructuran según la abundancia relativa ya sea latitudinal como batimétricamente (Montero *et al.*, 2020).

El enfoque de análisis con isótopos estables (AIE) consideró métodos de inferencias bayesianas según la composición isotópica de las especies objetivo y de la fauna acompañante más abundante de la macrofauna bentónica y demersal. Los isótopos de C y N permitieron determinar el tamaño del nicho ecológico de Hutchinson (Jackson *et al.*, 2011), a partir del espacio bidimensional conocido por “nicho isotópico” (Newsome *et al.*, 2007). Asimismo, para el conjunto de especies, fue posible determinar indicadores comunitarios que permitieron analizar la estructuración de los crustáceos bentónicos y peces demersales en tres grupos. Estos grupos se caracterizaron por la sobreposición de nichos, con cierto grado de especialización al interior de cada grupo.

La teoría de diferenciación de nichos relacionados con la biodiversidad (Cazzolla-Gatti, 2011) postula que dos especies pueden coexistir si cada una usa un nicho diferente de hábitat disponible para reducir la competencia interespecífica. Además, Lesser *et al.* (2020) muestran que el tamaño del nicho

trófico y la superposición disminuyen con el aumento de la productividad. De acuerdo a la primera teoría expuesta, en el primer capítulo de esta tesis se hipotetizó que el conjunto de especies se estructura con diferencia en los nichos isotópicos debido a la variedad de hábitos alimenticios, sumado a una superposición de nicho isotópico entre las poblaciones en el área de estudio. Por el contrario, se encontró que las poblaciones evaluadas presentan amplitudes de nicho isotópico (SEAb) pequeños y similares entre la mayoría de las especies. Por otro lado, las métricas comunitarias de Layman permitieron identificar que, tanto para crustáceos bentónicos como para peces demersales, estas comunidades presentan rangos bajos tanto en la diversidad de fuentes de C a la dieta (mayor en crustáceos), como en la diversidad de niveles tróficos en la dieta (mayor en peces).

Las 3 agrupaciones, según su afinidad isotópica, corresponden a la preferencia de diferentes dietas (o usos de hábitat), dejando aislada a la merluza que se caracterizó por un nicho amplio y diferente debido al consumo de eufáusidos. Las especies de los grupos identificados presentan hábitos en su mayoría especialistas, pero también hubo un grupo con rasgos más generalistas, representado por peces demersales del Grupo C. En general a pesar de la especialización, la variedad de recursos consumidos es baja pero abundante, característica que podría ser consistente con lo encontrado por Lesser *et al.* (2020), que indica que en sistemas muy productivos los nichos pueden disminuir a medida que prosperan aquellos que tienen nichos similares, esto permite a las especies centrarse en una dieta más estrecha, donde se dispone de suficiente energía para que los individuos puedan adquirir lo que necesitan para sobrevivir a través de un conjunto específico y similar de canales de producción, lo que permitiría una disminución en la competencia.

Este estudio evidencia la posibilidad de clasificar especies dentro de un ecosistema, no sólo por distribución o riqueza de especies, si no también

asociado a sus hábitos tróficos, y pudiendo caracterizar más profundamente la estructura de la red trófica de ciertas comunidades.

En relación a lo anterior, los recursos asociados al carbono orgánico que pueden estar disponibles en el hábitat bentónico pueden tener un origen vía la producción primaria local (autóctona) que se desarrolla en el ámbito pelágico, o a través del aporte de carbono orgánico de origen alóctono o terrígeno. La zona centro-sur de Chile, y en particular la zona de estudio, se caracteriza por la marcada estacionalidad del régimen oceanográfico que determina un sistema de surgencia estacional en la época estival y una época de convergencias costeras, con aumento del aporte de agua dulce vía precipitaciones y aporte de material terrígeno vía descarga del río Itata y Biobío, dos de los ríos más importantes (Sobarzo et al., 2007). La evidencia muestra que ocurren cambios estacionales en la firma isotópica del carbono orgánico de la materia orgánica particulada (MOP), con diferencias entre invierno y primavera (Castro et al., 2020). La hipótesis de trabajo consideró que el aporte de carbono puede estar reflejado en gran mayoría por el aporte autóctono, y también con aportes alóctonos, que deberían expresarse en valores de $\delta^{13}\text{C}$ menores a -22‰ . En la zona de estudio, los ríos Itata y Biobío influyen en distintas dinámicas marinas en las zonas cercanas (Masotti et al., 2018; Saldías et al., 2016). En este caso a pesar de no encontrar valores tan bajos, Castro et al. (2020) indican que existe una variación estacional con valores promedio de $-19,1\text{‰}$ en primavera y de $-24,78\text{‰}$ en invierno. Estos valores indicarían un cambio debido al aporte fluvial mayor en esta estación. Aún así, los valores de isótopos de la MOP superficial (-20‰) y MOP superficial cercano a la costa (-22‰) que fueron obtenidos en este trabajo, coinciden con la descripción de materia orgánica marina de Meyers (1994) con rangos de $\delta^{13}\text{C}$ entre -22‰ y -20‰ . De esta manera, en el Capítulo II se encontró que la fauna marina bentónica mostró una dependencia principal de la producción marina *in situ*, que se caracteriza por un mayor valor de $\delta^{13}\text{C}$ (-15‰ promedio).

Por otro lado, la fuente principal de carbono basal para las especies bentónicas proviene de la producción secundaria, específicamente del aporte pelágico transferido por cadenas alimenticias desde el zooplancton, pasando por sardinas y merluzas (como consumidores intermedios) que probablemente al morir aportan recursos al fondo marino, logrando así transferir carbono orgánico de las fuentes a través de los crustáceos decápodos. Estos últimos, presentan un rol importante en este ecosistema ya que presentan hábitos alimenticios que ayudan en la reincorporación de materia en descomposición a la trama trófica. Asimismo, son presas de otras especies importantes en este ecosistema por lo que su contribución en los flujos energéticos y de recirculación de la materia son muy importantes.

En modelos ecotróficos, los camarones y langostinos han sido considerados como consumidores primarios, asumiendo hábitos detritívoros y suspensívoros. Este supuesto implica que se alimentan de la materia orgánica particulada, producida en la superficie, que no es consumida hasta que cae y sedimenta o se mantiene suspendida en el fondo. Esta visión histórica no concuerda con la composición isotópica aquí encontrada para la mayoría de los crustáceos decapodos estudiados. El carbono basal del ecosistema bentónico está asociado al aporte de la productividad pelágica secundaria, probablemente relacionada con el aporte de organismos muertos que quedan en la superficie bentónica, y aprovechada por los crustáceos decápodos a través de una alimentación carroñera.

En el caso de los peces, las preferencias alimenticias claves permiten diferenciarlos según composición isotópica similar. Por un lado, está el besugo y la merluza de cola que se mueven más en la columna de agua y acceden a presas como los eufáusidos y también a juveniles de crustáceos que se van asentando en el fondo marino. Por otro lado, el lenguado, el pejerrata y el chancharro con hábitos más asociados al fondo, prefieren alimentarse de juveniles de crustáceos y también de algunos crustáceos adultos (camarones y

langostino colorado). La raya volantín por su parte también se alimenta de crustáceos preferentemente, pero en general más grandes.

La merluza común, en cambio, muestra preferencia por el zooplancton en su alimentación, especialmente de eufáusidos. Según estudios anteriores basados en contenido estomacal, sus hábitos alimenticios han ido cambiando, pero también el tamaño de los individuos estudiados. Esto se relaciona con el efecto de la pesca en estas poblaciones, que ha capturado individuos más jóvenes cada vez (Tasceri *et al.* 2019), lo que podría reflejar que sólo se alimenten de organismos más pequeños en sus primeros años, cambiando así el rol depredador que tenía hacia los organismos bentónicos (Cubillos *et al.*, 2007).

Otro efecto de la pesca, ha sido la constante intervención de los fondos marinos, que probablemente ha provocado la disminución en la diversidad de especies de estas zonas, lo que pudo afectar a diversos invertebrados marinos, suspensívoros que cumplen un rol importante en el procesamiento del carbono orgánico y el acoplamiento bentónico- pelágico. Lamentablemente este trabajo no tuvo acceso a muestras de este tipo de fauna, por lo que no se pudo observar o analizar este acoplamiento.

Por otro lado, dada la histórica perturbación de este ecosistema por la pesca, lo que probablemente ha sido causante o un factor que ha generado una comunidad que ha simplificado la complejidad de su red trófica, con una estructura pequeña, con niveles tróficos bajos (probablemente asociado a la baja riqueza de organismos que la componen), concuerda con características recopiladas por Navia (2011) sobre las alteraciones marinas por el efecto de la pesca, lo que indicaría que esto no representa un hábitat normal (ver también Kaiser *et al.*, 2016). En este ambiente perturbado existen poblaciones de fauna que se han adaptado a los recursos existentes, adoptando hábitos especialistas, con sobreposición de nicho variado entre poblaciones de especies, con algunas que presentan características como gran abundancia y amplia distribución (eg.

langostinos), lo que permitiría que posiblemente los depredadores no tengan tanta competencia por los recursos.

Parte del éxito de los abundantes recursos pesqueros que aportan los langostinos, por ejemplo, se deben a que el conjunto dominado por individuos que se reclutan mediante larvas planctónicas a lo mejor se recuperen más rápidamente después de una perturbación física a gran escala que los que dependen de larvas bentónicas o lecitotróficas (Savidge & Taghon, 1988; Thrush & Whitlatch, 2001). Esto es otro ejemplo de la importancia del aporte pelágico a las zonas bentónicas, y lo determinante que es la gran productividad que existe en esta zona, para que estas poblaciones logren subsistir en estos ecosistemas perturbados.

Esta área de estudio es similar en términos de composición específica con otras zonas de pesca en Chile (Melo *et al.*, 2007; Menares & Sepulveda, 2005; Montero *et al.*, 2020; Queirolo *et al.*, 2015;2016; San Martín *et al.*, 2015) por lo que los grupos aquí identificados y las características comunitarias, constituyen un proxy para entender el ecosistema general donde los crustáceos y peces bentónicos de importancia comercial se estructuran. Este estudio también otorga una base comparativa, a futuras investigaciones ya sea en otra época del año, con menor productividad o en zonas de la plataforma con bajos niveles de intervención humana, para diferenciarlos con los ecosistemas vulnerados.

BIBLIOGRAFÍA GENERAL

- Ahumada, M., Queirolo, D., Apablaza, P., Wiff, R., Plaza, G., Lima, M., Montero, J., Flores, A., Klarian, S.A., 2019. Evaluación directa de langostino amarillo y langostino Colorado entre la región de Antofagasta y Biobío, y Camarón nailon entre la región de Antofagasta y Biobío, año 2018. Informe Técnico, Instituto de fomento pesquero.
- Buhl-Mortensen, L., Ellingsen, K.E., Buhl-Mortensen, P., Skaar, K.L., Gonzalez-Mirelis, G., 2016. Trawling disturbance on megabenthos and sediment in the Barents Sea: chronic effects on density, diversity, and composition, *ICES Journal of Marine Science*, Volume 73, i98–i114
- Castro, L., González, V., Claramunt, G., Barrientos, P., Soto, S., 2020. Stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) seasonal changes in particulate organic matter and in different life stages of anchoveta (*Engraulis ringens*) in response to local and large scale oceanographic variations in north and central Chile. *Progress in Oceanography*, 186
- Cubillos, L.A., Alarcón, C., Arancibia, H., 2007. Selectividad por tamaño de las presas en merluza común (*Merluccius gayi gayi*), zona centro-sur de Chile (1992-1997). *Investigaciones marinas* 35, 55–69
- Deniro, M.J., Epstein, J., 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 42, 495–506.
- Farquhar, G.D., Hubick, K.T., Condon, A.G., Richards, R.A., 1989. Carbon Isotope Fractionation and Plant Water-Use Efficiency. In: Rundel P.W., Ehleringer J.R., Nagy K.A. (eds) *Stable Isotopes in Ecological Research. Ecological Studies (Analysis and Synthesis)*, vol 68. Springer, New York, NY.
- Fry, B., 2006. 'Stable Isotope Ecology.' (Springer: New York.)

- Gatica, C., Neira, S., Arancibia, H., Vásquez, S., 2015. The biology, fishery and market of Chilean hake (*Merluccius gayi gayi*) in the Southeastern Pacific Ocean, in: Arancibia, H. (Ed.), Hakes. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 126–153. doi:10.1002/9781118568262.ch5
- Gray, J.S., Bjørgesæter, A., Ugland, K.I., Frank, K., 2006. Are there differences in structure between marine and terrestrial assemblages ?. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Volume 330, Pages 19-26.
- Hiddink, J.G., Jennings, S., Kaiser, M.J., 2007. Assessing and predicting the relative ecological impacts of disturbance on habitats with different sensitivities. *Journal of Applied Ecology* 44, 405–413. doi:10.1111/j.1365-2664.2007.01274.x
- Hobson, K.A., Welch, H.E., 1992. Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis. *Marine Ecology Progress Series* 84,9-18
- Jackson, A. L., Inger, R., Parnell, A., Bearhop, S., 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER – Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology* 80, 595–602
- Kaiser, M.J., Collie, J.S., Hall, S.J., Jennings, S., Poiner, I.R., 2002. Modification of marine habitats by trawling activities: prognosis and solutions. *Fish and Fisheries* 3, 114-136.
- Kaiser, M.J., Hilborn, R., Jennings, S., Amaroso, R., Andersen, M., Balliet, K., Barratt, E., Bergstad, O.A., Bishop, S., Bostrom, J.L., Boyd, C., Bruce, E.A., Burden, M., Carey, C., Clermont, J., Collie, J.S., Delahunty, A., Dixon, J., Eayrs, S., Edwards, N., Fujita, R., Gauvin, J., Gleason, M., Harris, B., He, P., Hiddink, J.G., Hughes, K.M., Inostroza, M., Kenny, A., Kritzer, J., Kuntzsch, V., Lasta, M., Lopez, I., Loveridge, C., Lynch, D., Masters, J., Mazor, T., McConnaughey, R.A., Moenne, M., Francis, Nimick, A.M., Olsen, A., Parker,

- D., Parma, A., Penney, C., Pierce, D., Pitcher, R., Pol, M., Richardson, E., Rijnsdorp, A.D., Rilatt, S., Rodmell, D.P., Rose, C., Sethi, S.A., Short, K., Suuronen, P., Taylor, E., Wallace, S., Webb, L., Wickham, E., Wilding, S.R., Wilson, A., Winger, P., Sutherland, W.J., 2016. Prioritization of knowledge-needs to achieve best practices for bottom trawling in relation to seabed habitats. *Fish and Fisheries* 17, 637–663. doi:10.1111/faf.12134
- Laevastu, T., Alverson, D., Marasco, R., 1996. *Exploitable marine ecosystems: Their behaviour and management*. Fishing News Books.
- Lesser, J.S., James, W.R., Stallings, C.D., Wilson, R.M. Nelson, J.A., 2020. Trophic niche size and overlap decreases with increasing ecosystem productivity. *Oikos*, 129: 1303-1313
- Masotti, I., Aparicio-Rizzo, P., Yevenes, M.A., Garreud, R., Belmar, L., Farías, L., 2018. The influence of River Discharge on Nutrient Export and Phytoplankton Biomass off the central Chile Coast (33°-37°S): Seasonal Cycle and interannual variability. *Frontiers in Marine Science* 5.423
- Melo, T., Silva, N., Muñoz, P., Díaz-Naveas, J., Sellanes, J., Bravo, A., Lamilla, J., Sepúlveda, J., Vögler, R., Guerrero, Y., Bustamante, C., Alarcón, M.A., Queirolo, D., Hurtado, F., Gaete, E., Rojas, P., Montenegro, I., Escobar, R., Zamora, V., 2007. Caracterización del fondo marino entre la III y X Regiones. Informe Final Proyecto FIP N° 2005-61. *Estud. Doc. N° 22/2007*. 287 pp.
- Menares, B., Sepúlveda, J.I., 2005. Grupos recurrentes de peces y crustáceos demersales en la zona centro-sur de Chile. *Rev. Investigaciones Marinas*, Vol. 33(1).
- Montero, J.T., Flores, A., Queirolo, D., Farias, A., Wiff, R., Lima, M., Rivera-Rebella, C., Ahumada, M., 2020. Potential effects of bycatch from the squat lobster fisheries in central Chile on the benthic ecosystem: a survey data approach. *Marine and Freshwater Research*.

- Navia, A., 2011. Alteraciones de las redes tróficas marinas por efecto de pesca. Ensayo Predoctoral. Instituto Politécnico Nacional Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Departamento de Pesquerías y Biología Marina. Baja California.
- Párraga, D., Wiff, R., Quiroz, J.C., Zilleruelo, M., Bernal, C., Azócar, J., 2012. Caracterización de las tácticas de pesca en la pesquería multiespecífica de crustáceos demersales en Chile. *Latin American Journal of Aquatic Research* 40(1), 30-41.
- Puig, P., Canals, M., Company, J., 2012 Ploughing the deep sea floor. *Nature* 489, 286–289.
- Queirolo, D., Ahumada, M., Wiff, R., Paramo, J., Arana, P., Palma, S., Lima, M., Flores, A., 2015. Evaluación directa de langostino amarillo y langostino colorado entre la II y VIII Regiones, año 2014. Informe Técnico.
- Queirolo, D., Ahumada, M., Wiff, R., Paramo, J., Apablaza, P., Lima, M., Montero, J., Flores, A., Canales, M., 2016. Evaluación directa de langostino amarillo y langostino colorado entre la II y VIII Regiones, año 2015. Informe Técnico.
- Rosas-Luis, R., Llor Andrade, P., 2015. Isótopos estables de nitrógeno y carbono para entender la ecología trófica de los organismos marinos. *Boletín de la Asociación Argentina de Malacología*. 4, 19-22
- Saldías, G., Largier, J.L., Mendes, R., Pérez-Santos, I., Vargas, C.A., Sobarzo, M., 2016. Satellite-measured interannual variability of turbid river plumes off central-southern Chile: Spatial patterns and the influence of climate variability, *Progress in Oceanography*, Volume 146, 212-222
- San Martín, M., Escobar, V., Román, V., Saavedra-Nievas, J.C., Young, Z., Azócar, J., Bravo, C., López, J., Bernal, C., 2015. Programa de Investigación del Descarte y Capturas de Pesca Incidental, año 2015. Informe Final, Convenio desempeño 2015. Instituto de Fomento Pesquero.

- Savidge, W.B., Taghon, G.L., 1988. Passive and active components of colonization following two types of disturbance on intertidal sandflat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 115, 137-155
- Sobarzo, M., Bravo, L., Donoso, D., Garcés-Vargas, J., Schneider, W., 2007. Coastal upwelling and seasonal cycles that influence the water column over the continental shelf off central Chile. *Progress in Oceanography* 75, 363–382
- Subsecretaría de pesca, 2008. Ficha pesquera Merluza común. http://www.subpesca.cl/portal/616/articles-9175_documento.pdf.
- Subsecretaría de Pesca. Dec. Ex. N° 853-2019 Establece Cuota Anual de Captura de recurso Merluza Común IV - 41°28,6' L.S., Año 2020.
- Subsecretaría de Pesca. Dec. Ex. N° 240-2019 Establece Cuotas Anuales de Captura Especie Langostino Amarillo, V-VIII Regiones. Año 2020.
- Subsecretaría de Pesca. Dec. Ex. N° 241-2019 Establece Cuotas Anuales de Captura Especie Langostino Colorado, V-VIII Regiones. Año 2020.
- Tasceri, R., 2019. Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales, año 2020: Merluza común, 2020. Documento técnico de evaluación. Convenio de Desempeño 2019.
- Thrush, Simon., Whitlatch, R., 2001. Recovery Dynamics in Benthic Communities: Balancing Detail with Simplification. 10.1007/978-3-642-56557-1_15.
- Watling, L., Norse, E., 1998. Disturbance of the Seabed by Mobile Fishing Gear: A Comparison to Forest Clearcutting. *Conservation Biology*, 12(6), 1180-1197.

Wehrtmann, I.S., Acuña, E.H., 2011. Squat lobster fisheries, in: Poore, C.G., Ahyong, S.T., Taylor, J. (Eds.). CSIRO Publishing and CRC Press.

