



**Universidad de Concepción**

**Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas**

Programa de Doctorado en Ciencias, con Mención en Manejo de Recursos

Acuáticos Renovables

**DINÁMICA TEMPORAL DEL RECLUTAMIENTO EN ANCHOVETA  
(*ENGRAULIS RINGENS*) DE CHILE CENTRO SUR Y SU IMPACTO EN EL  
MANEJO PESQUERO**

Por: MARCOS ANTONIO ARTEAGA VÁSQUEZ

Tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias con Mención en Manejo de  
Recursos Acuáticos Renovables

Profesor Guía: Dr. Sergio Eduardo Neira Alarcón

Profesor Co-Guía: Dr. Luis Cubillos Santander

Departamento de Oceanografía

Universidad de Concepción

Abril 2025

Concepción-Chile

## **DEDICATORIA**

Este trabajo está dedicado a mi familia, mi hija, mi mujer y mi madre que han sido los pilares fundamentales para apoyarme en los momentos difíciles de este camino académico.

## **AGRADECIMIENTOS**

Quiero expresar mi agradecimiento a la Agencia Nacional de Investigación y Desarrollo por otorgarme la beca de estudios de doctorado nacional. También deseo agradecer al programa de Doctorado en Ciencias con mención en Manejo de Recursos Acuáticos Renovables (MaReA) y a su excelente cuerpo docente, quienes me proporcionaron pilares fundamentales durante el desarrollo de las asignaturas en los dos primeros años de mi doctorado.

Extiendo mis más sinceros sentimientos de gratitud hacia el constante apoyo de mi Profesor Guía, Dr. Sergio Neira, quien desde el comienzo me guio e impulsó a continuar en esta tarea académica. Al mismo tiempo agradezco la guía y apoyo de mi Profesor Co-Guía, Dr. Luis Cubillos. También agradezco los comentarios constructivos de la comisión evaluadora constituida por los Evaluadores Internos de la Universidad de Concepción Dr. Leonardo Castro y Dr. Eduardo Hernández, y los Evaluadores Externos Dra. Margarita Rincón (Instituto Español de Oceanografía) y Dr. Cristian Canales (Pontificia Universidad Católica de Valparaíso).

Agradezco al Instituto de Investigación Pesquera (INPESCA), mi actual empleador, por brindarme las facilidades de tiempo necesarias para desempeñarme tanto como investigador y como alumno durante mi estadía en el programa doctoral. Esta oportunidad de trabajar y estudiar simultáneamente me permitió cumplir con los objetivos del programa académico.

Finalmente, quiero agradecer a mi familia por su constante apoyo en esta etapa de mi vida. Gracias infinitas por esas conversaciones que me dieron fuerza en los momentos difíciles.

Muchas gracias...

## ÍNDICE DE CONTENIDOS

ÍNDICE DE TABLAS .....	7
ÍNDICE DE FIGURAS .....	10
INFORMACIÓN SUPLEMENTARIA .....	17
RESUMEN .....	18
ABSTRACT .....	22
INTRODUCCIÓN .....	25
Dinámica y variabilidad del reclutamiento en peces .....	25
La anchoveta en el sistema de surgencia de Chile centro sur.....	28
Importancia de la variabilidad del reclutamiento para la evaluación de stock	32
Manejo pesquero de la anchoveta de Chile centro sur.....	36
Estrategias de explotación monoespecíficas y dinámica temporal del reclutamiento en el contexto ecosistémico .....	39
HIPÓTESIS DE TRABAJO .....	45
Hipótesis 1 .....	45
Hipótesis 2 .....	47
Hipótesis 3 .....	48
OBJETIVOS.....	50
CAPÍTULO 1 .....	52
Effect of wind variability on the recruitment of anchovy <i>Engraulis ringens</i> in the southern Humboldt upwelling ecosystem .....	52
1.1 Introduction .....	53
1.2 Materials and methods .....	58
1.3 Results.....	66

1.4 Discussion .....	77
CAPÍTULO 2 .....	90
The performance of harvest control rules based on static and dynamic biological reference points under recruitment regime shifts: The case of anchovy in the southern Humboldt ecosystem .....	90
2.1 Introduction .....	91
2.2 Methods .....	96
2.3 Results .....	105
2.4. Discussion .....	120
CAPÍTULO 3 .....	129
Análisis de los impactos de la pesca y los cambios de régimen de reclutamiento de anchoveta en la trama trófica de Chile central.....	129
3.1 Introducción .....	130
3.2 Materiales y métodos.....	136
3.3 Resultados.....	147
3.4 Discusión .....	157
SINTESIS GENERAL .....	166
CONCLUSIONES GENERALES .....	174
REFERENCIAS .....	177
ANEXO I .....	219
ANEXO II .....	225
ANEXO III .....	226

## ÍNDICE DE TABLAS

### CAPÍTULO 1

**Tabla 1.1:** Results of Generalized Additive Models relating anchovy recruitment (dependent variable) to wind, spawning stock biomass, and chlorophyll-a (independent variables) in the central-south zone of Chile. The significance value of the predictors from p1 to p7, the cross-validated GCV value, explained deviance DEV, and the Akaike Information Criterion (AIC) are presented. Spawning stock biomass (ssb1), wind\_v2 (alongshore wind), wind\_w3 (total wind), wind\_u4 (cross-shore wind), wind\_threshold5 (number of days above the threshold of ~15.2 m/s), windy\_events6 (number of events with three or more days above the threshold of ~15.2 m/s), and Cloa7 correspond to chlorophyll-a.

### CAPÍTULO 2

**Table 2.1:** Anchovy operating models configuration related to the recruitment scaling factor ( $\rho$ )

**Table 2.2:** Description of the scenarios evaluated in the management strategy evaluation. 4 operating models with assumptions in  $R_0$ , random recruitment (Random), regime shifts (Regime shift), increasing trend (Trend high), and decreasing trend (Trend low). 5 harvest control rules, HCR- $F_{MSY}$  corresponds to the current management procedure with constant fishing mortality at MSY ( $F_{MSY}$ ), and the HCR-stair and HCR-ramp conditioned to the ratio between spawning biomass and biomass at static or dynamic MSY.

**Table 2.3:** Performance variable for the MSE in anchovy fishery in central-south Chile

**Table 2.4:** Risk of overexploitation  $P(SSB < SSB_{MSY})$ , collapse  $P(SSB < 50\%SSB_{MSY})$ , total catches, average status index (ratio  $SSB/SSB_{MSY}$ ), coefficient of variation in parentheses, and average biomasses considering HCR-stair and HCR-ramp conditioned to the level of static and dynamic  $SSB_{MSY}$  along with 4 scenarios of recruitment regimes. The values correspond to the average of the entire simulated period from 2020 to 2034.

**Table 2.5:** Risk of overexploitation  $P(SSB < SSB_{MSY})$ , collapse  $P(SSB < 50\%SSB_{MSY})$ , total catches, average status index (ratio  $SSB/SSB_{MSY}$ ), coefficient of variation in parentheses, and average biomasses considering HCR-stair and HCR-ramp conditioned to the level of static and dynamic  $SSB_{MSY}$ . Values correspond to specific periods of the regime shift scenario. Reg\_down represents the low recruitment period (5 years), Reg\_up corresponds to high recruitment (5 years), RegT\_down is the transition period towards low recruitment production (2 years), and RegT\_up represents the transition period towards high recruitment (2 years).

### CAPÍTULO 3

**Tabla 3.1:** Sobreposición de predadores entre diferentes grupos funcionales del modelo. Un valor 0 indica que las presas no comparten predador y un valor 1 indica sobreposición completa. Se consideró un nivel superior de 0,6 como indicador de sobreposición importante (Lassalle et al., 2014). En gris el grupo

funcional de anchoveta adulta y juvenil destacando en azul las especies que tienen el mismo predador.

## ÍNDICE DE FIGURAS

### INTRODUCCIÓN

**Figura I-1:** Representación gráfica de la hipótesis de la Ventana Ambiental Óptima (VAO) en el reclutamiento de pelágicos menores, en regiones de surgencia (Extraído de: Cury & Roy, 1989; modificado por Cole & Mcglade, 1998).

### CAPÍTULO 1

**Figure 1.1** a) Study area and spatial distribution of the anchovy stock in the south-central zone of Chile. The red line indicates the 500 m depth isobath (continental shelf boundary). b-e) Climatology of wind speed (in colors,  $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ ) and direction (vectors) from ERA5 reanalysis (1979-2021). f-i) Climatology of satellite-derived chlorophyll-a (in colors,  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) from Copernicus (1997 to 2021). For both climatologies: summer (January to March), autumn (April to June), winter (July to September), and spring (October to December).

**Figure 1.2** a) Hovmöller diagram of the annual cycle of alongshore wind speed ( $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ ) in a meridional gradient in the neritic zone of Chile between  $30^\circ$  and  $40^\circ$  south latitude from 1979 to 2021. b) Meridional and seasonal probability of exceeding the 90th percentile of alongshore wind (WD, windy days).

**Figure 1.3** Results of a Generalized Additive Model for anchovy recruitment in the south-central-zone of Chile. Partial residuals plot from GAM model (M7) considering three predictor variables: wind (wind\_v2;  $P < 0.05$ ) in  $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ , chlorophyll-a (Cloa7;  $P > 0.05$ ) in  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$  and transformed spawning stock biomass

(ssb1;  $P < 0.05$ ). The shaded area shows the 95% confidence interval of the effect of each predictor on anchovy recruitment.

**Figure 1.4** Partial residuals plot from GAM considering two predictor variables in each model. The GAM with the best performance,  $M1 = \text{wind\_v2} + \text{ssb1}$ , shows the adjusted variables for wind (A) and spawning stock biomass (F). The relationship between recruitment and environmental variables is shown from B to E. B)  $M4 = \text{wind\_threshold5} + \text{ssb1}$  C)  $M2 = \text{wind\_w3} + \text{ssb1}$  D)  $M5 = \text{windy\_events6} + \text{ssb1}$  E)  $M3 = \text{wind\_u4} + \text{ssb1}$ . The shaded area shows the 95% confidence interval of the effect of each predictor on anchovy recruitment.

**Figure 1.5** Environmental conditions during high and low anchovy recruitment regimes according to the best-performing GAM (M1). a) Recruitment time series, identifying years of low, medium, and high wind conditions identified in the GAM; horizontal lines indicate regime shifts between 1990 and 2020. b) Histograms of alongshore wind for years with low, medium, and high wind conditions identified in the GAM. c) Wind speed (color in  $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ ) and direction (vectors) in south-central Chile during periods of low, medium, and high wind conditions identified in the GAM.

**Figure 1.6** Predicted recruitment for anchovy of south-central Chile. The circles indicate the observations, and the line corresponds to the fit of model M13 (left) which incorporates only ssb1 (spawning stock biomass) and M1 (right) incorporates ssb1 and wind\_v2 (alongshore wind). The shaded area represents the 95% confidence interval of the anchovy recruitment estimation. DEV

represents explained deviance, and AIC represents the Akaike Information Criterion

**Figure 1.7** General aspects of the fisheries management of anchovy in south-central Chile and the pathways for incorporating a recruitment index based on indicators associated with wind intensity. The recruitment index (RI) panel displays the predictor variables wind and spawning stock biomass at time  $t$  to predict recruitment at time  $t+1$ . The management strategy (MS) panel shows the fisheries management cycle, starting with collecting fisheries data and acoustic survey, stock assessment, status and diagnosis by biological reference points, the harvest control rule, and the catch estimation, which is monitored by the fisheries authority.

## CAPÍTULO 2

**Figure 2.1** Anchovy recruitment (blue bars) in billions of individuals from the estimation model (Zúñiga, 2021). Depletion of SSB relative to SSB at MSY ( $SSB_{MSY}$ ) under scenarios of virgin biomass "Static  $SSB_0$ " or "Dynamic  $SSB_0$ ".  $SSB_{MSY}$  corresponds to 55% of  $SSB_0$ . The green line indicates the fishery management target equivalent to 100% of the  $SSB/SSB_{MSY}$  ratio, and the red line indicates the depletion limit level (50% of the  $SSB/SSB_{MSY}$  ratio).

**Figure 2.2** Closed-loop cycle for exploitation strategy simulations for the anchovy fishery in central-south Chile

**Figure 2.3** Anchovy recruitment scenarios forming 4 Operating Models (OM) expressed as the proportion of  $R_0$  in the 15-year simulation process.

**Figure 2.4** Evaluated harvest control rules. HCR 1 is a harvest control rule with fishing mortality at MSY (HCR- $F_{MSY}$ ), HCR 2 is a stair type with pivots at 8%, 50%, and 100% of  $SSB/SSB_{MSY}$  (8:50:100%) (HCR-stair), and HCR 3 is a ramp type where fishing mortality changes when spawning biomass reaches the  $SSB_{MSY}$  level (HCR-ramp). Quadrant “a” of the left figure represents the overfishing zone ( $F_y > F_{MSY}$ ), quadrant “b” depletion ( $SSB < 50\% SSB_{MSY}$ ), “c” the overexploitation zone between 50%  $SSB_{MSY}$  and  $SSB_{MSY}$ , zone “d” equivalent to full exploitation between  $SSB_{MSY}$  and 135%  $SSB_{MSY}$ , and “e” the under-exploitation zone.

**Figure 2.5** Relative Percent Error (bias) of the estimated spawning biomass (EM) and the “true” value simulated by the operating model for the period 2025-2034 under different recruitment scenarios: a) random HCR1.1, b) regime shifts HCR1.2, c) increasing trend HCR1.3, and d) decreasing trend HCR1.4. The light blue shaded area covers the 25% and 75% percentile confidence interval; the dark blue area encompasses the 10% and 90% percentiles.

**Figure 2.6** Performance of stock status ( $SSB/SSB_{MSY}$ ) under alternative HCRs F-ramp and F-stair with “dynamic  $SSB_{MSY}$ ” as a solid line and “static  $SSB_{MSY}$ ” as a dashed line during the simulated period 2020-2034. Four recruitment scenarios are considered: random, regime shifts, increasing recruitment (trend high), and decreasing recruitment (trend low). The green line represents the relative level of  $SSB_{MSY}$ , and the red line represents the  $SSB_{LIM}$  level that defines depletion. The blue shaded area covers the 10% and 90% percentile confidence interval.

**Figure 2.7** Absolute biomass level of SSB under alternative HCR-ramp and HCR-stair conditioned to “dynamic  $SSB_{MSY}$ ” and “static  $SSB_{MSY}$ ” during the simulated period 2020-2034. Four recruitment scenarios are considered: random, regime shifts, increasing recruitment (trend high), and decreasing recruitment (trend low). In blue the SSB target of the current management procedure and in red the SSB that defines the collapse. The green shaded area covers the 10% and 90% percentile confidence interval.

**Figure 2.8** Average catches box-plot of the current management procedure (HCR1.1 to HCR1.4) in gray and alternative control rules stair (HCR3.1 to HCR3.4 and HCR4.1 to HCR4.4) under dynamic (Dyn) and static (Sta)  $SSB_{MSY}$  respectively, and ramp rule (HCR5.1 to HCR5.4 and HCR6.1 to HCR6.4) under dynamic and static  $SSB_{MSY}$  respectively, during the simulated period 2020-2034 under random recruitment, regime shift, increasing recruitment (trend high), and decreasing recruitment (trend low) scenarios. The 10% and 90% percentile confidence intervals are shown. The gray vertical line shows the average value of historical catches.

**Figure 2.9** Comparative radar plots for the harvest control rules (see Table 5 for details). The values show the level relative to the maximum under four recruitment scenarios assuming regime shifts during the simulated period: a) Reg\_down (low production stage), b) Reg\_up (high production period), c) RegT\_down (transition to low productivity), and d) RegT\_up (years where an inflection point towards high productivity is observed).

### CAPÍTULO 3

**Figura 3.1** Zona de estudio que considera el modelo Ecopath with Ecosim utilizado en este estudio, comprendida entre los 33° y 39° de latitud sur sobre la plataforma continental de la zona centro sur de Chile desde la costa hasta 60 millas náuticas mar adentro. La línea roja denota la isóbata de los 500 metros de profundidad donde se ubica el quiebre de la plataforma continental.

**Figura 3.2** Escenarios de mortalidad por pesca simulados en anchoveta centro-sur usando Ecopath with Ecosim. En azul la mortalidad por pesca constante en el RMS ( $F_{RMS}$ ) que no varía respecto del nivel de biomasa BD ni de la razón de BD y BD en el RMS. La línea verde equivale al 50% de  $F_{RMS}$  y la roja al 150% de  $F_{RMS}$

**Figura 3.3** Escenarios de reclutamiento de anchoveta expresados como la proporción de  $R_0$  en el proceso de simulación de 15 años. El escenario regímenes contiene dos alternativas de reclutamiento “Régimen 1” y “Régimen 2” ambos alternando en la productividad.

**Figura 3.4.** Relación lineal entre la mortalidad por pesca ( $F$ ) obtenida desde el modelo de Evaluación de Stock Oficial de anchoveta en la zona central de Chile generado por el Instituto de Fomento Pesquero (ES) y el obtenido desde el modelo ecotrófico (EwE) aplicado a la trama trófica de la zona central de Chile.

**Figura 3.5** Agotamiento de la biomasa en función de la razón  $B_i/B_0$  para los principales funcionales del ecosistema centro sur de Chile, por efecto de los escenarios de mortalidad por pesca ( $F$ ) y regímenes de reclutamiento de la

anchoveta. Las líneas segmentadas rojas indican el nivel blando de 50% de  $B_0$  y en verde el nivel rígido de 75% de  $B_0$ .

**Figura 3.6** Agotamiento de la biomasa en función de la razón  $B_i/B_0$  de los principales funcionales del ecosistema centro sur de Chile. Se muestran los grupos que tuvieron impacto por efecto de los escenarios de mortalidad por pesca (F) y regímenes de reclutamiento alto y bajo de anchoveta. Las líneas segmentadas rojas indican el nivel blando de 50% de  $B_0$  y en verde el nivel rígido de 75% de  $B_0$ .

**Figura 3.7** Diagrama de dispersión del rango de cada grupo funcional, basado en su índice de importancia clave en orden ascendente (especies clave tienen altos rangos) en el eje x, y el nivel trófico (NT) del grupo funcional en el eje y. Cada punto es un grupo funcional con número y nombre visualizado en la leyenda. Se informa el tercer cuartil del nivel trófico de los grupos en el ecosistema (Tercer cuartil nivel trófico=3,85; línea vertical segmentada) indicando el límite de bajo o alto nivel trófico. En amarillo los grupos funcionales con mayor ranking e impacto trófico en el ecosistema analizado. En celeste, se ubica la anchoveta.

## INFORMACIÓN SUPLEMENTARIA

**Table S1:** Process and observation equations of the operating model on an annual scale for anchovy.

**Table S2:** Assumptions of process error in the operating model on an annual scale.  $\log_q_{reclas}$  and  $\log_q_{pelaces}$  correspond to the catchability coefficient of the summer acoustic survey (reclas) and autumn (pelaces) respectively. For each OM, recruitment trend changes were forced as shown in the methodology section.

**Table S3:** Model of the errors of the Estimation Model (EM) for anchovy (*Engraulis ringens*).

**Figure S1:** Relative Percent Error (bias) of the estimated spawning biomass (EM) and the "true" value simulated by the operating model for the period 2025-2034 for the alternative HCRs evaluated in this study and considering changes in recruitment. The light red shaded area covers the 10% and 90% percentile confidence interval.

**Figure S2:** Average spawning biomass box-plot of the current management procedure (HCR1.1 to HCR1.4) in gray and alternative control rules stair (HCR3.1 to HCR3.4 and the 4.1 to HCR4.4) under dynamic (Dyn) and static (Sta)  $SSB_{MSY}$  respectively, and ramp rule (HCR5.1 to HCR5.4 and HCR6.1 to HCR6.4) under dynamic and static  $SSB_{MSY}$  respectively, during the simulated period 2020-2034 under random recruitment, regime shift, increasing recruitment (trend high), and decreasing recruitment (trend low) scenarios. The 10% and 90% percentile confidence intervals are shown.

## RESUMEN

La productividad asociada al reclutamiento en recursos marinos explotados presenta regímenes influenciados principalmente por el clima. Esta dependencia es especialmente marcada en especies pelágicas que habitan sistemas de surgencia de borde oriental. Los regímenes de reclutamiento pueden ser abruptos y persistentes durante períodos definidos, alterando la dinámica de los stocks, el diagnóstico de su estatus, las interacciones tróficas en el ecosistema y el manejo de sus pesquerías. La especie foco de esta tesis fue la anchoveta (*Engraulis ringens*) que habita el sistema de surgencia de Chile centro-sur. *E. ringens* sustenta una importante flota pesquera artesanal e industrial y ha presentado evidencia de cambios de régimen de reclutamiento, aspecto que no ha sido considerado tanto en el manejo pesquero ni el ámbito ecosistémico. El objetivo de este estudio fue analizar la dinámica temporal del reclutamiento de anchoveta y evaluar su efecto en el manejo pesquero monoespecífico y con enfoque ecosistémico. La presente tesis se estructura en tres capítulos, en el capítulo 1 se determinó los factores que explican las tendencias y regímenes de reclutamiento. Para este caso, se modeló el reclutamiento mediante regresión no lineal con el objetivo de probar que el viento es un factor que explica el reclutamiento mediante la hipótesis de la ventana ambiental óptima. En el capítulo 2 se evaluó el efecto de incluir estos regímenes de reclutamiento en la evaluación de stock monoespecífica y manejo pesquero mediante Evaluación de Estrategias de Manejo (EEM), para evaluar el desempeño de Reglas de Control

de Captura (RCC) condicionadas a Puntos Biológicos de Referencia (PBR) estáticos y dinámicos. En el capítulo 3 y por medio del software Ecopath with Ecosim (EwE) se evaluó el impacto de los cambios de reclutamiento y explotación pesquera de anchoveta sobre sus depredadores en el ecosistema de Chile centro-sur. Los resultados para el capítulo 1 revelaron una relación parabólica entre la velocidad del viento favorable a la surgencia y el reclutamiento de anchoveta. El reclutamiento máximo ocurrió a velocidades de viento de alrededor de  $6 \text{ ms}^{-1}$ , pero disminuyó con vientos superiores a  $7 \text{ ms}^{-1}$  y menores a  $5 \text{ ms}^{-1}$ . Además, se determinaron períodos con regímenes de reclutamiento altos y bajos los cuales fueron vinculados con intensidades de viento moderado y alto, respectivamente. En el capítulo 2, los resultados revelaron que el desempeño del indicador de estatus (dinámico o estático) fue afectado tanto por la RCC como por el escenario de reclutamiento. El manejo mediante una RCC adaptada a un indicador dinámico mejoró el rendimiento pesquero sin afectar la biomasa de la anchoveta. En el capítulo 3 se mostró que la actual estrategia de explotación sobre anchoveta no disminuyó la biomasa de sus depredadores directos más allá de un 25% respecto de la biomasa que alcanzan cuando no se explota anchoveta. Cuando se simuló una tendencia decreciente del reclutamiento tanto la biomasa de los predadores como la biomasa adulta de anchoveta se incrementó, situación que revelaría un cambio en la preferencia de presas por parte de los depredadores frente a una disminución de reclutas. Los resultados de esta tesis permiten concluir para el capítulo 1 que en las costas de Chile centro

sur, los vientos paralelos a la costa actúan sinérgicamente con la biomasa desovante para explicar el reclutamiento de la anchoveta, apoyando la hipótesis que en la anchoveta existe una la ventana ambiental óptima entre el reclutamiento y la intensidad de viento, en la que intensidades de viento moderadas ( $6 \text{ ms}^{-1}$ ) generan un alto nivel de reclutamiento a través de una relación parabólica no lineal. Relacionado con el objetivo 2, se concluye que se deben utilizar PBR no estacionarios para determinar el diagnóstico de la anchoveta, ya que mejoran el desempeño de la pesquería sin comprometer la sustentabilidad del stock. Además, se recomienda aplicar una RCC tipo rampa condicionada al PBR basado en un indicador dinámico. Finalmente, para el capítulo 3 se concluye que el actual nivel de explotación aplicado a anchoveta sería robusto ante la incertidumbre en las interacciones tróficas y los regímenes de reclutamiento de esta especie, y permitiría un nivel de biomasa suficiente para sostener la pesquería en niveles sostenibles y al mismo tiempo sustentar a los depredadores considerados en el modelo que representa el ecosistema en estudio. La presente tesis doctoral complementa el estado del conocimiento en el campo del manejo pesquero, oceanografía pesquera y modelación ecotrófica sobre un recurso pelágico pequeño de alta importancia comercial en Chile. Sin embargo, es fundamental realizar investigaciones adicionales para comprender los mecanismos detrás de las relaciones entre el ambiente y la anchoveta identificadas en este estudio. Además, es crucial que el manejo pesquero y la

modelación ecotrónica consideren la variabilidad del reclutamiento de anchoveta y los factores que lo afectan.

## **ABSTRACT**

The productivity associated with recruitment in exploited marine resources presents regimes mainly influenced by climate. This dependence is especially marked in pelagic species that inhabit eastern boundary upwelling systems. Recruitment regimes can be abrupt and persistent during defined periods, altering stock dynamics, status diagnosis, trophic interactions in the ecosystem, and fishery management. The focus species of this thesis was the anchoveta (*Engraulis ringens*) that inhabits the upwelling system of central-southern Chile. *E. ringens* supports a significant artisanal and industrial fishing fleets and has shown evidence of recruitment regime shifts, an aspect that has not been considered in both fishery management and the ecosystem context. The objective of this study was to analyze the temporal dynamics of anchoveta recruitment and evaluate its effect on single-species fishery management and the ecosystem approach. This thesis is structured into three chapters. In chapter 1, the factors explaining recruitment trends and regimes were determined. For this case, recruitment was modeled using nonlinear regression to test that wind is a factor explaining recruitment through the optimal environmental window hypothesis. In chapter 2, the effect of including these recruitment regimes in single-species stock assessment and fishery management was evaluated through Management Strategy Evaluation (MSE) to assess the performance of Harvest Control Rules (HCR) conditioned to static and dynamic Biological Reference Points (BRP). In Chapter 3, using the Ecopath with Ecosim (EwE) software, the impact of changes

in anchoveta recruitment and fishing exploitation on its predators in the central-southern Chile ecosystem was evaluated. The results for chapter 1 revealed a parabolic relationship between favorable upwelling wind speed and anchoveta recruitment. Maximum recruitment occurred at wind speeds around  $6 \text{ ms}^{-1}$ , but decreased with winds above  $7 \text{ ms}^{-1}$  and below  $5 \text{ ms}^{-1}$ . Additionally, periods with high and low recruitment regimes were determined, which were linked to moderate and high wind intensities, respectively. In chapter 2, the results showed that the performance of the status indicator -whether dynamic or static- was influenced by both the HCR and the recruitment scenario. Management based on an HCR adapted to a dynamic indicator improved fishery performance without compromising the anchovy biomass. In chapter 3, it was shown that the current exploitation strategy on anchoveta did not reduce the biomass of its direct predators beyond 25% compared to the biomass they reach when anchoveta is not exploited. When a decreasing recruitment trend was simulated, both predator biomass and adult anchoveta biomass increased, a situation that would reveal a change in prey preference by predators under a decrease in anchoveta recruits. The results of this thesis allow concluding for chapter 1 that on the coasts of central-southern Chile, winds parallel to the coast act synergistically with anchoveta's spawning biomass to explain recruitment, supporting the hypothesis that anchoveta has an optimal environmental window between recruitment and wind intensity, with moderate wind intensities ( $6 \text{ ms}^{-1}$ ) generating high recruitment through a nonlinear parabolic relationship. In relation to chapter 2, it is concluded

that non-stationary BRPs should be employed to assess the status of the anchovy stock, as they enhance fishery performance without compromising stock sustainability. Moreover, the implementation of a ramp-type HCR, conditioned on a BRP derived from a dynamic indicator, is recommended. Finally, for chapter 3 it is concluded that the current level of exploitation applied to anchoveta would be robust to uncertainty in trophic interactions and recruitment regimes of this species and would allow a sufficient biomass level to sustain the fishery at sustainable levels while also supporting the predators considered in the model representing the studied ecosystem. This doctoral thesis complements the state of knowledge in the field of fishery management, fishery oceanography, and ecotrophic modeling of a small pelagic resource of high commercial importance in Chile. However, it is essential to conduct additional research to understand the mechanisms behind the relationships between the environment and anchoveta identified in this study. Furthermore, it is crucial that fishery management and ecotrophic modelling consider the variability of anchoveta recruitment and the factors that affect it.

## **INTRODUCCIÓN**

### **Dinámica y variabilidad del reclutamiento en peces**

La comprensión de la dinámica poblacional de peces y sus principales procesos biológicos, entre los que se cuentan el crecimiento, la mortalidad y reclutamiento, entre otros, es crítica para el manejo sostenible de stocks pesqueros (Cadrin et al., 2019). Entre estos procesos, el reclutamiento ha atraído la atención de investigadores, usuarios y tomadores de decisiones debido a su alta variabilidad y dificultad de predicción. El reclutamiento se define como el proceso en el cual los peces juveniles logran incorporarse al stock o fracción explotable de la población, una vez que han sobrevivido diferentes etapas de estados tempranos (Bakun, 1989). Esta sobrevivencia confiere variabilidad al reclutamiento, modulando en consecuencia la abundancia poblacional de peces (Quinn & Deriso, 1999; Myers, 2001). Los factores que subyacen a esta variabilidad han sido abordados mediante diversas hipótesis, algunas de las cuales apuntan a aspectos relacionados con la sobrevivencia de estados tempranos (denso-independencia) y otras a relaciones entre el stock parental y el reclutamiento (denso-dependencia). El énfasis se concentra en los primeros estados de vida, donde la inanición (Lasker, 1985), la depredación (Bakun, 1989) y la deriva (Bakun et al., 1991) de huevos y larvas determinan tanto el nivel de reclutamiento como la variabilidad interanual de las clases anuales. En efecto, Cole y McGlade (1998) estudiaron la variabilidad del reclutamiento en stocks de clupeiformes definiendo que estas hipótesis se relacionan para conformar teorías mecanicistas

y de síntesis. Las teorías mecanicistas explican la variabilidad en términos de procesos físicos y biológicos específicos, mientras que las teorías de síntesis intentan unificar varios procesos mecanicistas en un esquema conceptual único como por ejemplo la "triada" (Bakun, 1993) y la "ventana ambiental óptima" (Cury & Roy, 1989). En ese contexto, diversos estudios han analizado el rol de la relación stock-recluta frente a otros factores potenciales que controlan el reclutamiento, como el componente ambiental que afecta especialmente a especies forrajeras o de nivel trófico bajo (Vert-pre et al., 2013; Essington et al., 2015). Cury et al. (2014) realizaron un metaanálisis de 211 poblaciones de peces con el objetivo de evaluar el poder predictivo del stock desovante sobre el reclutamiento observado. Los autores determinaron que, en general, el stock parental representa entre 5% y 15% de la variación observada en el reclutamiento. Sumado a lo anterior, Szuwalski et al. (2015) analizaron 224 stocks marinos y encontraron una relación positiva entre la fracción poblacional desovante y el reclutamiento en sólo 39% de los casos. Esto llevó a estos autores a concluir que la variabilidad del reclutamiento está explicada principalmente por el ambiente. Gilbert (1997) sugirió que el reclutamiento varía alrededor de un valor medio que cambia en función de la condición ambiental más que por efecto de la biomasa desovante. Además, la biomasa desovante sería función del reclutamiento lo que se opone a la visión clásica de la relación stock reclutamiento (Ricker, 1954; Beverton & Holt 1957).

El reclutamiento es un proceso fundamental tanto para la ecología marina y pesquera (Lorenzen & Camp, 2019) como para el manejo y evaluación de stock de peces explotados (Maunder & Deriso, 2003; Maunder & Thorson, 2019). Al mismo tiempo, otros procesos como el crecimiento, la mortalidad y la reproducción son también determinantes para explicar la variabilidad del reclutamiento. Todos estos procesos son afectados por el ambiente en combinación con procesos denso-dependientes (Lorenzen, 2005). Cabe destacar que tanto la mortalidad natural como su variabilidad se acentúan en los primeros estados de vida como consecuencia del ambiente (Rothschild, 2000). Posteriormente, los procesos endógenos (denso-dependencia) toman mayor relevancia (Rose et al., 2001). Estas características se asocian principalmente con stocks de peces pelágicos pequeños. Crone et al. (2019) indican que los factores ambientales parecen impactar críticamente los estados tempranos y juveniles de este tipo de especies afectando su abundancia. Complementariamente, el factor pesca puede amplificar el colapso de especies forrajeras, generalmente referidas a sardinas y anchovetas que se constituyen como presas para predadores marinos (Essington et al., 2015). No obstante, Rothschild (2000) discrepa de esta generalidad indicando que el impacto de la mortalidad por pesca en las poblaciones puede ser bajo cuando la productividad aumenta y sustancial cuando la productividad disminuye.

## **La anchoveta en el sistema de surgencia de Chile centro sur**

La anchoveta (*Engraulis ringens*, Jenyns 1842) es un pez pelágico de tamaño pequeño que habita la zona costera del centro sur de Chile. Se asocia a zonas de alta productividad biológica, provocadas por la surgencia estacional entre septiembre y marzo (Arcos & Navarro, 1986; Arcos et al., 1987; Daneri et al., 2000). En términos de unidad poblacional, se considera que existe un solo stock de anchoveta en la zona centro sur (Ferrada et al., 2002; Niklitschek et al., 2018). Biológicamente, la anchoveta presenta crecimiento rápido, tasa de mortalidad natural alta, y ciclo de vida corto que no supera los cinco años (Cubillos et al., 2001). Reproductivamente, se considera una especie desovante parcial, cuyo desove se entre julio y agosto, pudiendo extenderse hasta enero (Cubillos et al., 2003).

El proceso de reclutamiento ocurre entre octubre y marzo (Cubillos & Arcos, 2002) y está condicionado a la variabilidad ambiental del sistema de la Corriente de Humboldt (Yáñez et al., 1992; Cubillos, 1999; Gómez, 2008; Arteaga et al., 2014), donde se reconoce la existencia de tres stocks de anchoveta. El primero en la zona norte-centro de Perú (4°-15°S), el segundo abarca el sur de Perú y el norte de Chile (16°-27°S), y el tercero la zona centro-sur de Chile (34°-40°S). Estos tres stocks coinciden con los principales subsistemas de surgencia y productividad en Chile y Perú (Cubillos et al., 2007). La surgencia de la zona central de Chile es marcadamente estacional, abarcando primavera (septiembre) y verano (marzo) con máximos en diciembre y enero. Este proceso genera un

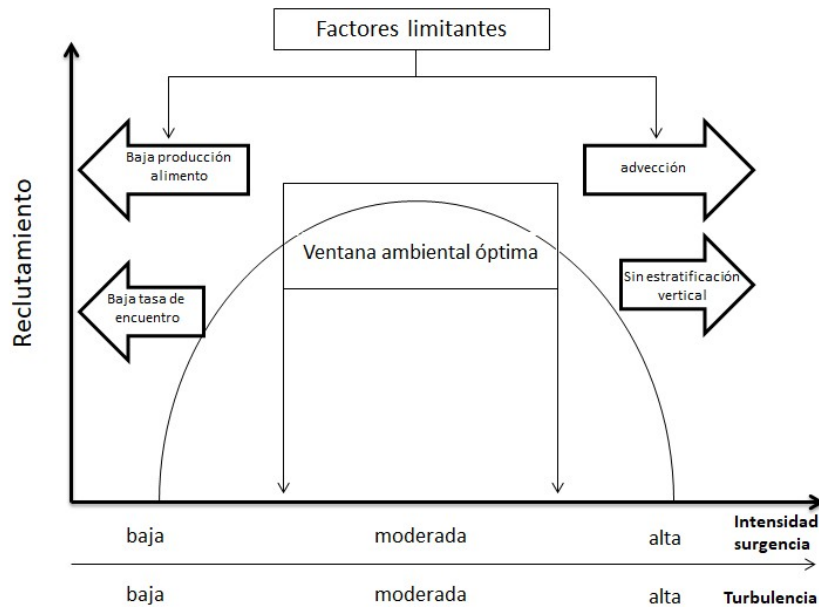
importante enriquecimiento y productividad costera (Rutllant et al., 2004; Schneider et al., 2017).

Si bien la anchoveta de la zona centro sur de Chile se encuentra emparentada con los stocks del norte de Chile y sur del Perú, su variabilidad en abundancia es modulada principalmente por los cambios ambientales locales de la zona de surgencia del centro sur chileno. En efecto, Cubillos et al. (2007) encontraron que la variabilidad interanual en las capturas de estos tres stocks no está relacionada. Sin embargo, en el contexto interdecadal la variabilidad de baja frecuencia estaría asociada a cambios de régimen ambiental de largo plazo como “el viejo” y “la vieja” (Chávez et al., 2003). Por lo tanto, los cambios ambientales locales en la escala interanual que ocurren en la zona centro sur de Chile explicarían la variabilidad del reclutamiento para este stock de anchoveta.

En ese contexto, Vásquez et al. (2014) mediante modelación biofísica determinaron que la tasa de sobrevivencia de estados tempranos de anchoveta se correlacionó con los procesos de acoplamiento desove-advección, sugiriendo que las pérdidas advectivas serían un modulador principal de la dinámica del reclutamiento. Es decir, los periodos de máxima sobrevivencia larval estuvieron asociados a épocas con índices El Niño predominantemente positivos, donde hubo una disminución del estrés del viento y del transporte costa afuera. Lo contrario ocurrió durante periodos La Niña, donde la sobrevivencia decayó producto de la intensificación de la surgencia y del estrés del viento costa afuera.

Estos antecedentes permiten plantear la hipótesis que la variabilidad del reclutamiento puede ser explicada por un índice ambiental asociado a la surgencia. En otras palabras, la hipótesis de la ventana ambiental óptima (Cury & Roy, 1989) para la zona centro-sur de Chile donde ocurre una surgencia tipo Ekman, parece tener asidero considerando estos antecedentes.

Esta hipótesis establece que existen relaciones tipo domo entre el reclutamiento e índices de surgencia y turbulencia desde zonas con presencia de surgencia tipo Ekman, determinando que el reclutamiento es máximo cuando la surgencia es intermedia (en términos del estrés del viento) (Fig. I-1). Específicamente, la zona intermedia de la figura I.1 representa la ventana ambiental óptima. En Chile se ha probado la hipótesis de la ventana ambiental óptima en el norte de Chile y sur de Perú para la sardina *Sardinops sagax* con velocidad del viento óptima de 7,1 (m/s) (Serra et al. 1998), entre Valparaíso y Talcahuano para la merluza común *Merluccius gayi* con 5-6 m/s (Payá et al. 1998), en el norte de Chile para *Engraulis ringens* y *Sardinops sagax* con 5,5 y 5,6 m/s respectivamente (Yáñez et al. 2003), y para *Engraulis ringens* del sur de Perú y norte de Chile donde Reyes (2012) encontró una curva tipo domo relacionando el reclutamiento con la biomasa desovante y un índice de surgencia, revelando una la velocidad del viento óptima de 5,26 m/s.



**Figura I-1:** Representación gráfica de la hipótesis de la Ventana Ambiental Óptima (VAO) en el reclutamiento de pelágicos menores, en regiones de surgencia (Extraído de: Cury & Roy, 1989; modificado por Cole & Mcglade, 1998).

Considerando los antecedentes mencionados, resulta importante probar la hipótesis de que existe una VAO entre el reclutamiento y el viento en la anchoveta del centro-sur de Chile. Esto se debe a que los forzantes físicos asociados a la surgencia, que promueven el transporte y la advección de estados tempranos, estarían dominando la variabilidad del reclutamiento.

## **Importancia de la variabilidad del reclutamiento para la evaluación de stock**

En evaluación de stock el reclutamiento se define como el grupo ejemplares de una cierta edad y estadio de vida que se incorporan a la pesquería, convirtiéndose en vulnerables a la captura (Gaillard et al., 2008). Otros procesos biológicos tales como la mortalidad natural, crecimiento, reproducción y selectividad generalmente se consideran constantes a través del tiempo en los modelos de evaluación de stock. Sin embargo, el reclutamiento varía en el tiempo, y dada esa característica, generalmente es modelado en función de dicha condición (Myers, 2001). En términos generales, las estimaciones de los modelos de evaluación de stock indican que el reclutamiento es variable y los cambios de producción están presentes en muchas poblaciones (Szuwalski et al., 2015; Thorson et al., 2014). En consecuencia, estos aspectos deben considerarse cuando se emplean modelos de evaluación de stocks.

Las estimaciones de reclutamiento son fundamentales para determinar el estado de un stock y orientar las recomendaciones de manejo relacionadas con la explotación. En ese contexto, Maunder y Thorson (2019) describen y analizan los tipos de variación temporal del reclutamiento, indicando que el patrón o tendencia de reclutamiento para una especie en particular puede ser representado por: (1) independiente y distribuido idénticamente, cuyo reclutamiento constituye una variable aleatoria e independiente desde una distribución conocida, (2) densa dependencia, donde el reclutamiento es la resultante de la función asociada a la fracción del stock adulto, (3) tendencias, donde el reclutamiento sigue la

tendencia de largo plazo ya sea aumentando o disminuyendo, (4) autocorrelación, la cual puede ser positiva o negativa dependiendo de la similitud o diferencia respecto de la estimación del año anterior respectivamente, (5) cambios de régimen, corresponde a la identificación de uno o más años de reclutamientos diferentes a los años previos y posteriores, y con indicación de cambios abruptos, diferenciándose del reclutamiento autocorrelacionado cuyos cambios son graduales, (6) esporádicos, donde las poblaciones son dependientes de clases anuales o pulsos que pueden ser exitosos o catastróficos con fallas importantes en el reclutamiento.

Las tendencias mencionadas pueden representar de manera combinada el reclutamiento de algunas especies tal como se encontró en el estudio de Vertpre et al. (2013), donde se exhibió una combinación alternante entre cambios de régimen y densodependencia. A pesar de la evidencia, el estado del arte en la estimación del reclutamiento en modelos integrados considera e implementa como generalidad el patrón aleatorio (Maunder & Thorson, 2019). Sin embargo, existe poca discusión y análisis enfocado en la adecuada especificación del tipo de tendencia temporal del reclutamiento en poblaciones explotadas. A saber, los cambios de régimen de productividad son considerados como variaciones abruptas y persistentes de abundancia por períodos de tiempo definidos, que generan cambios en la dinámica de las poblaciones y en consecuencia en el manejo de los recursos (Jiao et al., 2009). Si bien, existen aplicaciones enfocadas a incorporar los cambios de régimen de los stocks en la modelación y manejo, se

manifiesta en realidad una carencia en la adecuada especificación de la dinámica del reclutamiento en poblaciones explotadas. Esta tesis plantea la necesidad de abordar la dinámica temporal del reclutamiento basado en cambios de régimen del reclutamiento y evaluar los efectos en el contexto monoespecífico.

En particular, la modelación de la dinámica poblacional de peces pelágicos pequeños es compleja debido a la alta variabilidad del reclutamiento, así como a su longevidad baja, madurez temprana y crecimiento variable (Crone et al., 2019). Lo anterior, debería conducir a un manejo del stock que establezca Puntos Biológicos de Referencia (PBR) de naturaleza dinámica y que represente los cambios de abundancia de los stocks en el largo plazo generados por cambios de régimen (Maunder & Piner, 2024). En efecto, la especificación del reclutamiento variable a través del tiempo en los modelos de evaluación de stocks puede generar cambios en los PBR y consecuentemente condicionar las Reglas de Control de Captura (RCC), las cuales son normas que determinan el nivel de captura permitida según el estado de un stock. Cada régimen debería contar con un PBR específico, o bien contar una métrica dinámica que rastree correctamente la productividad del stock, como es el caso de la biomasa virginal dinámica ( $B_0$  dinámica) (Mohn & Chouinard, 2004; Wayte, 2013; Perälä & Kuparinen, 2015, O’Leary et al., 2020, Bessell-Browne et al. 2024). En consecuencia, la tendencia o régimen de reclutamiento especificado en el modelo tendrá impacto directo en el índice de reducción de la biomasa del stock. Klaer et al. (2015) definen que un cambio de productividad corresponde a un cambio en el tiempo en las

características biológicas de un stock de peces que conduce a un cambio en los PBR basados en el Rendimiento Máximo Sostenido (RMS), concepto que corresponde a la captura promedio más alta que puede obtenerse de manera continua de una población de especies explotadas bajo condiciones ambientales promedio y sin afectar su capacidad reproductiva. Por lo tanto, el PBR basado en cambios de régimen es adecuado cuando se presentan transiciones en las series de abundancia. Berger (2019) comparó el desempeño de los PBR basados en el agotamiento estático ( $B_0$ ) y dinámico ( $B_0$  dinámico) mediante distintas especificaciones de reclutamiento usando simulaciones. Los resultados indicaron que la especificación de cambios de régimen en el reclutamiento genera diferencias en  $B_0$  y  $B_0$  dinámico, lo que no ocurrió cuando el reclutamiento consideró una combinación de ruido blanco y autocorrelación. También, Wayte (2013) indica que la aplicación de una RCC que utilizan PBR que no consideran el efecto del cambio de régimen de productividad modulado por el ambiente en el *Jackass morwong* (*Nemadactylus macropterus*), puede conducir a recomendaciones de captura insostenibles e indicadores poblacionales sesgados. Estos estudios resaltan la importancia de monitorear el régimen productivo de los stocks, con el objeto de hacer coincidir la captura con la producción, resguardando cualquier cambio en el régimen (Vert-pre et al., 2013; Maunder & Thorson, 2019). Finalmente, la evaluación de RCC mediante Evaluación de Estrategias de Manejo (EEM) que representa a un método que permite comparar el desempeño de distintas estrategias de manejo para lograr

objetivos, deberían considerar los regímenes de reclutamiento, ya que estos constituyen una de las principales fuentes de incertidumbre en la dinámica poblacional futura. No considerar estos aspectos repercute en pronósticos sesgados y excesivamente informativos (baja desviación en las estimaciones) (Johnson et al., 2016). En consecuencia y considerando los antecedentes expuestos, cuando existe evidencia de cambios de producción en el reclutamiento y no son considerados en la evaluación de stock, tanto el diagnóstico como la acción de manejo pueden contener sesgo. En efecto, durante los últimos 30 años la anchoveta de Chile centro sur ha presentado cambios de productividad en el reclutamiento, aspecto que no ha sido del todo abordado en la determinación del diagnóstico y cuotas de captura. En ese ámbito, esta tesis aborda la dinámica de los regímenes de reclutamiento y evalúa por medio de EEM cómo conducir el manejo pesquero frente a la variabilidad del reclutamiento desde la perspectiva de la sustentabilidad del stock y el rendimiento de pesca.

### **Manejo pesquero de la anchoveta de Chile centro sur**

La pesquería pelágica de *E. ringens* de la zona centro-sur de Chile es una de las más importantes del país. El desembarque obtenido desde la flota artesanal e industrial presenta un promedio histórico de 240 mil ton (Sernapesca, 2022). Se destaca que desde el año 2010 al 2015 el desembarque se situó en 90 mil ton promedio, aspecto que se asoció con bajos niveles de abundancia que llevaron

al stock hacia la condición de agotamiento. La pesquería de anchoveta ha sido manejada históricamente de manera monoespecífica y el objetivo de manejo establece un nivel de biomasa desovante equivalente al 55% de  $B_0$  (biomasa virginal) que se refiere a la biomasa que existiría sin explotación pesquera. La estrategia de explotación es constante y la Mortalidad por Pesca (F) objetivo se define como aquella que permite un resguardo de 60% de la Biomasa Desovante Por Recluta ( $F_{60\%BDPR}$ ) (Payá et al., 2014; Zúñiga et al., 2021; Feltrim & Zenteno, 2024).

La determinación del diagnóstico y la Captura Biológicamente Aceptable (CBA) de la anchoveta en Chile centro sur se basan en el RMS, utilizando un modelo de evaluación de stock estructurado por edad desde 1990, ajustado por máxima verosimilitud. Este modelo contempla datos biológicos, pesqueros e índices de abundancia (Feltrim & Zenteno, 2024). El estado de condición o diagnóstico del stock se revisa tres veces durante el ciclo de manejo. La primera revisión implementa el modelo de evaluación de stock en el año  $t$  y tiene como objetivo obtener la recomendación de CBA para el año  $t+1$ . La segunda revisión de CBA se realiza considerando la incorporación de la información del crucero acústico de reclutamiento desarrollado durante el verano (Saavedra et al., 2021) y la tercera revisión de la CBA incorpora la información del crucero de otoño que consolida la biomasa del crucero de verano (Saavedra et al., 2021). Este ciclo de manejo considera que no existen cambios ni tendencias en el reclutamiento que pudiesen afectar el PBR y la CBA basado en el RMS. Efectivamente, en la

primera revisión de CBA donde se requiere proyectar el stock se asumen niveles de reclutamiento para el año  $t+1$  sobre la base de promedios históricos, procedimiento que genera alta incertidumbre en la proyección. Además, los análisis prospectivos para determinar el efecto de la medida de manejo basada en el RMS se realizan mediante reclutamiento aleatorio, desestimando tendencias alternativas de la productividad de anchoveta. Por otro lado, la biomasa virginal  $B_0$  que conduce a la biomasa desovante en el RMS ( $BD_{RMS}$ ) podría ser distinta al nivel estático cuando se asume que existen cambios de productividad en el reclutamiento (Mohn & Chouinard, 2004, 2007; Heino et al., 2013; Dickey-Collas et al., 2015; Zhang et al., 2020). Es decir,  $B_0$  debería tener dinamismo y ceñirse al nivel de productividad del stock. En efecto, el procedimiento de manejo actual de anchoveta centro-sur define niveles de RMS que podrían no corresponder al nivel de producción real del stock. Como ejemplo de lo anterior se puede indicar que durante el período de bajos niveles de abundancia entre los años 2008 y 2015, cuando el stock se encontraba en agotamiento, el nivel de  $B_0$  fue el mismo que cuando la productividad aumentó entre los años 2015 y 2020. Esta inconsistencia, generó que el stock no logró llegar al nivel de biomasa objetivo en el RMS, dado que el PBR estuvo alineado a una mayor productividad, incluso aplicando políticas de explotación en torno al RMS. Esta determinación incorrecta del diagnóstico es crítica para el manejo. Por lo tanto, en esta tesis se busca evaluar esta inconsistencia con el objetivo de especificar adecuadamente el PBR en sintonía con el régimen productivo que

atraviesa el stock de anchoveta en la zona centro-sur de Chile (King et al., 2006; Koster et al., 2009).

### **Estrategias de explotación monoespecíficas y dinámica temporal del reclutamiento en el contexto ecosistémico**

El manejo pesquero y su relación con el ecosistema tiene sus orígenes en la declaración de la Convención de las Naciones Unidas sobre el Derecho del Mar sobre la utilización de los recursos vivos. En principio, la declaración se refiere a que el RMS debe calificarse considerando las interrelaciones entre especies y el ambiente (Naciones Unidas, 1984). Asimismo, el Código de Conducta para la Pesca Responsable de la Organización para la Pesca y la Acuicultura de las Naciones Unidas (FAO), determina normas y directrices voluntarias para ejercer la actividad pesquera con el debido resguardo al ecosistema y biodiversidad (FAO, 1995). No obstante, dicho criterio de voluntariedad prevalece hasta el día de hoy, ya que los sistemas de manejo pesquero no contemplan normativas y seguimiento explícitos de protección del ecosistema (Pitcher et al., 2009). Recientemente, Cheung et al. (2025) indican que aún persisten debilidades en el manejo pesquero y el estado de la pesca en el mundo no ha mejorado. Entre los efectos de la pesca sobre los ecosistemas se cuentan alteraciones debido a la selectividad de los artes de pesca que causan remoción de especies no objetivo (pesca incidental) y artes destructivos que alteran el hábitat (Escobar, 2001). En

este contexto, la pesca se considera un predador y su impacto ecológico es complejo en el ecosistema, pudiendo disminuir el nivel trófico de la captura y alterar las relaciones predador-presa y toda la estructura de las tramas tróficas que sustentan las especies objetivo de la pesca (Sanders, 1998; Hilborn et al., 2017).

A raíz de lo anterior, se ha propuesto la aplicación del Enfoque Ecosistémico para pesquerías (EEP) como forma de alcanzar la sustentabilidad pesquera. El EEP tiene como objetivo incorporar todos los aspectos del ecosistema, vale decir, las interacciones sociales, económicas y humanas, y otorgar directrices para un manejo pesquero responsable (Link 2010; Dickey-Collas et al. 2022). La importancia del EEP radica en reconocer la dependencia entre los elementos insertos en el ecosistema (FAO, 1995), destacando el factor humano que se asocia con la pesca y los factores socioeconómicos (Benson & Stephenson, 2018). Sin embargo, y pese que ha habido propuestas y guías para implementar el EEP, el principal problema para su aplicación radica en lograr el nexo entre los aspectos teóricos y su implementación real (Lester et al., 2010). El sistema de administración pesquero dominante se basa en enfoques monoespecíficos. No obstante, diversos autores han manifestado sus limitaciones (Beddington et al., 2007; Gibbs & Thébaud, 2012), dentro de las cuales está que su naturaleza no considera las interrelaciones del ecosistema. En ese ámbito, en el manejo pesquero de especies de bajo nivel trófico ha primado la mirada monoespecífica

en desmedro de la comunitaria o ecológica que debería considerar explícitamente la importancia de este tipo de especies en el ecosistema.

En los ecosistemas marinos, las especies de nivel trófico bajo - también llamadas "forrajeras" - están representadas generalmente por poblaciones que basan su dieta sobre el plancton, presentan grandes abundancias y tienden a formar cardúmenes densos como es el caso de anchovetas, sardinas, arenques, y caballas, entre otras (Smith et al., 2011). Dentro de las particularidades biológicas de estas especies destacan su rápido crecimiento individual, su alta mortalidad y fecundidad, y su corto ciclo de vida. Estas particularidades son propias de peces pelágicos pequeños que están inmersos en ambientes altamente variables como son los sistemas de surgencia. Estas características permiten que estas especies respondan rápidamente a la variabilidad del océano (Alheit et al., 2012) lo que genera cambios drásticos en su abundancia y distribución (Lehodey et al., 2016). Por consiguiente, su abundancia poblacional crece o decae explosivamente dependiendo de las condiciones del ambiente, afectando los procesos biológicos sobre todo durante los primeros estados de vida, como por ejemplo el reclutamiento (Lluch-Cota, 2012; Chávez et al., 2003).

Los peces pelágicos pequeños generalmente se ubican en niveles tróficos bajos a intermedios desempeñando un papel importante en las tramas tróficas marinas. En efecto, estas especies son intermediarias entre los productores primarios y los predadores tope como mamíferos y aves (Cury et al., 2003). Por tal motivo, la

atención radica en que la producción de plancton es canalizada hacia los niveles tróficos superiores a través de un bajo número de especies. Esto se traduce en el concepto de sistemas dominados por un control "cintura de avispa" donde las especies en niveles intermedios de la trama trófica controlan simultáneamente a sus presas y depredadores, mientras que su dinámica es controlada principalmente por factores ambientales (Cury et al., 2000). Bajo ese contexto, el EEP no sólo es clave en detectar cambios de biomasa por efecto de la pesca y la condición biológica de un stock (como lo hacen los actuales modelos monoespecíficos), sino que también considerar a la especie pelágica como una pieza clave en el funcionamiento multiespecífico relacionado con la transferencia de energía, la provisión de alimento para depredadores de niveles tróficos superiores, y la estructura global de las tramas tróficas en las que participan.

En el ámbito del manejo pesquero de especies pelágicas pequeñas, la sostenibilidad tiene como objetivo obtener el nivel de biomasa en el RMS, dado cierto nivel de mortalidad por pesca alineado con este referente biológico. Sin embargo, este nivel de mortalidad por pesca es consecuente en el ambiente monoespecífico, pero quizá no en la dimensión comunitaria y ecológica. Además, cuando se aplican medidas de manejo sin considerar cambios en el régimen de reclutamiento, dicha medida podría generar riesgo de sustentabilidad en el stock (Berger, 2019; O'Leary et al., 2020; Bessell-Browne et al., 2024). Por consiguiente, dada la importancia de estas especies pelágicas en la trama trófica, es relevante evaluar el efecto de los niveles de captura basados en el RMS en el

contexto ecosistémico. En efecto, Neira et al. (2019) diseñaron bases científico-técnicas para implementar el enfoque ecosistémico en la pesquería de sardina austral (*Sprattus fueguensis*) de aguas interiores de la X Región de Los Lagos en Chile, determinando que la estrategia de explotación basada en  $F_{RMS}$  permite una explotación sostenible del recurso, y sólo doblando la mortalidad objetivo indicada, se generarían impactos negativos en la sustentabilidad de los predadores. Neira et al. (2022) probaron que el PBR asociado a la mortalidad por pesca en el RMS en la pesquería de anchoveta de Chile centro sur considera el enfoque ecosistémico permitiendo que la biomasa desovante se mantenga en torno al nivel objetivo con un bajo impacto negativo sobre sus depredadores. Sin embargo, dicha estrategia de explotación basada en el RMS considera que el reclutamiento es estimado de manera aleatoria e independiente y no incluye tendencias en el reclutamiento (e.g., cambios de régimen). Esta tesis aborda esta situación por medio de asumir cambios en el régimen de reclutamiento y explotación pesquera de anchoveta y su efecto sobre el ecosistema de Chile centro sur por medio la plataforma de modelación ecotrófica Ecosim with Ecopath (EwE). Este es un software que apoya la implementación del enfoque ecosistémico, ya que permite modelar el efecto de las interacciones tróficas de las especies además de la variabilidad ambiental sobre la dinámica de las especies recurso y la consecución de los objetivos de manejo (Plagányi, 2007; Fulton et al., 2014).

El objetivo de esta tesis es determinar la dinámica temporal del reclutamiento de anchoveta de Chile centro sur y evaluar su impacto en el manejo mono-específico y en el ecosistema, determinando en primer lugar, el patrón temporal, régimen o tendencia que representa la dinámica del reclutamiento de anchoveta, y también analizando las variables ambientales que puedan dar respuesta a la variabilidad del reclutamiento. Posteriormente, se evaluará el efecto de especificar tendencias y cambios de régimen de reclutamiento en el manejo pesquero y proponer un indicador de reducción que sea compatible con los cambios de régimen de anchoveta. Finalmente, se determinará el impacto ecológico (en la anchoveta y especies dependientes) que generan estrategias de explotación mono-específicas y especificaciones alternativas de reclutamiento en la dimensión ecosistémica mediante modelación ecotrófica.

## HIPÓTESIS DE TRABAJO

### Hipótesis 1

Si los cambios ambientales locales de la zona centro sur de Chile dominan la variabilidad en la escala interanual del reclutamiento de anchoveta, entonces dicha variabilidad puede establecer regímenes de productividad gatillados por factores ambientales propios del sistema de surgencia en el que habita la especie. En ese contexto, la hipótesis de la ventana ambiental óptima supone condiciones limitantes a la izquierda y derecha del máximo reclutamiento, asociados a un desplazamiento producto del impacto del viento, ya sea hacia condiciones extremas (bajo viento y viento excesivo durante la fase desove-pre-recluta) o condiciones óptimas (vientos intermedios). En efecto, la sobrevivencia de estados tempranos de anchoveta se ve afectada por el transporte y advección según lo determinado por Vásquez et al. (2014), lo cual apoyaría potenciales asociaciones tipo domo entre reclutamiento y el viento en la zona de estudio y que han sido descritas para la anchoveta de la zona norte de Chile (Yáñez et al., 2003; Reyes, 2012). En consecuencia, se plantea la siguiente pregunta: ¿Cuál(es) sería(n) el/los factor(es) ambiental(es) que gatillan las tendencias y cambios de régimen de reclutamiento?

### Hipótesis de trabajo 1:

La variabilidad de largo plazo del reclutamiento de anchoveta (*Engraulis ringens*) de Chile centro sur se explica por el impacto del ambiente.

Predicción 1 hipótesis de trabajo 1:

La variabilidad de largo plazo del reclutamiento de anchoveta está dominada por el estrés del viento mediante asociaciones tipo domo como la ventana ambiental óptima.

Predicción 2 hipótesis de trabajo 1:

La dinámica temporal de largo plazo del reclutamiento de anchoveta exhibe cambios de régimen de productividad.

## Hipótesis 2

Se reconoce la existencia de tendencias o patrones alternativos para especificar la dinámica temporal del reclutamiento en especies explotadas, entre ellos, destacan los regímenes de productividad que serían determinados principalmente por factores ambientales (e.g., viento). Cuando el manejo pesquero no especifica regímenes de productividad de reclutamiento de anchoveta, se puede generar una determinación incorrecta del diagnóstico, ya que el objetivo de manejo basado en el RMS puede sobreestimar o subestimar el estatus. Por consiguiente, se plantea la siguiente pregunta: ¿Cómo el manejo pesquero debería abordar y considerar los cambios en el régimen de reclutamiento?

### Hipótesis de trabajo 2:

Los cambios de productividad del reclutamiento de anchoveta son mejor representados cuando el manejo pesquero especifica la dinámica de cambios de régimen.

### Predicción hipótesis de trabajo 2:

Si el reclutamiento temporal de anchoveta muestra cambios de régimen, entonces existen niveles de rendimiento máximo sostenido específicos para cada régimen.

### **Hipótesis 3**

Cuando la dinámica del reclutamiento es representada por cambios de régimen, las acciones de manejo se acoplan a la productividad y dicha condición tendría menos efecto sobre el ecosistema, dado que la explotación pesquera está vinculada al actual nivel de abundancia. Por lo tanto, al evaluar estrategias de explotación en la dimensión ecosistémica, se tiene como propósito determinar si la explotación sobre anchoveta es sustentable y permite resguardar biomasa para sus depredadores. En consecuencia, se plantea la siguiente pregunta: ¿Cuál es el impacto de la explotación pesquera y los cambios de régimen de reclutamiento de anchoveta sobre sus depredadores en el contexto ecosistémico?

Hipótesis de trabajo 3:

Cuando se evalúa en el contexto ecosistémico la estrategia de explotación monoespecífica basada en regímenes, se genera menor impacto en la anchoveta y en especies dependientes

Predicción hipótesis de trabajo 3:

La remoción de anchoveta en el RMS bajo cambios de régimen de reclutamiento favorables en el reclutamiento de largo plazo tiene impacto positivo en los predadores (disminución de biomasa menores a 25% respecto de la biomasa virginal), mientras que bajo cambios de régimen desfavorables impacta

negativamente los predadores (disminución de biomasa en más 25% respecto de la biomasa virginal).

## **OBJETIVOS**

### **Objetivo General:**

Determinar la dinámica temporal del reclutamiento en anchoveta (*Engraulis ringens*) de Chile centro sur y evaluar su impacto en el manejo monoespecífico y ecosistémico.

### **Objetivos Específicos:**

1. Determinar el/los régimen(es) de reclutamiento temporal(es) de anchoveta y su asociación con variables ambientales en la zona centro sur de Chile.
2. Evaluar el efecto de regímenes de reclutamiento temporal en el sistema de manejo monoespecífico de anchoveta de la zona centro sur de Chile.
3. Determinar el impacto ecológico que generan estrategias de explotación monoespecíficas y regímenes de reclutamiento de anchoveta en la zona centro sur de Chile.

El capítulo 1 aborda el objetivo específico 1 por medio del artículo “Effect of wind variability on the recruitment of anchovy *Engraulis ringens* in the southern Humboldt upwelling ecosystem”. El objetivo 2 se aborda el capítulo 2 “The performance of harvest control rules based on static and dynamic biological reference points under recruitment regime shifts: The case of anchovy in the

southern Humboldt ecosystem”. El objetivo 3 se aborda en el capítulo 3 bajo el estudio “Análisis de los impactos de la pesca y los cambios de régimen de reclutamiento de anchoveta en la trama trófica de Chile central”.

## CAPÍTULO 1

### **Effect of wind variability on the recruitment of anchovy *Engraulis ringens* in the southern Humboldt upwelling ecosystem**

#### **Abstract:**

Recruitment is a critical process in the dynamics of fish populations since it represents the abundance of new fish that enter a population each year. In Ekman-type upwelling ecosystems, wind is a critical factor for small pelagic fish recruitment as it controls food availability and physical constraints such as turbulence and offshore advection. In this study, we evaluate the effect of wind, chlorophyll-a, and spawning biomass as independent variables on anchovy recruitment. Using generalized additive models (GAMs), we tested i) the significance of each factor, ii) the shape of the relationship between recruitment and predictors variables, iii) recruitment regimes in the series, and iv) whether extended windy events are associated with low recruitment levels potentially related to offshore transport of early life stages. The study period spanned from 1990 to 2021, focusing on the austral spring in south-central Chile (35-40°S) when both upwelling and anchovy spawning are maximized. GAMs revealed a parabolic relationship between the velocity of upwelling-favorable winds and anchovy recruitment. maximized recruitment occurred at wind speeds around 6 m·s<sup>-1</sup> but decreased with winds above 7 m·s<sup>-1</sup> and below 5 m·s<sup>-1</sup>, and during periods of

extended windy events (i.e., those lasting more than 15 days). Chlorophyll-a showed no significance on anchovy recruitment, suggesting that phytoplankton were not a critical factor for anchovy early survival. We also found that anchovy recruitment regimes were associated with specific wind intensities. We discussed the pertinence of incorporating a recruitment index based on wind in the fishery management of the anchovy.

## **1.1 Introduction**

Understanding fish population dynamics and biological processes such as growth, mortality, and recruitment is critical for the sustainable management of fish stocks (Cadrin et al., 2019). Recruitment is a process by which juveniles are incorporated into the adult population after overcoming complex ecological processes during their early life stages (Bakun, 1989; Zhang et al., 2017). Recruitment success depends on the density-dependent effect associated with the parental stock (Hilborn & Walters, 1992; Walters & Martell, 2004) and on both biotic (e.g., availability of prey and predators) and abiotic (e.g., temperature, salinity, turbulence, advection) factors (Hjort, 1914; Houde, 2008). Stochastic processes derived from the environmental variability significantly influence the recruitment of small pelagic fish. Therefore, the abundance of fish stocks depends on the spawning biomass/abundance and the external forcing associated with environmental variability (Cury et al., 2014; Szuwalski et al., 2015; Vert-Pre et al.,

2017). Spatio-temporal variability in wind stress is the main factor that modulates coastal upwelling in eastern boundary upwelling systems (Fréon et al., 2009). Upwelling generates high biological productivity due to nutrient enrichment of the surface layers, which stimulates primary and secondary productivity. This increased productivity has allowed the development of large-scale fisheries targeting pelagic fish in eastern boundary upwelling ecosystems (Chávez et al., 2003; Chávez & Messie, 2009; Salas et al., 2011). However, under extreme wind intensities, the strengthening of the Ekman transport may trigger advection farther offshore, transporting the early stages of pelagic fish and other organisms away from appropriate nursery grounds (Soto-Mendoza et al., 2012; Parada et al., 2012; Vásquez et al., 2014). Thus, wind may represent a critical environmental factor for the recruitment success of small pelagic fish that inhabit upwelling systems.

Cury & Roy (1989) and Roy et al. (1992) proposed the optimal environmental window hypothesis, suggesting that the relationship between small pelagic fish recruitment and upwelling-favorable wind intensity has a dome shape in Ekman-type upwelling systems. In this case, recruitment would be maximized with moderate wind stress that controls advection losses and feeding success. Sydeman et al. (2014) demonstrated a sustained increase in wind intensity due to climate change in both the Humboldt and California upwelling systems. Wind

patterns can generate perturbations in upwelling dynamics and may amplify advection processes that decrease the recruitment of pelagic fish (Wilson & Laman, 2021; Schilling et al., 2022; Goldberg et al., 2022).

The coastal area of south-central Chile is located at the southern margin of the Humboldt Current System; the wind regime has a seasonal cycle produced by the dynamics of the Pacific Anticyclone (PA) (Montecino et al., 2006). The PA is a high-pressure atmospheric system in the southeastern Pacific Ocean. During the austral winter, the PA is farther north and nearer the coast, producing less influence on wind intensity in the coastal area. However, the PA shifts towards the pole and the west during austral spring and summer, intensifying winds towards the equator and favoring coastal upwelling (Soto-Mardones et al., 2004). Nevertheless, in the last decade this cycle has changed due to shifts in PA migrations (Schneider et al., 2017; Weidberg et al., 2020) that have generated events of wind intensification and upwelling anomalies (Belmadani et al., 2014).

Anchovy (*Engraulis ringens*, Jenyns 1842) is a small pelagic fish that plays a key role in the trophic web of the Humboldt Current ecosystem (Cury et al., 2000). This species is located at an intermediate trophic level, and because of its high abundance, it channels an important fraction of primary and secondary productivity toward its predators, such as piscivore fish, mammals, and birds (Neira & Arancibia, 2004). In Chile, anchovy inhabits the coastal zone in a wide

meridional range from the extreme north of the country to northern Patagonia (Cubillos & Arcos, 2002; Cubillos et al., 2007). The anchovy life cycle in south-central Chile (32-42°S) is associated with areas of high biological productivity generated by seasonal upwelling, which extends from September to March (Arcos & Navarro, 1986; Arcos et al., 1987; Daneri et al., 2000). Anchovy is a species of rapid growth that matures in its first year (Cubillos et al., 2001). Spawning is maximized between August and October and may extend into summer (Claramunt et al., 2014). Recruitment in this species occurs from October to March (Cubillos & Arcos, 2002) and is highly variable because of the environmental conditions of the Humboldt system (Yáñez et al., 1992; Arcos et al., 1996; Arcos et al., 2004; Cubillos & Arcos, 2002; Gómez et al., 2012; Parada et al., 2013; Arteaga et al., 2014; Zunguza et al., 2022). Additionally, this species sustains an important fishery through both artisanal and industrial fleets, averaging annual landing volumes around 250 thousand tons (Zúñiga et al., 2021)

Previous studies emphasize the impact of environmental variability on the early life stages of anchovy, indicating that their survival rate is negatively correlated with spawning-advection processes (Castro et al., 2000; Soto-Mendoza et al., 2012; Parada et al., 2013). This suggests that advection losses are critical to recruitment success in anchovy. Vásquez et al. (2014) suggested that coastal retention is higher during El Niño conditions because of the decrease in wind

stress along the coast and the associated offshore transport. In contrast, wind along the coast intensifies during La Niña conditions increasing offshore transport and negatively impacting the retention of larvae in the coastal zone. In addition, the south-central Chile upwelling exhibits strong interannual variability forced by El Niño Southern Oscillation (ENSO) and atmospheric teleconnection patterns that modulate the timing of the upwelling season (Montecinos & Gómez, 2010). Thus, the physical and atmospheric forcing factors associated with upwelling dynamics may be important in explaining anchovy recruitment variability in south-central Chile.

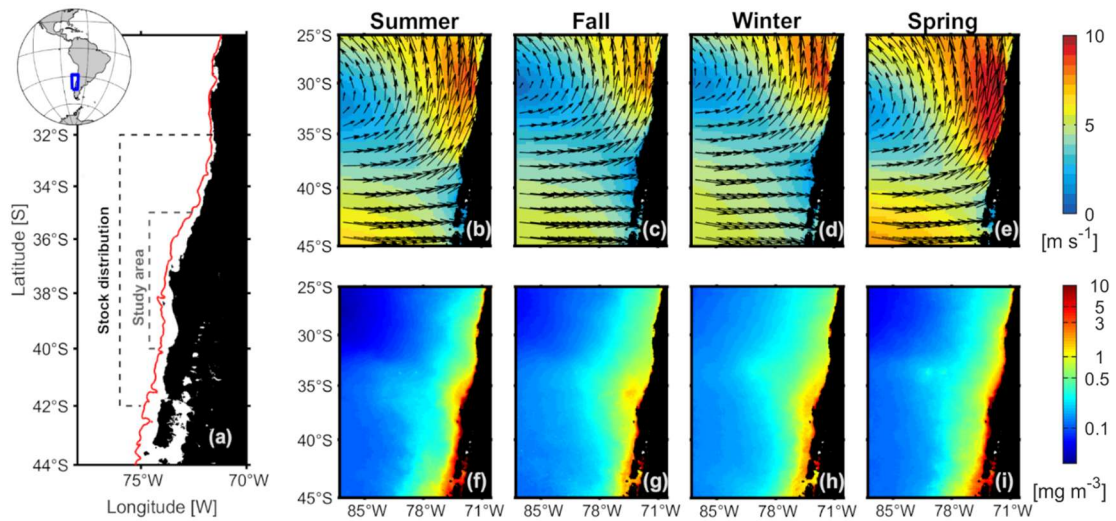
In this study, we modeled anchovy recruitment using generalized additive models (GAM) considering wind, chlorophyll-a, and spawning biomass as independent variables. A GAM is a non-parametric regression method that considers non-linear relationships by smoothing (Wood, 2006). We tested i) the significance of each factor, ii) the shape of the relationship between recruitment and the predictor variables (wind, chlorophyll-a, and spawning biomass; iii) recruitment regimes in the series, and iv) whether extended windy events are associated with low recruitment levels due to offshore transport of early life stages. We analyzed potential non-linear responses of anchovy recruitment and inter-annual wind variability, using remote sensing data to test the hypothesis that wind variation affects early life stages due to its modulation of transport and offshore advection,

especially in periods with extended windy events. Additionally, we incorporated chlorophyll-a as a predictor variable to test whether phytoplankton is a critical factor for anchovy's early survival. We also analyzed the temporal correspondence of recruitment regimes and wind, identifying the factors that explain different anchovy recruitment regimes.

## **1.2 Materials and methods**

### **1.2.1 Study area**

The anchovy of south-central Chile is distributed from 32°S to 42°S (Fig. 1a). The study area extended from 35° - 40°, since field information from the daily egg production method indicates that the recurrent abundance of anchovy eggs and larvae is located between the localities of Punta Nugurne (35°S) and Corral (40°S) (Grendi & Reyes, 2021). Acoustic cruises designed to estimate anchovy abundance indicate that recruitment is mostly from Isla Mocha (37°S) to 35°S, with recruits aged less than six months mainly distributed in protected areas such as bays and gulfs (Saavedra et al., 2021). Accordingly, the environmental variables were extracted and analyzed for the 35° - 40°S area. The selected area includes zones where anchovy spawning and recruitment occur, then focusing on the life stages that are more vulnerable to physical factors (Fig. 1.1a).



**Figure 1.1** a) Study area and spatial distribution of the anchovy stock in the south-central zone of Chile. The red line indicates the 500 m depth isobath (continental shelf boundary). b-e) Climatology of wind speed (in colors,  $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ ) and direction (vectors) from ERA5 reanalysis (1979-2021). f-i) Climatology of satellite-derived chlorophyll-a (in colors,  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) from Copernicus (1997 to 2021). For both climatologies: summer (January to March), autumn (April to June), winter (July to September), and spring (October to December).

### 1.2.2 Environmental data

We utilized hourly mean fields of alongshore (V10) and cross-shore (U10) winds at 10 m above the surface from the ERA5 re-analysis dataset spanning the period 1979 to 2021. This reanalysis, conducted by the European Centre for Medium-Range Weather Forecast (ECMWF), employs a global-scale regular grid with a

0.25° × 0.25° horizontal resolution (Hersbach et al., 2020). ERA5 was selected due to its demonstrated satisfactory performance in capturing surface wind velocity and variability along the coast of South America, the specific focus of our study (Aguirre et al., 2021). Data was retrieved from the Copernicus Climate Data Store (<https://cds.climate.copernicus.eu/>). Hourly wind component values were averaged to derive daily fields. Additionally, daily chlorophyll-a satellite fields with a 4 x 4 km resolution were employed as a proxy for the variability in primary productivity during the period 1997 to 2021. This satellite data was sourced from the Copernicus Global Ocean Colour (Copernicus-GlobColour) product (<https://data.marine.copernicus.eu/>).

### **1.2.3 Data processing and environmental predictors**

The ERA5 data were utilized to characterize coastal wind variability over the last three decades. Initially, we calculated the daily averages of U10 and V10 from 21 points (spanning from 35°S to 40°S, horizontal resolution = 0.25°), situated approximately ~150 km (3 grid points) from the coastline along central-southern Chile. This process enabled the derivation of mean daily time series for alongshore winds ( $W_a = \text{wind\_v2}$ ), cross-shore winds ( $W_c = \text{wind\_u4}$ ), and total wind velocity ( $W_S = \text{wind\_w3}$ ). By convention, in the Southern Hemisphere alongshore winds are defined to have positive values when they move equatorward while cross-shore winds are defined to have a positive value when they move eastward. Building on the findings of Cubillos et al. (2009), we assume

that significant anchovy mortality takes place during the Austral spring, coinciding with the high concentrations of early life stages in the coastal ocean. These concentrations result from spawning activities initiated in winter and extending into spring. Hence, we calculated the averages of  $W_a$ ,  $W_c$ , and  $W_S$  from the daily time series, using records corresponding to the Austral spring months of October, November, and December. These averages served as environmental predictors for anchovy recruitment in subsequent interannual statistical analyses.

Additionally, we created three additional spring indicators for assessing their predictive value in anchovy recruitment: i) the count of windy days, ii) the count of extended windy events, and iii) the average duration of extended windy events. In this context, we prioritized  $W_a$ , as it regulates both upwelling dynamics and offshore transport, as outlined by Sobarzo et al. (2007). We designated a day as windy if its  $W_a$  value surpassed the threshold determined by the 90th percentile calculated from all historical spring  $W_a$  records. An extended windy event was defined as a sequence of consecutive windy days. Subsequently, we computed the average duration of these events for each spring in the period 1990-2021. Additionally, we generated springtime series for chlorophyll-a, covering 1997-2021, by averaging the values recorded over the continental platform. For this study, the continental platform is specifically defined as satellite pixels located at bottom depths less than 500 m within the geographic range from 35°S to 40°S. Chlorophyll-a data for the years 1990-1996 were incorporated through a random imputation process using the mice package in R (van Buuren, 2018). To further

characterize the seasonality of wind activity and chlorophyll-a, we calculated mean fields for summer (January-March), autumn (April-June), winter (July-September), and spring (October-December).

#### **1.2.4 Recruitment and spawning biomass data**

The recruitment data came from an age-structured stock assessment model used currently for the management of the anchovy fishery in central Chile (Zúñiga, 2021). The recruitment and the predictors associated with the wind had an annual time scale from 1990 to 2020 (N=31). The abundance of recruits estimated by the model are the zero-year-old age group, e.g., those with a total length of less than 12 cm. The relationship between the environment and anchovy recruitment considered the density-dependent dynamics by incorporating the spawning biomass from the stock assessment model. The integrated stock assessment model includes indicators of acoustic abundance and fishery information, combining all the biological and fishing stock information and making recruitment estimation representative of changes in abundance. Annual recruitment corresponds to individuals of age 0 through the following expression:

$$N_{t,0} = R \times \exp(\eta)_t \quad (1)$$

where R is the mean recruitment and  $\eta$  is the annual deviation in the logarithmic scale. Therefore, it is assumed that  $\eta_t \in N[0, \sigma_R^2]$ , where  $\sigma_R$  is the coefficient of variation of the recruitment, established as 0.6 (Zúñiga, 2021). This high value represents the uncertainty and dependence of the variable on external factors that

are not considered in the integrated stock assessment model. The spawning biomass estimation includes a vector of fish maturity and weight per age and the assumption of the annual seasonal fraction from when spawning begins in August. In the stock assessment model, both spawning biomass and recruitment are estimated independently without considering a stock-recruit relationship. The recruitment and spawning biomass time series were analyzed to evaluate stationarity, stability in the expected values, homoscedasticity, and autocorrelation to avoid spurious correlations. To induce stationarity, the series were analyzed using the Box-Cox transformation (Kutner et al., 1996), with the BoxCox.ar package of *TSA* for R (Cryer & Chan, 2008).

#### **1.2.5 Association between environmental factors and anchovy recruitment**

Recruitment depends on several factors that act at different temporal and spatial scales. This study focused on the environmental conditions during the austral spring, after the spawning period, when the highest mortality occurs (Claramunt et al., 2014). Individuals under six months old are affected by the conditions of the coastal habitat where the wind plays an important role, promoting the transport and advection of early stages to areas unfavorable for growth and feeding. Anchovy recruitment was associated with a one-year lag of environmental factors, i.e., annual recruitment at year  $t$  ( $Rec_t$ ) was related to environmental variable  $V$  at time  $t-1$  ( $V_{t-1}$ ). The spawning biomass determines that the recruits of year  $t$  were associated with the spawning of year  $t-1$ .

Anchovy recruitment variability as a function of the environment was analyzed considering a non-linear relationship using Generalized Additive Models (GAM) between the response variable recruitment and the predictor variables (wind) from 1990 to 2020, spawning stock biomass, and chlorophyll-a (Cloa) from 1997-2020. To include density-dependent dynamics in the model, we incorporated the predictor variable spawning biomass to explore synergistic effects with the environmental variables. GAM is a flexible tool that allows evaluating temporal effects in the relationships between dependent and independent variables by smoothing (Wood, 2006). All GAM analyses were coded in R (version 4.1.2) using the *mgcv* package. The general form of the relationships is the following:

$$Rec_t = \alpha + s(c\_ssb_{t-1}) + s(c\_wind_{t-1}) + s(c\_clo_{t-1}) + \varepsilon \quad (2)$$

where  $Rec_t$  is the dependent variable recruitment at time t and the predictor variables of year t-1,  $\alpha$  and  $\varepsilon$  are the intercept and error of the model, respectively, s is the fit smoothing type used in the analyses (cubic spline) (bs=cs). The nodes (k) were not specified but established by default. The variable c represents the predictor variables, whose spawning biomass ( $c\_ssb_{t-1}$ ) was used for time t-1 since it represents the fraction that generates recruitment at time t. Factor  $c\_wind_{t-1}$ , associated with wind in all its variants, and chlorophyll-a ( $c\_clo_{t-1}$ ). The exploratory analysis of the recruitment time series showed a normal distribution (Shapiro-Wilk normality test;  $P > 0.05$ ). Therefore, we assumed a Gaussian linking function “*identity*” to construct the models. Model selection was based on the

degree of deviation explained, the Akaike information criterion (AIC) (Burnham & Anderson, 2002) and the error prediction criterion estimated by the parameter GCV. The best model is the one that explains the most variance with smaller AIC and GCV. We also considered the statistical significance of the covariates that explained recruitment ( $P < 0.05$ ).

One of the critical assumptions in regression models is that there is no autocorrelation among residuals, i.e., residual values should be independent. We examined this with the Durbin-Watson test, which detects residual autocorrelation in regression analysis. We also tested for autocorrelation graphically, using the function “*checkresiduals*” of the *forecast* package in R. We also compared the residuals to the estimated values to verify the normality assumption of the regression models used.

### **1.2.6 Relating environmental predictors to recruitment shifts in anchovy**

We first performed a test to detect recruitment regime shifts (Rodionov, 2004), which detects changes indicating new regimes using Student’s t-tests. We analyzed potential relationships between recruitment and environmental variables in periods of high and low productivity to detect the factors that may affect the shifts in anchovy productivity. Using the GAM predictors, we identified periods with positive and negative effects of the predictor variable (wind) on the response variable (recruitment). Later, we compared them to the magnitude and spatial pattern of the environmental predictor.

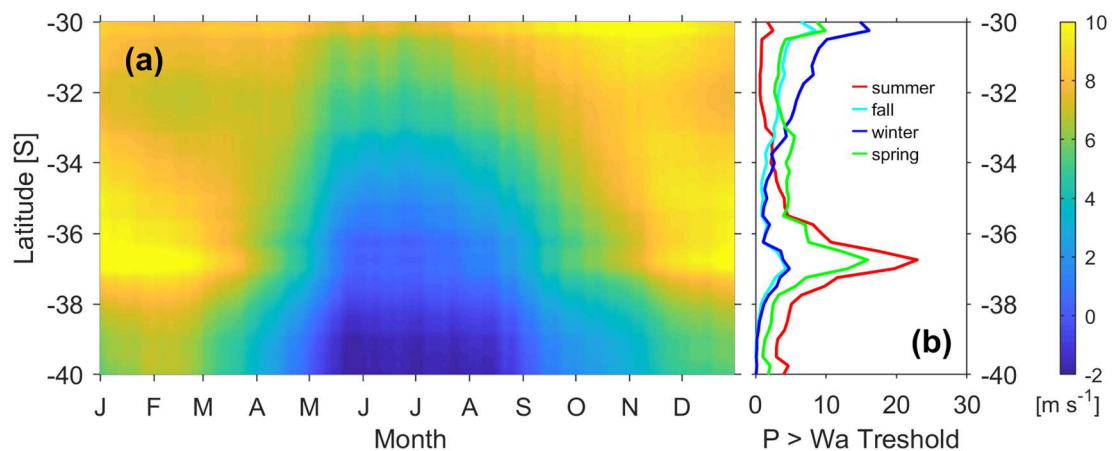
## 1.3 Results

### 1.3.1 Environmental predictors

The seasonal pattern of the wind at 10 m above sea level for south-central Chile from 25°S to 45°S, based on daily mean wind speed and direction, is shown in Fig. 1.1b-e. During fall and winter, weak SSW (South-Southwest) winds (mean  $<5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ ) predominate north of 35°S, while the westerly winds characteristic of mid-latitudes dominate farther south. During spring (when the maximum reproductive activity of the anchovy occurs) and summer, the winds reach their maximum intensities with a predominance of northward winds that exceed  $8 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ . The maximum spring winds at 37°S are associated with one of the largest capes in the study area, Punta Lavapié, which marks a rupture in the straight north-south line of the coast. South of 37°30'S, where the continental shelf is wider (Fig. 1.1a), the coastal wind is minimal during the whole year ( $<3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ ). This coincides with the main spawning area of the anchovy, suggesting greater coastal retention. Figures 1.1f-i show the seasonality of chlorophyll-a, which is closely related to the annual cycle of wind and solar radiation, as is characteristic of Ekman-type upwelling systems of mid-latitudes. Maximum levels of chlorophyll-a ( $>10 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) were observed in spring and summer in the first 20 nm from the coast, which coincides with anchovy's spawning season and nursery grounds.

In Figure 1.2a we show the seasonality of the alongshore winds ( $W_a$ ) as a function of latitude, showing the predominance of northward winds from November to

March (spring-summer) in the entire coastal area analyzed, with maximum speeds around 37°S. Northward winds weakened in autumn and winter (May to August), mainly south of 35°S, when weak southward wind predominates. The frequency of windy days (WD), defined as those that exceed the threshold of 15.2 m·s<sup>-1</sup> (90th percentile) as a function of latitude is shown in Figure 1.2b. These windy days were present 10% of the time during winter from 30° to 32°S, but decreased rapidly towards higher latitudes with a secondary maximum centered at 37°S. During spring, when the maximum reproductive activity of anchovy occurs, this value increased south of 33°S, in contrast to summer, when WD occurs less than 5% of the time from 30°S to 35°S. The WD increased notoriously during spring and summer south of 35°S, with a peak frequency of 23% at 37°S, increasing the probability of offshore advection.



**Figure 1.2.** a) Hovmöller diagram of the annual cycle of alongshore wind speed (m·s<sup>-1</sup>) in a meridional gradient in the neritic zone of Chile between 30° and 40°

south latitude from 1979 to 2021. b) Meridional and seasonal probability of exceeding the 90th percentile of alongshore wind (WD, windy days).

### **1.3.2 Non-linear relationships between recruitment and predictors variables using GAM**

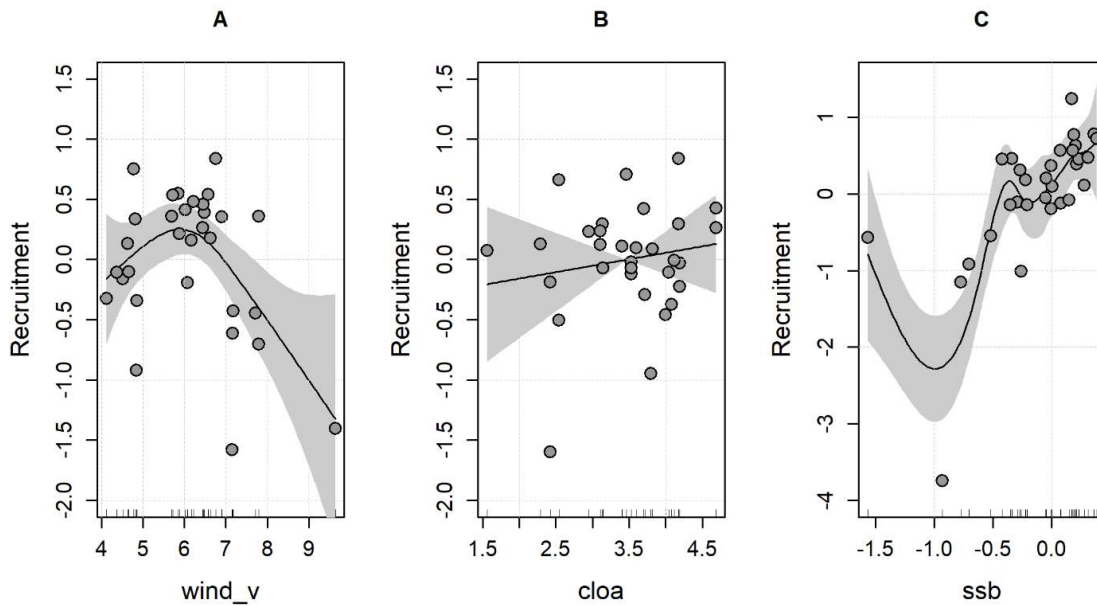
The association of anchovy recruitment with wind, spawning biomass and chlorophyll-a was analyzed in the area between 35° and 40°S, where reproduction and recruitment occur (Fig. 1.1a). In Table 1 we show, for all the models tested, the percentage of variance explained, the AIC, significance level of the parameters and the GCV value which is the generalized cross-validation of the GAM model, whose criterion allows comparing among predictors considering their degrees of freedom. We applied tests to examine the autocorrelation of the residuals and did not observe deviations from homogeneity and normality. The recruitment explained by the independent variables  $ssb_1$  (spawning biomass),  $wind\_v_2$  (alongshore),  $wind\_w_3$  (total wind),  $wind\_u_4$  (cross-shore),  $wind\_threshold_5$  (number of days over the  $\sim 15.2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  threshold) and  $windy\_events_6$  (number of events of 3 or more days over the  $\sim 15.2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  threshold) explained high percentage of total variance (Table 1.1). For the best model (M1),  $wind\_v_2$  and  $ssb_1$  were significant ( $P < 0.05$ ) and explained 78% of recruitment variability (Table 1.1). Model M4, which considered recruitment as a

function of  $\text{wind\_threshold}_5$  and  $\text{ssb}_1$ , explained 74% of the variance with both parameters significant. Model M1 was the best based on AIC (59.2) and CGV (0.4122). The model with  $\text{wind\_u}_4$  (cross-shore) and  $\text{ssb}_1$  (M3) showed an AIC of 61.2 and the highest explained variance (80%), but the  $\text{wind\_u}_4$  factor was not significant. Therefore, this functional relationship was rejected. The models with the predictors  $\text{wind\_w}_3 + \text{ssb}_1$  (M2) and  $\text{windy\_events}_6 + \text{ssb}_1$  (M5) had the highest values of AIC and GCV and the environmental parameters were not significant. The models that included wind, spawning biomass, and chlorophyll-a (M7-M11) explained about 70% of the variance (Table 1.1). The M7 model, which included the variables  $\text{wind\_v}_2$ , spawning biomass  $\text{ssb}_1$ , and chlorophyll-a  $\text{Cloa}_7$ , had the best performance of this group, with AIC=60.98, 77.2% of the variance explained and with significant parameters, except for chlorophyll-a (Table 1.1). The models with variables  $\text{wind\_threshold}_5$  (M8),  $\text{wind\_w}_3$  (M9),  $\text{wind\_u}_4$  (M10), and  $\text{windy\_events}_6$  (M11), explained a large percentage of the variance. However, predictors were not significant, except for the independent variable  $\text{ssb}_1$ . Model M10, with  $\text{wind\_u}_4$ , explained the highest percentage of variance, but with a high AIC value (Table 1.1). Finally, Model M6, which did not include wind, had the worst performance among models that included chlorophyll-a.

The effect of each predictor on the response of Model M7 showed that  $\text{wind\_v}_2$  had a parabolic effect, with maximized recruitment from 6 to 7  $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ . At the same time, lower and higher wind speeds resulted in lower recruitment (Fig. 1.3a). Chlorophyll-a showed a non-significant and slightly positive relationship (Fig.

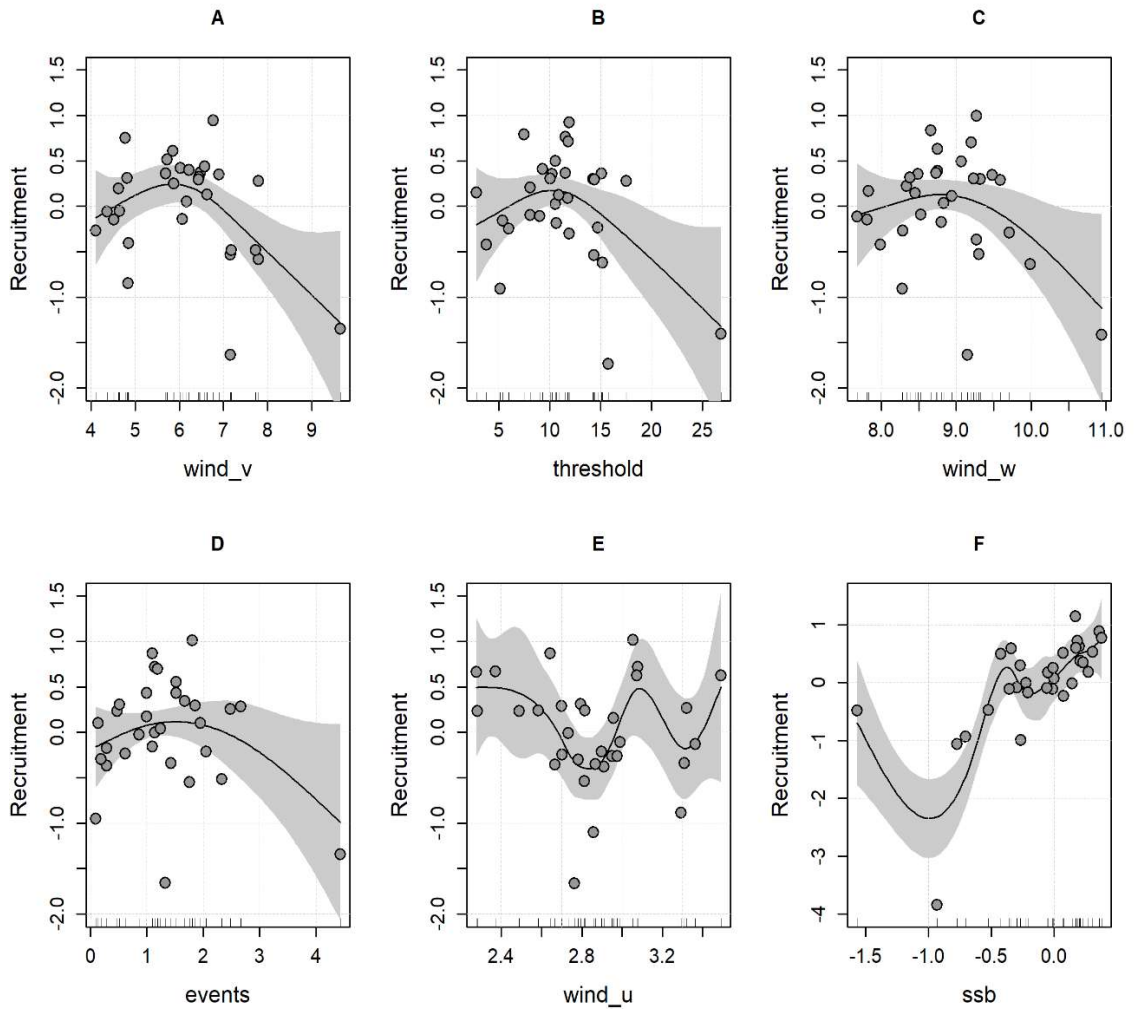
1.3b). Considering the low explanatory power of the predictor chlorophyll-a, we decided not to use model M7 to explain anchovy recruitment. There was a significance of variable  $ssb_1$ , which behaved as a stock-recruit relationship (Fig. 1.3c).

The model that best explained anchovy recruitment was the one that incorporated  $wind\_v_2$  and  $ssb_1$  (M1), with a dome effect of alongshore wind speed;  $wind\_v_2$  speed less than  $5\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  or greater than  $7\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  produced a decrease in recruitment (Fig. 1.4a). The relationship between recruitment and  $ssb_1$  was directly proportional, with an asymptotic behavior at high values of both variables (Fig. 1.4f). Model M4, which included predictors  $ssb_1$  and  $wind\_threshold_5$ , showed a parabolic function, which indicated maximized recruitment with 11 and 12 days of wind speed over



**Figure 1.3** Results of a Generalized Additive Model for anchovy recruitment in the south-central-zone of Chile. Partial residuals plot from GAM model (M7) considering three predictor variables: wind (wind\_v2;  $P < 0.05$ ) in  $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ , chlorophyll-a (Cloa7;  $P > 0.05$ ) in  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$  and transformed spawning stock biomass (ssb1;  $P < 0.05$ ). The shaded area shows the 95% confidence interval of the effect of each predictor on anchovy recruitment.

the  $15.2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  threshold. Windy events of greater than 15 days and less than 5 days generated decreases in recruitment (Fig. 1.4b). Although model M4 was significant, the values of AIC and GCV were greater than those of model M1.



**Figure 1.4.** Partial residuals plot from GAM considering two predictor variables in each model. The GAM with the best performance,  $M1 = \text{wind\_v}2 + \text{ssb}1$ , shows the adjusted variables for wind (A) and spawning stock biomass (F). The relationship between recruitment and environmental variables is shown from B to E. B)  $M4 = \text{wind\_threshold}5 + \text{ssb}1$  C)  $M2 = \text{wind\_w}3 + \text{ssb}1$  D)  $M5 = \text{windy\_events}6 + \text{ssb}1$  E)  $M3 = \text{wind\_u}4 + \text{ssb}1$ . The shaded area shows the 95% confidence interval of the effect of each predictor on anchovy recruitment.

**Table 1.1.** Results of Generalized Additive Models relating anchovy recruitment (dependent variable) to wind, spawning stock biomass, and chlorophyll-a (independent variables) in the central-south zone of Chile. The significance value of the predictors from p1 to p7, the cross-validated GCV value, explained deviance DEV, and the Akaike Information Criterion (AIC) are presented. Spawning stock biomass (ssb1), wind\_v2 (alongshore wind), wind\_w3 (total wind), wind\_u4 (cross-shore wind), wind\_threshold5 (number of days above the threshold of ~15.2 m/s), windy\_events6 (number of events with three or more days above the threshold of ~15.2 m/s), and Cloa7 correspond to chlorophyll-a.

p-value of the parameters: values < 0.05 are show in bold type											
N°	Models	Predictors							GCV	DEV	AIC
		p(1)	p(2)	p(3)	p(4)	p(5)	p(6)	p(7)			
Wind and spawning biomass											
M1	<i>Rec : ssb<sub>1</sub> + wind_v<sub>2</sub></i>	<b>2.3E-05</b>	<b>0.0156</b>	-	-	-	-	-	<b>0.41222</b>	<b>77.7</b>	<b>59.2</b>
M2	<i>Rec : ssb<sub>1</sub> + wind_w<sub>3</sub></i>	<b>2.7E-06</b>	-	0.0729	-	-	-	-	0.46869	72.3	63.9
M3	<i>Rec : ssb<sub>1</sub> + wind_u<sub>4</sub></i>	<b>4.5E-05</b>	-	-	0.0815	-	-	-	0.48077	80.0	61.2
M4	<i>Rec : ssb<sub>1</sub> + wind_threshold<sub>5</sub></i>	<b>1.7E-05</b>	-	-	-	<b>0.0300</b>	-	-	0.44204	74.2	62.0
M5	<i>Rec : ssb<sub>1</sub> + windy_events<sub>6</sub></i>	<b>2.2E-05</b>	-	-	-	-	0.0956	-	0.47773	71.0	64.7
Wind, Chlorophyll-a and spawning biomass											
M6	<i>Rec : ssb<sub>1</sub> + Cloa<sub>7</sub></i>	<b>9.2E-05</b>	-	-	-	-	-	0.9030	0.54914	64.2	69.54
M7	<i>Rec : ssb<sub>1</sub> + wind_v<sub>2</sub> + Cloa<sub>7</sub></i>	<b>3.6E-05</b>	<b>0.0164</b>	-	-	-	-	0.5312	0.44478	77.2	60.98
M8	<i>Rec : ssb<sub>1</sub> + wind_threshold<sub>5</sub> + Cloa<sub>7</sub></i>	<b>3.0E-05</b>	-	-	-	<b>0.0324</b>	-	0.6836	0.48117	73.7	64.05
M9	<i>Rec : ssb<sub>1</sub> + wind_w<sub>3</sub> + Cloa<sub>7</sub></i>	<b>4.0E-05</b>	-	0.0582	-	-	-	0.4761	0.50336	71.6	65.72
M10	<i>Rec : ssb<sub>1</sub> + wind_u<sub>4</sub> + Cloa<sub>7</sub></i>	<b>8.4E-05</b>	-	-	0.0975	-	-	0.7896	0.53025	79.7	63.19
M11	<i>Rec : ssb<sub>1</sub> + windy_events<sub>6</sub> + Cloa<sub>7</sub></i>	<b>3.4E-06</b>	-	-	-	-	0.0889	0.6051	0.51592	70.9	66.49
Individual relationships											
M12	<i>Rec : Cloa<sub>7</sub></i>	-	-	-	-	-	-	0.6180	1.0444	0.9	91.19
M13	<i>Rec : ssb<sub>1</sub></i>	<b>5.6E-06</b>	-	-	-	-	-	-	0.50764	64.3	67.6
M14	<i>Rec : wind_v<sub>2</sub></i>	-	0.0811	-	-	-	-	-	0.93227	16.3	87.53
M15	<i>Rec : wind_w<sub>3</sub></i>	-	-	0.1510	-	-	-	-	0.9647	5.7	88.78
M16	<i>Rec : wind_u<sub>4</sub></i>	-	-	-	0.2770	-	-	-	0.99756	10	89.64
M17	<i>Rec : wind_threshold<sub>5</sub></i>	-	-	-	-	0.1390	-	-	0.96067	6.8	88.64
M18	<i>Rec : windy_events<sub>6</sub></i>	-	-	-	-	-	0.3530	-	1.0222	3	90.52

*Chlorophyll-a* concentrations (Cloa<sub>7</sub>) were only available for the period 1997-2020. 1990-1996 were imputed using the R mice package.

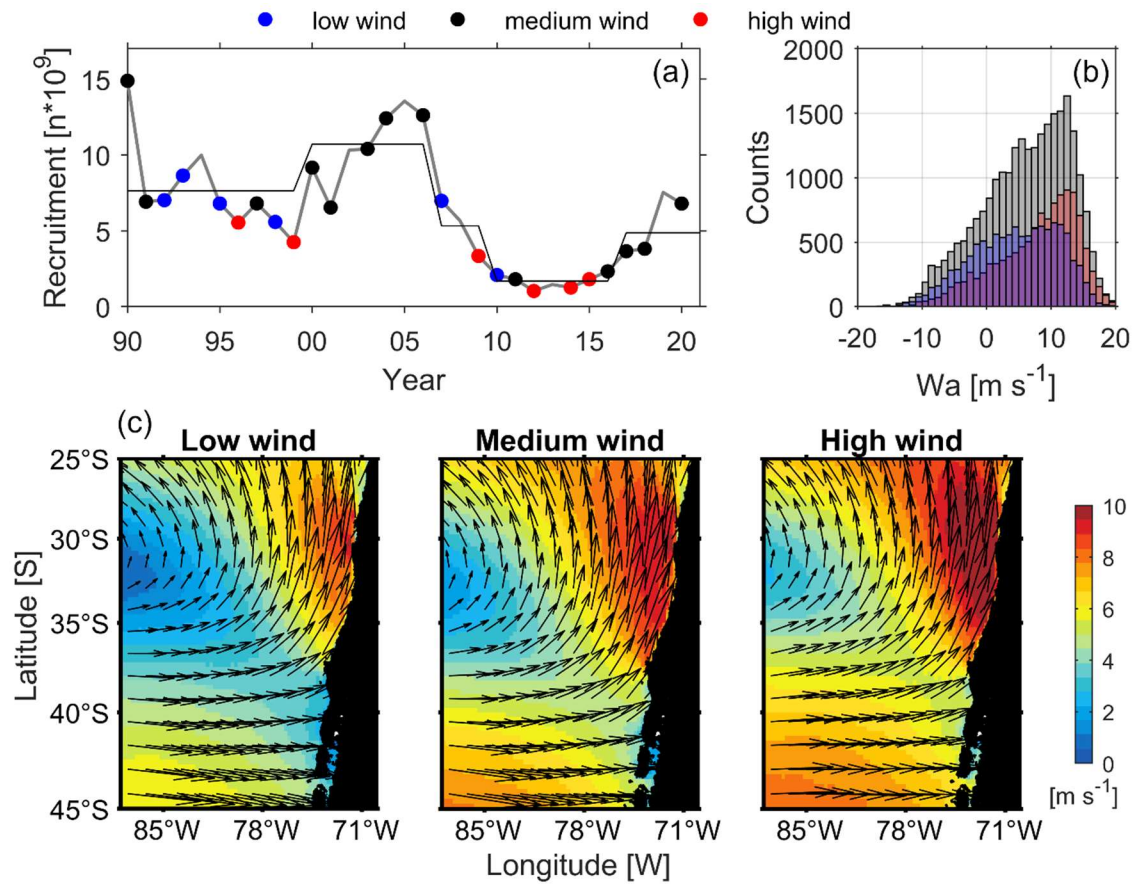
Model M2, which incorporated total wind intensity ( $wind\_w_3$ ), also showed a dome-shape curve with a non-significant environmental predictor and high AIC (Fig. 1.4c; Table 1.1). Models M5 and M3, which used  $windy\_events_6$  and  $wind\_u_4$ , respectively, were not significant (Figs. 1.4d, 1.4e).

In models M12-M18, which only used one factor to explain anchovy recruitment (Table 1), the one that included spawning biomass  $ssb_1$  only explained 64% of the variance. The model that used chlorophyll-a only explained 1% of the variance. The wind variable that best explained recruitment ( $wind\_v_2$ ) explained 16.3% of the variance, followed by  $wind\_u_4$  and  $wind\_threshold_5$ . The best model of this group was M13, with an AIC of 67.6 and a significant predictor  $ssb_1$ . However, the Durbin-Watson test showed significant autocorrelation in the residuals of this model.

### **1.3.3 Relating environmental predictors to shifts in anchovy recruitment**

We detected five regimes in anchovy recruitment from 1990 to 2020 (Fig. 1.5a). The first regime lasted ten years (1990-1999), the second seven years (2000-2006), the third 3 years (2007-2009); the fourth 6 years (2010-2016), and the fifth from 4 years (2017-2020). However, the means of the fourth and third regimes were similar, and it might be better to combine them as a period of low anchovy abundance. The non-linear relationships modeled with GAM showed that wind ( $wind\_v_2$ ) explained anchovy recruitment significantly following a parabolic function, in which high and low wind values resulted in low recruitment. In contrast,

intermediate wind levels between 6 and 7 m·s<sup>-1</sup> generated high recruitment. In addition, recruitment regimes were associated with specific wind regimes. The first regime had different wind intensities when anchovy recruitment was intermediate. During the second regime, moderate wind intensities dominated, and recruitment was the highest. In the third regime, anchovy recruitment declined, which continued in the fourth. There were intense and extended windy events in the fourth regime, which added to the low anchovy productivity (Fig. 1.5a). During the fifth regime (2017-2020), there were more intermediate winds, which were related to the recovery of the stock to an intermediate productivity level.



**Figure 1.5.** Environmental conditions during high and low anchovy recruitment regimes according to the best-performing GAM (M1). a) Recruitment time series, identifying years of low, medium, and high wind conditions identified in the GAM; horizontal lines indicate regime shifts between 1990 and 2020. b) Histograms of alongshore wind for years with low, medium, and high wind conditions identified in the GAM. c) Wind speed (color in  $m \cdot s^{-1}$ ) and direction (vectors) in south-central Chile during periods of low, medium, and high wind conditions identified in the GAM.

The spatial pattern of the winds showed changes during the different recruitment regimes. While the period of high winds showed average speeds of  $7.8 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  in the study region ( $35^\circ$ -  $40^\circ\text{S}$ ), the period of low winds revealed average speeds of  $4.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ , with an area of speeds under  $3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  on the coastal edge to the south of  $37^\circ\text{S}$  coinciding with the location of the main spawning area of the anchovy (Figs. 1.5b and 1.5c).

#### **1.4 Discussion**

This study is the first attempt to establish the relevance of wind as an abiotic driver of anchovy recruitment in the south-central zone of Chile. Results showed a dome-shape relationship between anchovy recruitment and the alongshore wind speed, with maximized recruitment occurring in wind speed around  $6 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ . Recruitment decreased with wind speed above  $7 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  and during extended windy conditions (speeds above  $15.2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ ) lasting 15 or more days. High and low recruitment regimes were associated with moderate and strong winds, respectively (Table 1.1; Figs. 1.3 and 1.4). These results support the hypothesis that offshore transport is a critical mechanism in anchovy survival and recruitment when wind speed is above an optimal threshold and/or exceeds the frequency of extended windy events.

Exogenous factors have been widely shown to have a direct and critical effect on the population dynamics of pelagic fish (Lowerre-Barbieri et al., 2017; Ospina-Alvarez et al., 2022; Burbank et al., 2023). For the anchovy from south-central Chile, warm sea surface temperature (SST) conditions related to El Niño events were positively correlated with high recruitment (Cubillos & Arcos, 2002), while chlorophyll-a was not significant in explaining recruitment (Gómez et al., 2012; Arteaga et al., 2014). Alternatively, Zunguza et al. (2022) showed the relevance of river runoff as an important factor in explaining anchovy recruitment, suggesting that anomalies of freshwater input during the main reproductive period of anchovy affected both the survival of early life stages and recruitment. On the other hand, endogenous factors weakly explain the abundance of anchovy in the south-central zone, while fishing or predation mortality are the main explanatory factors (Canales et al., 2020). Furthermore, in our study area, anchovy coexists with the common sardine (*Strangomera bentincki*), forming mixed schools and sharing biological characteristics (Cubillos et al., 2001). Previous studies have suggested that, in addition to environmental variability, interspecific relationships between the two species could lead to changes in their population size and dominance (Cubillos & Arcos, 2002; Pedraza & Cubillos, 2008).

The stock-recruitment relationship in small pelagic fish has also been demonstrated to be poorly informative and generally uncoupled (Szuwalski et al., 2015). Despite this evidence, we included spawning biomass as a predictor of recruitment, so the relationship would not be based only on environmental

stochasticity (Walters & Martell, 2004), but also on the intrinsic dynamics of the stock (Baumann et al., 2006; Cardinale et al., 2009). Indeed, intrinsic factors associated with reproduction, such as fecundity and the maternal effect, would modulate the recruitment process (Chambers & Waiwood, 1996; Castro et al., 2009). The recruitment estimates used in this study come from an annual-scale age-structured integrated stock assessment model (Zúñiga, 2021), which combines both population dynamics and biological fishing characteristics of the stock. In addition, this model includes indicators of abundance and age composition from acoustic surveys carried out twice a year, which increases its robustness in reproducing recruitment fluctuations, justifying its use as a response variable in this study. It is noteworthy that both the recruitment and spawning biomass time series are derived from the same stock assessment model, which lacks consideration for a stock-recruit relationship. Essentially, recruitment is estimated by determining random deviations from a mean recruitment (Quinn & Deriso, 1999). Consequently, we assert that there is sufficient independence between both variables to warrant their inclusion in the recruitment predictive model. Our analysis indicates that spawning biomass serves as a reliable predictor of anchovy recruitment. However, the incorporation of wind as a covariate significantly enhances the goodness of fit in the predictive model, marking one of the most crucial findings of this study.

Our results showed that alongshore wind, which controls and modulates seasonal coastal upwelling in the south-central area of Chile, affects anchovy recruitment.

We attribute this to extended windy events or winds above an optimal level of 6  $\text{ms}^{-1}$  increasing the mortality of early life stages due to their advective transport away from suitable nursery grounds (feeding, growth, and development). Advection of eggs, larvae, and pre-recruits has been identified as a relevant process explaining recruitment variability in small pelagic and other fish (Hewitt & Methot, 1982; Baumann et al., 2006; Parada et al., 2012; Vásquez et al., 2014; Tolimieri et al., 2018; Haltuch et al., 2020; Goldberg et al., 2022). We show that wind levels below the optimal threshold of 6 m/s are linked to low to moderate recruitment, possibly responding to limiting factors like weakened upwelling and turbulence (e.g., decrease in food production and predator-prey rate encounters). These results support the hypothesis of an optimal environmental window (Cury & Roy, 1989) that produces a dome-shape relationship between recruitment and indices of upwelling and turbulence in areas with Ekman-type upwellings. This hypothesis was recently confirmed by Diankha et al. (2018) for two Senegalese sardine species, *Sardinella aurita* and *Sardinella maderensis*. However, in these cases the authors reported the highest recruitment under wind intensities lower than those suggested by Cury & Roy (1989). These results were attributed to the synergistic effects of various environmental factors (Dianka et al., 2018). While our results primarily emphasize wind as a climatic variable in explaining recruitment, we acknowledge that other environmental factors, such as temperature and the influence of rivers, among others, could enhance the predictability of anchovy's recruitment. The optimal environmental window

hypothesis, validated in the primary Ekman-type eastern boundary upwelling ecosystems with wind speeds maximizing recruitment around 5 to 6 m·s<sup>-1</sup> (Cury and Roy, 1989; Bakun and Nelson, 1991; Roy et al., 1992; Cury et al., 1995), extends to western upwelling systems, as demonstrated in the case of the Brazilian sardine, *Sardinella brasiliensis*, with an optimal environmental window between 3 and 4.5 m·s<sup>-1</sup> (Jablonski & Legey, 2004). Likewise, it has been documented for small pelagic fish in northern Chile and southern Peru, including the sardine *Sardinops sagax* with a wind optimum of 7.1 m·s<sup>-1</sup> (Serra et al., 1998), *E. ringens* and *S. sagax* with 5.5 m·s<sup>-1</sup> and 5.6 m·s<sup>-1</sup>, respectively (Yáñez et al., 2003), and *E. ringens* (Reyes, 2012) with 5.3 m·s<sup>-1</sup>.

Our results are pioneering in emphasizing the importance of wind for anchovy recruitment success in the seasonal upwelling system of south-central Chile. Similar results have shown the importance of the wind as a controller of pelagic fish recruitment. For example, Ruiz et al. (2006) showed the impact of wind on the early stages of the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*), in which intense easterly winds generate an oligotrophic coastal environment and an increase in offshore transport. Rincón et al. (2019) used predictive models that associate environmental variables and recruitment to show that wind is the primary source of variability in the population size of *E. encrasicolus*. On the other hand, it has been postulated that temperature plays a key role in the early stages of marine fish leading to variations in vital rates and survival (Houde, 1989). Garrido et al. (2016) determined that in the European sardine, *Sardina pilchardus*,

the growth and survival rate increased as a function of temperature under laboratory experiments. Cerna et al. (2022) revealed that warmer periods were associated with increases in the otolith growth rate of juvenile anchovy from the northern Humboldt ecosystem, suggesting that temperature is a variable that can affect the survival of anchovy and act synergistically with the wind over the dynamics of recruitment. Our study focused specifically on wind dynamics, which to the best of our knowledge lacked a comprehensive understanding of its relationship to anchovy recruitment.

The anchovy reproductive strategy in south-central Chile consists in spawning during the winter-spring transition, when winds generate divergent transport on the coast, negatively affecting the retention of early stages in gulfs and bays (Cubillos et al., 2001). Even though upwelling increases coastal productivity, which benefits the accelerated growth of larvae and their swimming capacity, excessive wind intensification is a critical factor that could affect the survival of anchovy due to transport and turbulence. Anchovy spawning begins in winter and extends to spring and summer (Claramunt et al., 2014), when there is an increase in wind stress that may produce advective losses of eggs and larvae. This contrasts with the reproductive strategy of common sardine, which spawns during the winter when processes of coastal convergence predominate, avoiding offshore transport of early stages and positively impacting the survival of eggs and larvae (Cubillos et al., 2001; Castro et al., 2000). Anchovy eggs are the most vulnerable stage to external forces (Castro & Hernández, 2000) and spawning

declines in number and quality as the season progresses (Clarke, 1989; Plaza et al., 2002), which combined with extreme wind events may increase mortality (Castro et al., 2009).

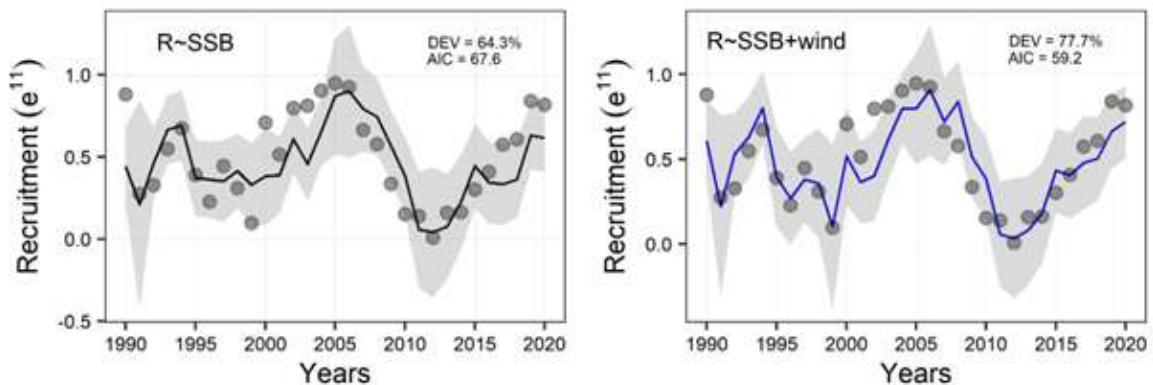
Despite a high deviance and low AIC, in model M3 the cross-shore wind did not show statistical significance. Therefore, this model was not selected as a predictive model to explain recruitment. Chlorophyll-a has been established to explain the recruitment variability of pelagic fish in south-central Chile (Gómez et al., 2012; Arteaga et al., 2014). In our study, the model that included chlorophyll-a, wind, and spawning biomass showed a slight positive relationship and high deviance explained. However, since chlorophyll-a was not significant, the model was excluded to explain recruitment. This allows us to infer that anchovy survival is not explained by food availability associated with phytoplankton but rather by advection produced by winds. Preliminary studies with stable isotopes on the trophic dynamics of anchovy have shown that this species feeds mainly on zooplankton (Hückstädt et al., 2007; Espinoza & Bertrand, 2008; Espinoza et al., 2017; Pizarro et al., 2019; Castro et al., 2020). However, they have a generalist and opportunistic behavior in different developmental stages, providing high feeding plasticity; they can feed on both phytoplankton and zooplankton (Medina et al., 2015). This could be why phytoplankton (represented by chlorophyll-a) did not explain anchovy recruitment significantly. We suggest that future studies could explore the effects of zooplankton on anchovy recruitment.

ENSO (El Niño-Southern Oscillation) is one of the main sources of interannual variability in the study area. During the positive (warm) phase (El Niño condition), alongshore winds weaken offshore transport and increase coastal retention, maximizing the survival potential of early anchovy stages (Vásquez et al., 2014). In contrast, during the negative (cold) phase (La Niña conditions), the intensification of alongshore winds produces an excess of advective loss of eggs and larvae. This study showed a significant relationship between low recruitment and extended windy events (> 15 days) with an intensity of more than  $15.2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ . Schneider et al. (2017) showed that the Pacific anticyclone that controls the winds of the southeast subtropical area was displaced southwards in 2007-2014, coming close to the eastern border of the South American coast and generating an increase in the intensity of northward and northeastward winds. Global warming has increased upwelling in eastern boundary upwelling systems (Goubanova et al., 2011; Bakun et al., 2015). Echevin et al. (2012) used regional oceanic models to show a decline in the upwellings in Peru and an intensification in the central area of Chile. Climate change is altering wind patterns in the main upwelling systems of the world, intensifying in the Benguela Current and decreasing in the Iberian upwelling system (Sydeman et al., 2014). Therefore, inter-annual wind variability is a significant abiotic factor explaining variability in anchovy recruitment and the subsequent survival of new cohorts. Transport controlled by wind has been identified as a critical driver of the recruitment variability in a broad spectrum of species that spawn and have reproductive

strategies that minimize mortality due to advection (Zhang et al., 2017; Burbank et al., 2023). Goldberg et al. (2022) studied the effects of environmental variables on the recruitment of the estuarine red drum (*Sciaenops ocellatus*), highlighting wind as the main factor that promotes dispersion and transport. Schilling et al. (2022) showed a parabolic relationship between upwelling favorable winds and larval abundance in estuarine fish of southeast Australia.

Estimating small pelagic fish recruitment is a constant challenge in fisheries management since the population characteristics of these species confer high uncertainty in the indicators for management actions (Barange et al., 2009; Crone et al., 2019). The anchovy of south-central Chile sustains an important fishery and is intensively captured by an artisanal and industrial fleet. The fishery management is based on an integrated stock assessment model with multiple data sources (Zúñiga, 2021). The spawning biomass is the dependent/state variable; it determines the status and catch quotas established by a harvest control rule based on constant fishing mortality associated with the maximum sustainable yield. However, recruitment is a variable of interest since it represents the estimation of the individuals of a new cohort that will later sustain the catch. The mechanism to estimate the anchovy catch quota assumes, in the projection analysis, future recruitment levels based on the historical average. This aspect involves a high degree of uncertainty in the estimated catch level.

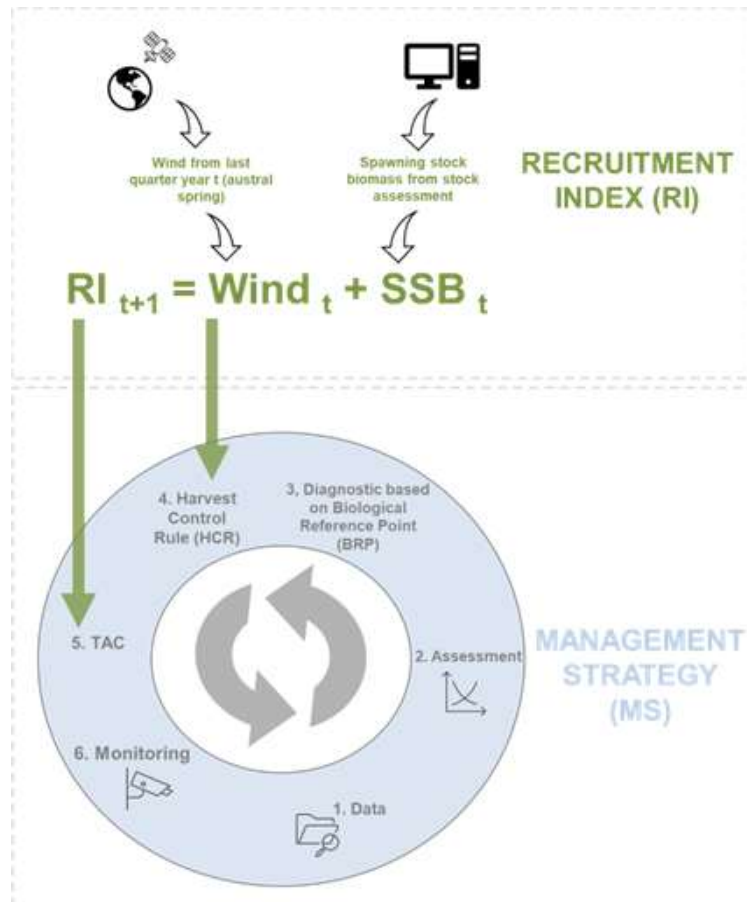
Hence, although it is recognized that other environmental drivers may be affecting anchovy mortality, the functional relationships found in this study between recruitment and wind, could be integrated into fisheries management using the following alternatives (Fig. 1.7). First, replace the assumption of recruitment based on the historical average by the prediction of environmental-based recruitment proposed in this study (Model M1, Table 1.1, Fig. 1.6).



**Figure 1.6.** Predicted recruitment for anchovy of south-central Chile. The circles indicate the observations, and the line corresponds to the fit of model M13 (left) which incorporates only *ssb1* (spawning stock biomass) and M1 (right) incorporates *ssb1* and *wind\_v2* (alongshore wind). The shaded area represents the 95% confidence interval of the anchovy recruitment estimation. DEV represents explained deviance, and AIC represents the Akaike Information Criterion.

Second, integrate wind indices directly in the harvest control rule, including favorable, neutral, or unfavorable scenarios that allow estimating the catch according to the climatic regime. Ospina-Alvarez et al. (2022) proposed biological indices of reproductive resilience in the management of small pelagic fisheries of the Humboldt Current system, by incorporating them in harvest control rules to improve the management actions to changes in reproductive resilience. De Oliveira & Butterworth (2005) showed that harvest control rules containing environmental indices estimate catches with less uncertainty for South African anchovy. Hurtado-Ferro et al. (2010) included environmental indices in the harvest control rule for Japanese sardine, verifying a decrease in the risk of collapse and increases in fishing yields. Rincón et al. (2016) proposed a harvest control rule based on environmental conditions for anchovy in the Gulf of Cadiz, showing that the wind as an environmental predictor generated a lower probability of depletion and increases in the net value of the fishery based on landings.

Our results show the importance of understanding wind conditions during the recruitment process in small pelagic fish, also considering the potential effects of climate change on the southern Humboldt ecosystem. Environmental monitoring programs regarding wind conditions allow anticipating the level of recruitment of new cohorts, considering the functional relationships found here.



**Figure 1.7.** General aspects of the fisheries management of anchovy in south-central Chile and the pathways for incorporating a recruitment index based on indicators associated with wind intensity. The recruitment index (RI) panel displays the predictor variables wind and spawning stock biomass at time  $t$  to predict recruitment at time  $t+1$ . The management strategy (MS) panel shows the fisheries management cycle, starting with collecting fisheries data and acoustic survey, stock assessment, status and diagnosis by biological reference points, the harvest control rule, and the catch estimation, which is monitored by the fisheries authority.

To quantitatively assess the incorporation of environmental indicators in fisheries management, the Management Strategy Evaluation (MSE) (Smith et al., 1999) constitutes a robust methodology that enables evaluating the performance of exploitation strategies. Consequently, it is recommended to develop such methods to assess the effect of incorporating environmental indices in management procedures, not only to evaluate cause and effect but also to establish them as tools for the fisheries management of pelagic fish.

Given that multiple factors that vary at different spatial and temporal scales affect anchovy recruitment (Houde, 1987), the results of our study complement the state of art related to the oceanographic factors that impact recruitment variability. This study contributes to understanding the variability of anchovy recruitment in the southern Humboldt Ekman-type seasonal upwelling system. Although it is recognized that multiple factors can affect anchovy recruitment, this study concludes that alongshore winds act synergistically with spawning biomass to explain anchovy recruitment and that extended windy conditions were related to periods of low abundance. The results support the hypothesis of the optimal environmental window for Ekman-type upwelling systems, in which moderate wind intensities generate a high level of recruitment through a parabolic nonlinear relationship. Based on the statistical modeling results, we propose that environmental-based recruitment prediction should be incorporated into the management procedure of the anchovy fishery in south-central Chile.

## **CAPÍTULO 2**

### **The performance of harvest control rules based on static and dynamic biological reference points under recruitment regime shifts: The case of anchovy in the southern Humboldt ecosystem**

#### **Abstract:**

Biological Reference Points (BRP) are indicators used to diagnose the status of a fishery, and they establish limits for Harvest Control Rules (HCR). These BRPs can be either fixed or dynamic depending on whether productivity remains constant or varies with time, for example, when a regime shift occurs due to recruitment success/failure. The use of fixed or dynamic BRPs can affect the sustainability of a fishery and its management recommendations. Using the southern Humboldt anchovy as a case study and Management Strategy Evaluation (MSE), we evaluated the performance of HCRs conditioned on static and dynamic indicators of stock status under recruitment regime shifts. Given the evidence of regime shifts in anchovy's recruitment, this study focuses on how to properly establish the diagnosis with a robust indicator against recruitment variability. Our results reveal that the performance of the HCRs varied depending on the BRP used. Stock management using an HCR adapted to a dynamic indicator improved fishing performance without compromising population sustainability. The performance of the status indicator is affected by both the

control rule and the productivity scenario analyzed. In most cases, the dynamic index generated lower average biomass but with higher catches and lower variability, particularly in the transition scenarios of increased or decreased recruitment. We conclude that non-stationary BRPs should be used to determine the anchovy diagnosis, as they improve the performance of the fishery without compromising the sustainability of the population. Additionally, it is recommended to apply a ramp-type HCR conditioned on the BRP based on a dynamic indicator.

## **2.1 Introduction**

In small pelagic fish that support fisheries, recruitment is a variable of high scientific interest due to its high variability and consequent impact on Biological Reference Points (BRP) that condition management actions (Maunder, 2012). Maunder & Thorson (2019) analyzed the main types of temporal variation in the recruitment of exploited fish, highlighting that regime shifts vary according to the prevailing climatic condition. Sellinger et al. (2024) estimated that 46% of stocks without a significant correlation between spawning biomass and recruitment experienced at least one regime shift. Regime shifts are considered abrupt and persistent changes in abundance/biomass over defined periods, generating changes in population dynamics and management (Jiao et al., 2009). In response to these regime shifts, the focus of fisheries science and management has been focused on how to properly establish the diagnosis with an indicator that is robust

to recruitment variability (Berger, 2019; O’Leary et al., 2020; Bessell-Browne et al., 2024).

Despite the high variability in recruitment and other relevant biological processes such as natural mortality, growth, distribution, and reproduction, among others, many stock assessment models assume stationary conditions (Brodziak et al., 2011; Whitten et al., 2013; Thorson et al., 2015; O’Leary et al., 2020). Recruitment exhibits changes and/or trends mainly caused by environmental conditions and secondarily by fishing and intrinsic factors (Szuwalski et al., 2015; Sellinger et al., 2024). An amplifying effect of this temporal variability could be promoted by climate change, which has altered the biological patterns of stocks and make relevant the consideration of replacing the assumption of static by a dynamic productivity (Free et al., 2019). Considering the evidence of regime shifts in fish (Vert-pre et al., 2013; Perälä et al., 2017), BRPs based on virgin biomass ( $SSB_0$ ) or biomass at Maximum Sustainable Yield ( $SSB_{MSY}$ ) should likely vary and adapt to the dominant productive regime (Berger, 2019). These BRPs play a fundamental role in fisheries management, as they allow defining target and limit thresholds for the stock biomass in relation to previously established management objectives (Hilborn et al., 2020).

Modeling the population dynamics of small pelagic fish is complex mainly due to the high variability in recruitment and growth, low longevity, and early maturity (Crone et al., 2019). This would likely lead to management that establishes

dynamic biological reference points (BRPs) that adapt to stock regime shifts (O'Leary et al., 2020). Indeed, specifying regime shifts associated with recruitment can generate changes at the BRP level, as well as in stock diagnosis and Harvest Control Rules (HCR) based on relative biomass status. Klaer et al. (2015) define a regime change as a temporal variation in the biological characteristics of a fish stock, leading to a change in BRPs based on MSY. Therefore, dynamic BRPs would be appropriate when transitions or state changes occur in abundance series (Mohn & Chouinard, 2004; Wayte, 2013; Perälä & Kuparinen, 2015).

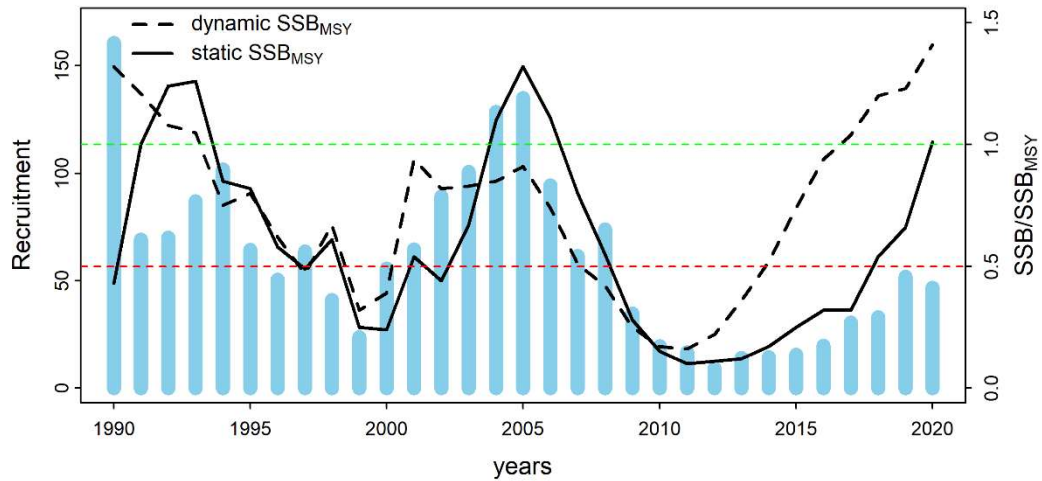
The literature provides examples of the use of dynamic BRPs based on variations in virgin spawning biomass ("dynamic  $SSB_0$ "), determined only by changes in recruitment (MacCall et al., 1985; Punt et al., 2014; Hilborn et al., 2022). A'mar et al. (2009a, b) found that when fishing exploitation aligns with the recruitment regime, management strategies based on dynamic  $SSB_0$  generate better performance in fisheries management and stock assessment model estimation. Berger (2019) compared the performance of "static  $SSB_0$ " and "dynamic  $SSB_0$ " BRPs through simulation analysis, observing that these indicators diverged under regime shifts in recruitment. However, this did not occur when recruitment was considered as white noise or autocorrelation. That is, when regime shifts occur, management based on "dynamic  $SSB_0$ " performs better. Similarly, the Inter-American Tropical Tuna Commission (IATTC) has recommended using "dynamic  $SSB_0$ " when regime shifts are detected (Maunder & Deriso, 2014). Wayte (2013)

determined that for Jackass morwong (*Nemadactylus macropterus*), HCRs that do not consider the effect of regime shift on BRPs can lead to unsustainable catch recommendations and biased population indicators. Recently, Bessell-Browne et al. (2022) developed a retrospective analysis to determine the status of fish in Australia and explore catch quotas under HCR scenarios conditioned on "dynamic  $SSB_0$ ". Bessell-Browne et al. (2024) expanded the previous study into a Management Strategy Evaluation (MSE) to compare the performance of static and dynamic BRPs under productivity change conditions in southeastern Australian species, concluding that stock status depends on the adopted frame of reference, whether it is a relative status or one based on a target absolute biomass. Karp et al. (2019) highlight the importance of monitoring the productive regime to link management actions with stock productivity. Given the evidence of recruitment regime shifts, both estatus and catch quota estimates can vary (A'mar et al., 2009b; O'Leary et al., 2020; Szuwalski et al. 2023).

In Chile, anchovy (*Engraulis ringens*, Jenyns 1842) is a small pelagic species that plays a key role in the trophic web of the Humboldt Current ecosystem (Cury et al., 2000). This species is located at an intermediate trophic level and, due to its high abundance, it channels a significant fraction of primary and secondary productivity to its predators, such as piscivorous fish, mammals, and birds (Neira & Arancibia, 2004). In this Humboldt system, three anchovy stocks are known. The first in the north-central zone of Peru (4°-15°S), the second covers southern Peru and northern Chile (16°-27°S), and the third, and the subject of this study, in

the south-central zone of Chile (34°-40°S) (Cubillos et al., 2007). The south-central anchovy supports an important fishery through artisanal and industrial fleets, with annual landings close to 250 thousand t (Zúñiga et al., 2021). Over the past three decades, this species has shown significant regime shifts in recruitment mainly triggered by environmental factors, highlighting those associated with Sea Surface Temperature (SST) during El Niño/La Niña events, seasonal upwelling, wind-associated transport and advection, and river runoff input (Cubillos & Arcos, 2002; Parada et al., 2013; Zunguza et al., 2022; Arteaga et al., 2024). Despite the evidence of these changes, fishery management does not consider adaptations in BRPs according to the prevailing regime (Payá et al., 2014; Zúñiga et al., 2021; Feltrim & Zenteno, 2024), and the diagnosis has been established based on long-term invariant reference biomass. Indeed, notable differences are observed in the stock reduction index and status when a static or dynamic BRP is applied (**Fig. 2.1**).

In this study, using the southern Humboldt anchovy as a case study and MSE (Smith, 1994; Canales et al., 2020a), we evaluated the performance of HCRs conditioned on static and dynamic indicators of stock status under recruitment regime shifts. The justification for this experiment is to evaluate the effect of possible biases in both the diagnosis and management decisions of this important resource in the southern Humboldt ecosystem. Additionally, this research proposes an appropriate way to establish status and catch quotas, considering the high variability in anchovy recruitment.



**Figure 2.1.** Anchovy recruitment (blue bars) in billions of individuals from the estimation model. Depletion of SSB relative to SSB at MSY ( $SSB_{MSY}$ ) under scenarios of virgin biomass "Static  $SSB_0$ " or "Dynamic  $SSB_0$ ".  $SSB_{MSY}$  corresponds to 55% of  $SSB_0$ . The green line indicates the fishery management target equivalent to 100% of the  $SSB/SSB_{MSY}$  ratio, and the red line indicates the depletion limit level (50% of the  $SSB/SSB_{MSY}$  ratio).

## 2.2 Methods

### 2.2.1 Framework of reference

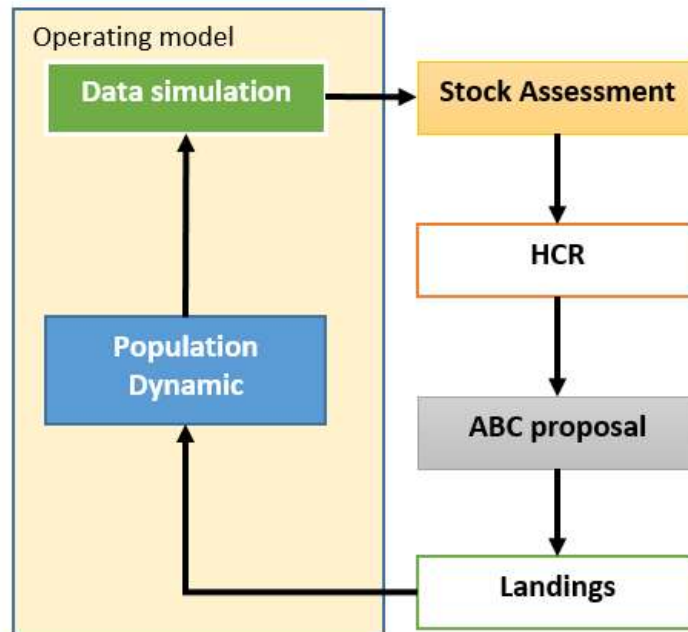
The framework for managing the anchovy fishery is based on the concept of Maximum Sustainable Yield (MSY) as Biological Reference Point (BRP). The target biomass corresponds to the spawning biomass at MSY ( $SSB_{MSY}$ ), which as

a proxy is 55% of unfished spawning biomass ( $SSB_0$ ). The management of the fishery considers this reference as time-invariant value (static  $SSB_{MSY}$ ) (Feltrim & Zenteno, 2024). Alternatively, in this work, the population condition and management actions are evaluated based on a dynamic  $SSB_{MSY}$ , which depends on annual recruitment variations (dynamic  $SSB_{MSY}$ ). In this latter case, the dynamic virgin biomass  $SSB_0$  varies annually according to changes in recruitment, natural mortality, maturity, and mean weight-at-age (Annex 1, Table S.1). It is important to acknowledge that the dynamic  $SSB_{MSY}$  index represents a specific methodological approach for estimating BRPs. In the context of this study, the term “dynamic BRP” refers specifically to those reference points derived from a non-stationary indicator, namely the dynamic  $SSB_{MSY}$ .

### **2.2.2 Closed-loop simulation system**

The management procedure was simulated based on a closed-loop system (Fig. 2.2). This system includes an integrated age-structured stock assessment model (EM). The initial Acceptable Biological Catch proposal (ABC) is made at the end of each year, followed by an ABC update after each acoustic survey conducted in summer and autumn, respectively. The procedure also considers a constraint (hyper-rule) whereby the ABC cannot decrease between updates. Fishery and survey data are generated using submodels that include observation error, following the same equations used in the EM (Annex I, Table S3). The EM is coded in ADMB ([www.admb-project.org](http://www.admb-project.org)) and is used by Chile's national fisheries

research agency (IFOP) (Feltrim & Zenteno, 2024). The EM operates on an annual time scale and is statistically fitted to abundance indices, landings, and age compositions from both landings and surveys.



**Figure 2.2.** Closed-loop cycle for exploitation strategy simulations for the anchovy fishery in central-south Chile.

The population dynamic is represented by alternative Operating Models (OM), which represents the "true" state of the population. The OM equations and their parameters are detailed in Annex I (Table S1 and S2). The model considered parametric Monte Carlo simulation for most parameters. These parameters were assumed to be normally distributed on their logarithmic scale, and the estimated

parameters (mean, standard deviation and covariance matrix) in the initial conditioning of OM were considered. The OM conditioning was based on the last stock assessment, and several error sources, both process and observation, were considered. Another uncertainty source was the mean weight at age by year, whose variability was used to generate “new” observations. The mean weight for each year was taken as a random sample from the real mean weight matrix.

### 2.2.3 Operating models (OM)

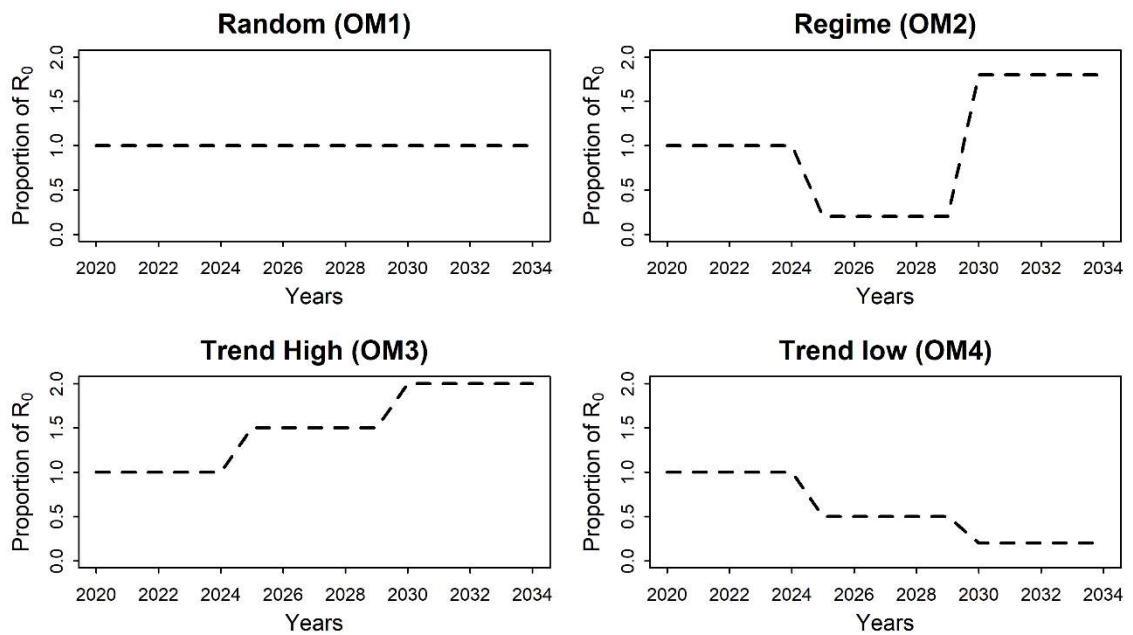
Four OMs were considered according to long-term recruitment ( $R_0$ ) scenarios. The recruitment in the year  $y$  at the age group 0 was modeled as:

$$N_{y,0} = \rho R_0 e^{\eta_y - 0.5\sigma_R^2} \quad (1)$$

where  $\rho$  is the recruitment scaling factor that varies according to the trend change. The annual recruitment deviation  $\eta_y$  is assumed to be  $\eta_y \sim N[0, \sigma_R^2]$ , where  $\sigma_R$  is the estimated standard deviation of recruitment in a log scale. Three generational cycles of 5 years each (15 years) of anchovy were considered, and the trend changes in the recruitment regime were modeled from the 2nd year forward. The OMs configuration are detailed in Table 2.1 and Figure 2.3. The OMs were implemented in Scilab (<https://www.scilab.org/>), a free and flexible programming software that allows multiple simulation analyses.

**Table 2.1.** Anchovy operating models configuration related to the recruitment scaling factor ( $\rho$ )

Operating model	Recruitment scaling factor ( $\rho$ )
OM1 (random)	1.0
OM2 (regime shift)	It changes to 0.2 in 6 <sup>nd</sup> year to 1.8 in 11 <sup>th</sup> year
OM3 (trend high)	Stepwise increase each 5 years, from 1.5 in 6 <sup>nd</sup> year to 2.0 in 11 <sup>th</sup> year
OM4 (trend low)	Stepwise decay each 5 years, from 0.5 in 6 <sup>nd</sup> year to 0.2 in 11 <sup>th</sup> year



**Figure 2.3** Anchovy recruitment scenarios forming 4 Operating Models (OM) expressed as the proportion of  $R_0$  in the 15-year simulation process

## 2.2.4 Harvest Control Rule (HCR)

The performance of three HCRs was compared for the 4 OMs described above.

The configuration of the HCRs was:

- *HCR<sub>1</sub>: Constant F Rule*

Represents the current procedure. The reference fishing mortality for calculating the ABC is invariant over time and equals  $F_{ABC} = F_{MSY}$ . The determination of  $F_{MSY}$  is based on the yield-per-recruit analysis of combined dynamics (Beverton & Holt, 1957), which describes the change in the biomass of a cohort due to the effects of natural mortality and fishing. Spawning Biomass per Recruit (SBPR) is estimated as a function of fishing mortality. From this relationship, the BRP corresponding to 60% of the SBPR can be identified. This threshold is considered appropriate for minimizing the impact of fishing on the stock, as it ensures an escape rate of approximately 60% relative to the unfished condition (Payá et al., 2014; Feltrim & Zenteno, 2024).

- *HCR<sub>2</sub>: Stair Rule*

The fishing mortality  $F_{ABC}$  is reduced according to the variations of  $SSB/SSB_{MSY}$  (static or dynamic). In this HCR,  $F$  never reaches zero value and there is a minimum exploitation value of 5% of  $F_{MSY}$  to make the fishery viable when the biomass level falls to extreme levels (Fig. 2.4).

$$F_{ABC} = \begin{cases} 0.05F_{MSY} & \text{if } \frac{SSB}{SSB_{MSY}} \leq 0.08 \\ \frac{SSB}{SSB_{MSY}} F_{MSY} & \text{if } 0.08 < \frac{SSB}{SSB_{MSY}} < 0.5 \\ 0.90F_{MSY} & \text{if } 0.5 < \frac{SSB}{SSB_{MSY}} < 1 \\ F_{MSY} & \text{if } \frac{SSB}{SSB_{MSY}} > 1 \end{cases} \quad (2)$$

- *HCR<sub>3</sub>: Ramp Rule*

The fishing mortality  $F_{ABC}$  decreases in proportion to  $SSB/SSB_{MSY}$  when  $SSB$  is below  $SSB_{MSY}$ ; and it remains constant otherwise (Fig. 2.4).

$$F_{ABC} = \begin{cases} \frac{SSB}{SSB_{MSY}} F_{MSY} & \text{if } \frac{SSB}{SSB_{MSY}} \leq 1 \\ F_{MSY} & \text{if } \frac{SSB}{SSB_{MSY}} > 1 \end{cases} \quad (3)$$

Regardless of the HCRs, the ABC value was calculated following the currently established management procedure. This consists of an initial precautionary ABC and two updates of stock assessment and ABC, carried out after the summer and autumn acoustic surveys, respectively. In this procedure, the ABC value for the current year will correspond to the maximum of the three ABC estimates. Twenty scenarios were evaluated, 4 OMs based on recruitment scenarios combined with 3 HCRs based on static and dynamic  $SSB/SSB_{MSY}$  ratios (Table 2.2). Each experiment and its combinations were repeated 100 times.

**Table 2.2** Description of the scenarios evaluated in the management strategy evaluation. 4 operating models with assumptions in  $R_0$ , random recruitment (Random), regime shifts (Regime shift), increasing trend (Trend high), and decreasing trend (Trend low). 5 harvest control rules, HCR- $F_{MSY}$  corresponds to the current management procedure with constant fishing mortality at MSY ( $F_{MSY}$ ), and the HCR-stair and HCR-ramp conditioned to the ratio between spawning biomass and biomass at static or dynamic MSY.

HARVEST CONTROL RULE (HCR)	OPERATING MODELS (OM)			
	Random (1)	Regime shift (2)	Trend high (3)	Trend low (4)
HCR $F_{MSY}$ (Static & Dynamic $SSB_{MSY}$ )	HCR 1.1	HCR 1.2	HCR 1.3	HCR 1.4
HCR-stair (Dynamic $SSB_{MSY}$ )	HCR 3.1	HCR 3.2	HCR 3.3	HCR 3.4
HCR-stair (Static $SSB_{MSY}$ )	HCR 4.1	HCR 4.2	HCR 4.3	HCR 4.4
HCR-ramp (Dynamic $SSB_{MSY}$ )	HCR 5.1	HCR 5.2	HCR 5.3	HCR 5.4
HCR-ramp (Static $SSB_{MSY}$ )	HCR 6.1	HCR 6.2	HCR 6.3	HCR 6.4

#### 2.2.4 Performance variables

The performance of the HCRs was evaluated based on eight indicators (Table 2.3). These indicators considered both the total simulated period (15 years) and fractions of periods under the scenarios of high productivity regime shift (Reg\_up; 5 years), increasing intermediate (RegT\_down; 2 years), decreasing intermediate (RegT\_up; 2 years), and low (Reg\_down; 5 years). The SSB estimated by the EM was evaluated against the true estimates (those generated by the OM) using bias

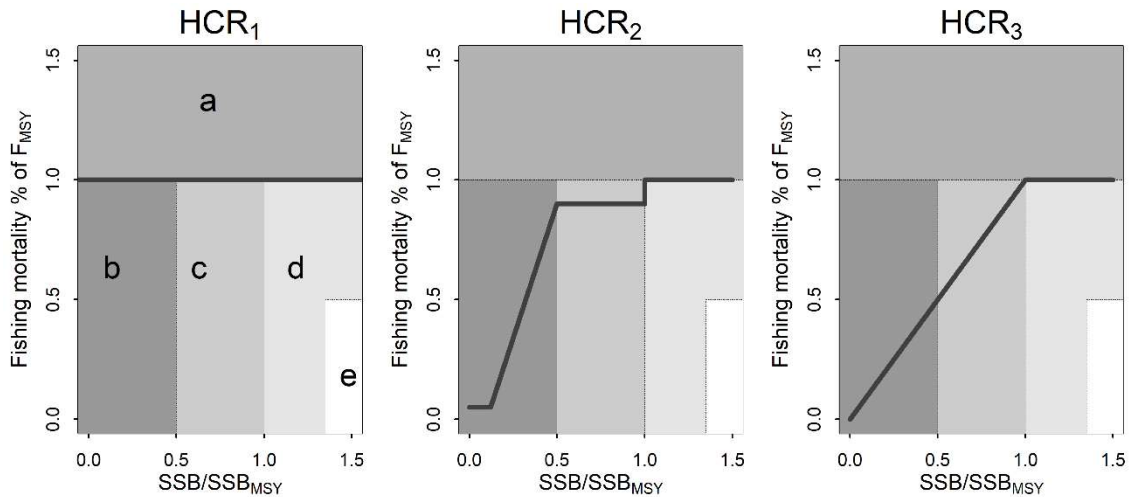
metrics expressed as the Mean Relative Error (MRE) (Ono et al., 2014) through the following equation: Risk of overexploitation: probability that the biomass falls below  $SSB_{MSY}$ ;

$$MRE_{SSB,i} = \frac{SSB_{EM,i} - SSB_{OM,1}}{SSB_{OM,1}}$$

Where  $MRE_{SSB,i}$  is the relative error of the i-th simulation of the variable of interest  $SSB_{EM,i}$  estimated by the EM, and  $SSB_{OM,i}$  is the true value generated by the OM.

**Table 2.3.** Performance variable for the MSE in anchovy fishery in central-south Chile

Variable	Metric
Overexploitation risk	Probability that the biomass falls below $SSB_{MSY}$
Collapse risk	Probability that the biomass falls below 50% $SSB_{MSY}$
Spawning biomass (SSB)	Average
Status index	Average of static and dynamic $SSB/SSB_{MSY}$ rate
Catches	Average
Fishery variability	Coefficient of variation of catches
Relative error	Mean relative error of SSB (real vs estimated)
Bias	Absolute relative error of SSB (real vs estimated)



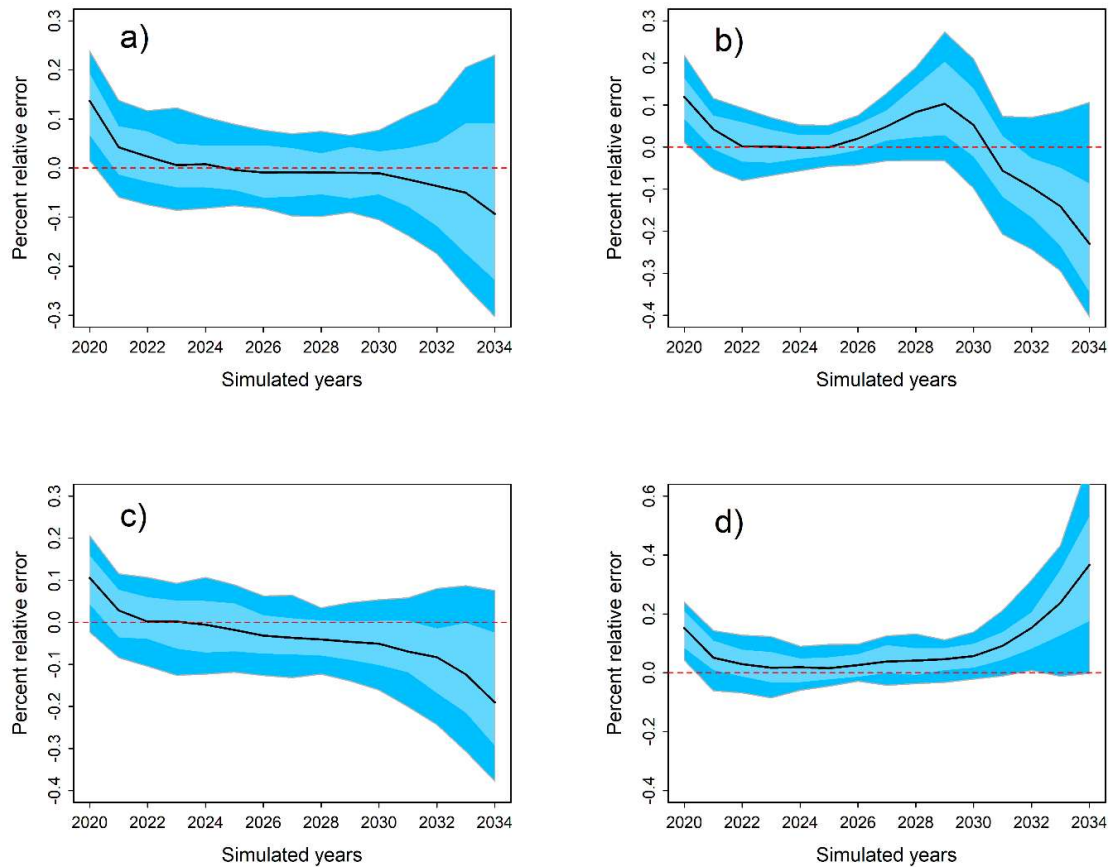
**Figure 2.4** Evaluated harvest control rules. HCR<sub>1</sub> is a harvest control rule with fishing mortality at MSY (HCR-F<sub>MSY</sub>), HCR<sub>2</sub> is a stair type with pivots at 8%, 50%, and 100% of SSB/SSB<sub>MSY</sub> (8:50:100%) (HCR-stair), and HCR<sub>3</sub> is a ramp type where fishing mortality changes when spawning biomass reaches the SSB<sub>MSY</sub> level (HCR-ramp). Quadrant “a” of the left figure represents the overfishing zone ( $F_y > F_{MSY}$ ), quadrant “b” depletion ( $SSB < 50\% SSB_{MSY}$ ), “c” the overexploitation zone between 50% SSB<sub>MSY</sub> and SSB<sub>MSY</sub>, zone “d” equivalent to full exploitation between SSB<sub>MSY</sub> and 135% SSB<sub>MSY</sub>, and “e” the under-exploitation zone.

## 2.3 Results

### 2.3.1 Effect of recruitment regime shifts on the current HCR

Considering regime shifts and trends in recruitment, the bias of the EM relative to the MO was found to be less than 1%. Under the current HCR-F<sub>MSY</sub> (HCR<sub>1</sub>) and

assuming random recruitments (HCR1.1), the SSB bias was negative (overestimation) in the final period of the simulation (Fig 2.5a). The greatest bias in SSB estimation occurred in regime shift scenarios HCR1.2 (Fig. 2.5b). Similarly, the bias towards the last years increased or decreased contrary to recruitment trends (HCR1.3 and HCR1.4) (Fig. 2.5c, 2.5d). An increase in SSB bias was observed in high and low recruitment events, since the EM could not detect abrupt shifts in recruitment. The bias analysis for the alternative HCRs (HCR-stair and HCR-ramp) (Annex I. Fig. S1) showed that the bias level of the SSB remained generally low. However, differences were observed depending on the depletion indicator used. In scenarios of random recruitment and regime shifts, SSB bias was similar among HCRs and both dynamic and static indices. Under increasing recruitment, the dynamic index showed a slight negative SSB bias compared to the static index. When recruitment declined, HCRs using a static index exhibited a positive SSB bias. Overall, the HCR-ramp led to lower levels of SSB bias.



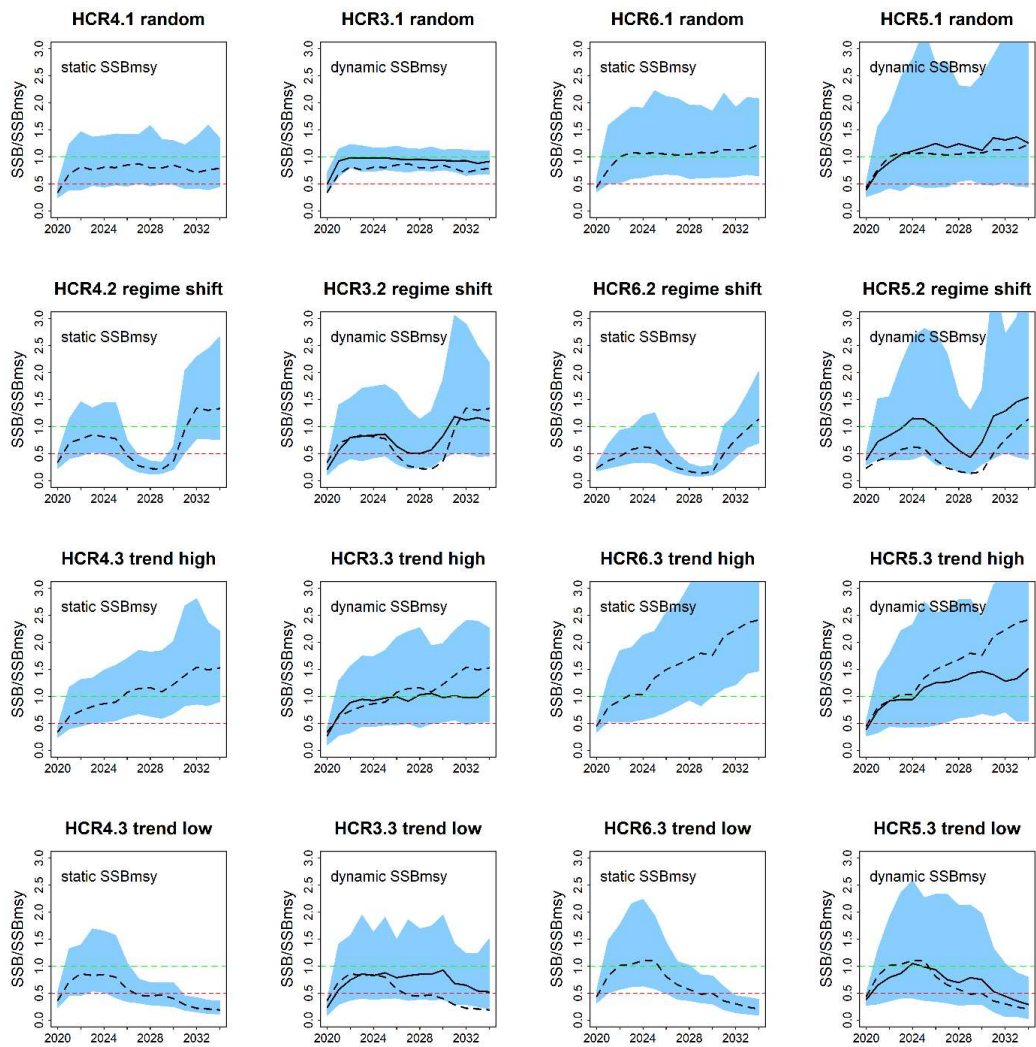
**Figure 2.5** Relative Percent Error (bias) of the estimated spawning biomass (assessment model) and the "true" value simulated by the operating model for the period 2020-2034 under different recruitment scenarios and current management procedure: a) random HCR1.1, b) regime shifts HCR1.2, c) increasing trend HCR1.3, and d) decreasing trend HCR1.4. The light blue shaded area covers the 25% and 75% percentile confidence interval, the dark blue area encompasses the 10% and 90% percentiles.

### 2.3.2 Effects on the population

The performance of the HCR-stair (HCR<sub>2</sub>) under the scenario of random recruitments (OM1) and with static  $SSB_{MSY}$  (HCR4.1) resulted in overexploitation throughout the simulated period, while the stock was at the limit of full exploitation with dynamic  $SSB_{MSY}$  (HCR3.1) (Fig. 2.6). The HCR-ramp (HCR<sub>3</sub>) with static  $SSB_{MSY}$  (HCR6.1) led the stock to full exploitation for most of the simulated period (Fig. 2.6). Applying the same HCR, but conditioned on a dynamic index, results in improved stock status. In this case the stock was above the target level, but with greater variability (Fig. 2.6). Although absolute spawning biomass levels were similar among the evaluated HCRs (Fig. 2.7, Table 2.4), in most cases the static indicator generated higher biomass than dynamic indicator. Under regime shifts, the level of population reduction of all HCRs varied according to changes in recruitment. HCR4.2 and HCR3.2 placed the stock in the overexploitation zone during the first recruitment period (Fig. 2.6). However, results differed in the low recruitment period, where HCR4.2 governed by a static BRP led the stock to the depletion zone ( $SSB < 0.5SSB_{MSY}$ ), while the stock was in the intermediate zone between overexploitation and depletion under HCR3.2 (Fig. 2.6; Table 2.4). This recovery in the status level in low recruitment regimes is explained by a decrease in the dynamic  $SSB_{MSY}$  value due to variations in recruitment (stochastic variability) and the effect of exploitation control generated by HCR. During the high recruitment period, depletion shows that HCR4.2 and HCR3.2 converged towards a state above the target reference point (Fig. 2.6). In the HCR-ramp under

static  $SSB_{MSY}$  (HCR6.2), biomass was located between depletion and overexploitation. In contrast, HCR5.2 guided by a dynamic BRP led the stock to full exploitation in high recruitment periods while depletion occurred in a short period of time (Fig. 2.6). The HCR-ramp increased the differences in status when adapted to a static and dynamic  $SSB_{MSY}$ . Indeed, this HCR conditioned to static  $SSB_{MSY}$  kept the SSB below the target level for most of the simulated period, even under high recruitments. On the other hand, the HCR directed by dynamic  $SSB_{MSY}$  could adapt the regime, resulting in a status tuned to the prevailing recruitment regime (Fig. 2.6).

Under high recruitment regimes (OM3), both alternative HCRs led to similar stock status, differing at the end of the simulated period when recruitment was very high (Fig. 2.6). HCR4.3 and HCR6.3 conditioned to static  $SSB_{MSY}$  concentrated extreme levels of SSB depletion, a situation that contrasts with HCR3.3 and HCR5.3 dependent on dynamic  $SSB_{MSY}$ , which kept the stock around full exploitation. As expected, the HCRs under recruitment decline scenarios (OM4) showed a lower stock size, accentuated in the HCRs dependent on static  $SSB_{MSY}$ . These HCRs generated poor performance with a higher risk of overexploitation and depletion (Fig. 2.6; Table 2.4).

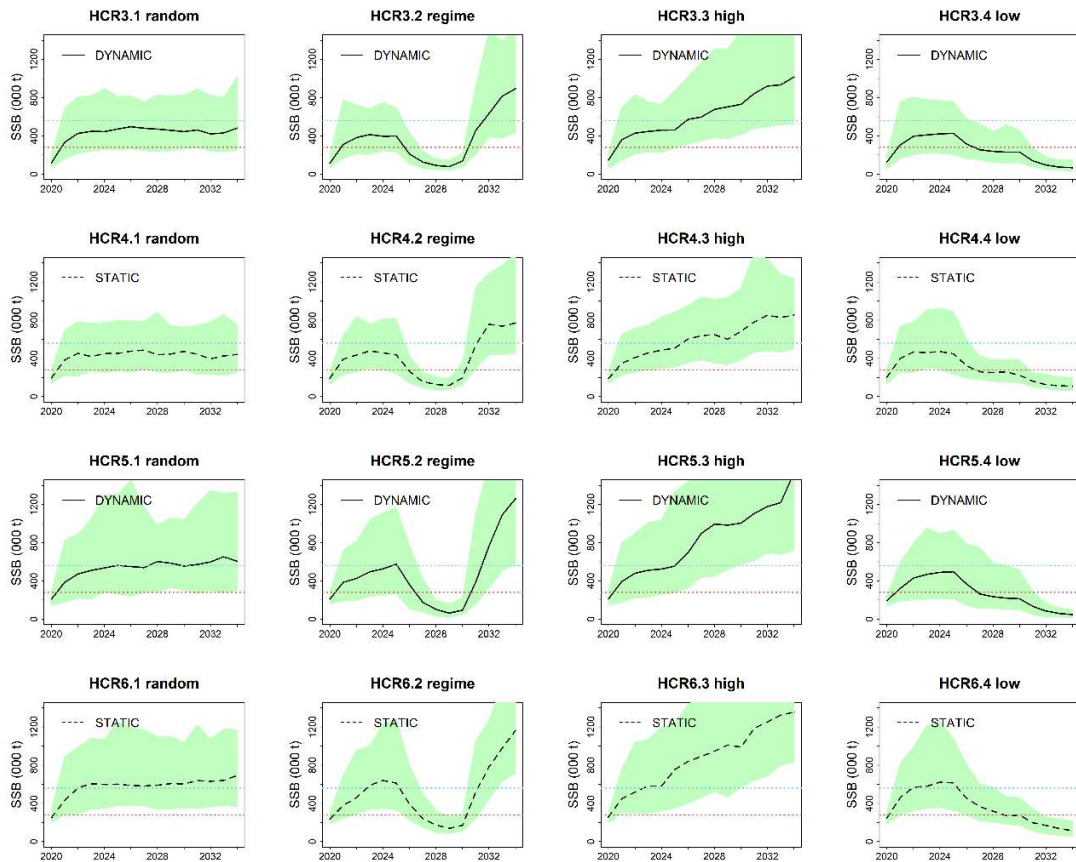


**Figure 2.6.** Performance of stock status ( $SSB/SSB_{MSY}$ ) under alternative HCRs F-ramp and F-stair with "dynamic  $SSB_{MSY}$ " as a solid line and "static  $SSB_{MSY}$ " as a dashed line during the simulated period 2020-2034. Four recruitment scenarios are considered: random, regime shifts, increasing recruitment (trend high), and decreasing recruitment (trend low). The green line represents the relative level of  $SSB_{MSY}$ , and the red line represents the  $SSB_{LIM}$  level that defines depletion. The blue shaded area covers the 10% and 90% percentile confidence interval.

Collapse ( $SSB < 0.5SSB_{MSY}$ ) occurred in specific periods. This condition was observed under regime shift (OM2) and low recruitments (OM4) (Fig. 2.6). Specifically, HCR-stair with static  $SSB_{MSY}$  kept the stock in a depleted state for a longer time. This HCR showed poor performance from the perspective of population conservation, meaning low status index (Fig. 2.6), but with high catch levels (Fig. 2.8; Table 2.4). However, from the perspective of absolute biomass, the HCR-stair conditioned on either a static or dynamic index led to similar SSB levels (Fig. 2.7). In the case of the ramp-type HCR, collapse was also observed under the regime shift (OM2) and low trend (OM4) scenarios. In the remaining scenarios, the HCR-ramp with dynamic  $SSB_{MSY}$  led the stock to full exploitation, with low risk of overexploitation and high catches (Figs. 2.6, 2.7, 2.8; Table 2.4). As with the HCR-stair, in this HCR the absolute SSB showed similar levels with either a dynamic or static index (Fig. 2.7).

The HCR-ramp and HCR-stair generated average SSB between 290 thousand and 960 thousand t (the latter under increasing recruitment, OM3), resulting in higher values for HCR-ramp (Table 2.4). The HCR-stair with static  $SSB_{MSY}$  presented lower SSB in scenarios with declining recruitment (OM2 and OM4), but with random recruitment (OM1) and increasing trend (OM3), the biomass was higher when the decision considered dynamic  $SSB_{MSY}$ . Although, HCR-ramp generated high levels of SSB, the SSB was lower compared to HCR based on static  $SSB_{MSY}$  (Table 2.4). However, these differences in absolute SSB levels were

marginal, and consequently, all HCRs performed well in terms of biomass levels (Annex I. Fig. S2)



**Figure 2.7.** Absolute biomass level of SSB under alternative HCR-ramp and HCR-stair conditioned to “dynamic  $SSB_{MSY}$ ” and “static  $SSB_{MSY}$ ”. Four recruitment scenarios are considered: random, regime shifts, trend high, and trend low. In blue the SSB target of the current management procedure and in red the SSB that defines the collapse. The green shaded area covers the 10% and 90% percentile confidence interval.

**Table 2.4.** Risk of overexploitation  $P(SSB < SSB_{MSY})$ , collapse  $P(SSB < 50\%SSB_{MSY})$ , total catches, average status index (ratio  $SSB/SSB_{MSY}$ ), coefficient of variation in parentheses, and average biomasses considering HCR-stair and HCR-ramp conditioned to the level of static and dynamic  $SSB_{MSY}$  along with 4 scenarios of recruitment regimes. The values correspond to the average of the entire simulated period from 2020 to 2034.

OM scenario	BRP	Over_Exp	Collapse	Catch	Status index	SSB	
HCR (Stair)							
random	3.1	Dynamic	0.60	0.24	237(0.57)	0.86(0.73)	481
random	4.1	Static	0.73	0.2	219(0.69)	0.75(0.51)	468
regime shift	3.2	Dynamic	0.65	0.3	196(0.8)	0.74(0.82)	412
regime shift	4.2	Static	0.73	0.41	227(1.18)	0.63(0.80)	450
trend high	3.3	Dynamic	0.56	0.19	305(0.6)	0.91(0.71)	707
trend high	4.3	Static	0.49	0.13	337(0.84)	1.01(0.57)	645
trend down	3.4	Dynamic	0.7	0.31	161(0.65)	0.69(0.73)	290
trend down	4.4	Static	0.89	0.54	146(0.94)	0.43(0.72)	321
HCR (ramp)							
random	5.1	Dynamic	0.47	0.18	161(0.10)	1.07(0.81)	636
random	6.1	Static	0.48	0.09	140(0.28)	1.01(0.53)	651
regime shift	5.2	Dynamic	0.57	0.28	141(0.28)	0.86(0.91)	526
regime shift	6.2	Static	0.86	0.58	114(0.32)	0.42(0.85)	570
trend high	5.3	Dynamic	0.44	0.16	167(0.08)	1.1(0.75)	930
trend high	6.3	Static	0.3	0.08	152(0.24)	1.47(0.66)	960
trend down	5.4	Dynamic	0.7	0.37	138(0.34)	0.67(0.93)	312
trend down	6.4	Static	0.78	0.42	104(0.52)	0.57(0.77)	406

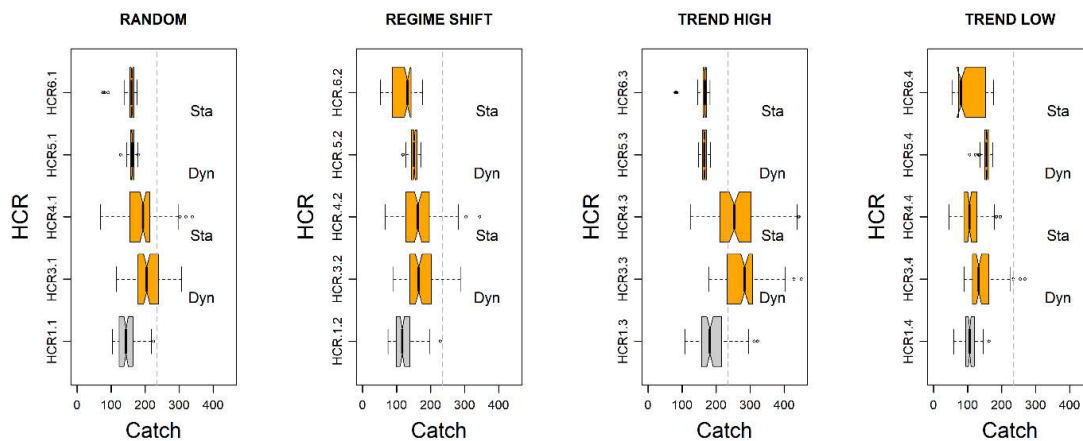
This recovery in the status level in low productivity regimes is explained by a decrease in the dynamic  $SSB_{MSY}$  value due to variations in recruitment (stochastic

variability) and the effect of exploitation control generated by the HCR. During the high recruitment period, depletion shows that HCR4.2 and HCR3.2 converged towards a state above the target reference point (Fig. 2.5). In the HCR-ramp under static  $SSB_{MSY}$  (HCR6.2), biomass was located between depletion and overexploitation. In contrast, HCR5.2 guided by a dynamic BRP led the stock to full exploitation in high productivity periods while depletion occurred in a short period of time (Fig. 2.6). The HCR-ramp increased the differences in status when adapted to a static and dynamic  $SSB_{MSY}$ . Indeed, this HCR conditioned to static  $SSB_{MSY}$  kept the SSB below the target level for most of the simulated period, even under high recruitments. On the other hand, the HCR directed by dynamic  $SSB_{MSY}$  could adapt to productivity, resulting in a status tuned to the prevailing recruitment regime (Fig. 2.6).

Under high recruitment regimes (OM3), both alternative HCRs led to similar stock status, differing at the end of the simulated period when productivity was very high (Fig. 2.6). HCR4.3 and HCR6.3 conditioned to static  $SSB_{MSY}$  concentrated extreme levels of SSB depletion, a situation that contrasts with HCR3.3 and HCR5.3 dependent on dynamic  $SSB_{MSY}$ , which kept the stock around full exploitation.

### 2.3.3 Effects on the fishery

We observed that catches were conditioned by the recruitment level of the stock. During the simulated period, catches followed the trend of recruitment regimes (OM2). For much of the simulated period, catches were higher and less variable under HCRs conditioned to dynamic PBRs (Fig. 2.8; Table 2.4). The highest catches were observed with the HCR-stair, reaching more than 300 thousand t on average during periods of high recruitment production (OM3) (Table 2.4), but with a high level of variability (Fig. 2.8). The HCR-ramp showed higher catches compared to the current management procedure, but lower than the HCR-stair (Fig. 2.8). Under HCR-ramp, we highlight the low level of variability in most recruitment scenarios and higher catch levels when a low recruitment scenario (OM4) dominates (Fig. 2.8; Table 2.4). In both random recruitment scenarios (OM1) and regime shift (OM2), the HCR-ramp and HCR-stair showed higher average catches compared to the current management procedure (Fig. 2.8), with the HCR-ramp conditioned to dynamic  $SSB_{MSY}$  having the lowest variation in catches (Table 2.4). Overall, HCRs determined by the dynamic BRP generated higher catches but with lower interannual variability.



**Figure 2.8.** Average catches box-plot of the current management procedure (HCR1.1 to HCR1.4) in gray and alternative control rules stair (HCR3.1 to HCR3.4 and HCR4.1 to HCR4.4) under dynamic (Dyn) and static (Sta)  $SSB_{MSY}$  respectively, and ramp rule (HCR5.1 to HCR5.4 and HCR6.1 to HCR6.4) under dynamic and static  $SSB_{MSY}$  respectively, during the simulated period 2020-2034 under random recruitment, regime shift, increasing recruitment (trend high), and decreasing recruitment (trend low) scenarios. The 10% and 90% percentile confidence intervals are shown. The gray vertical line shows the average value of historical catches.

### 2.3.4 Impacts on population and fishery during specific regime shift periods

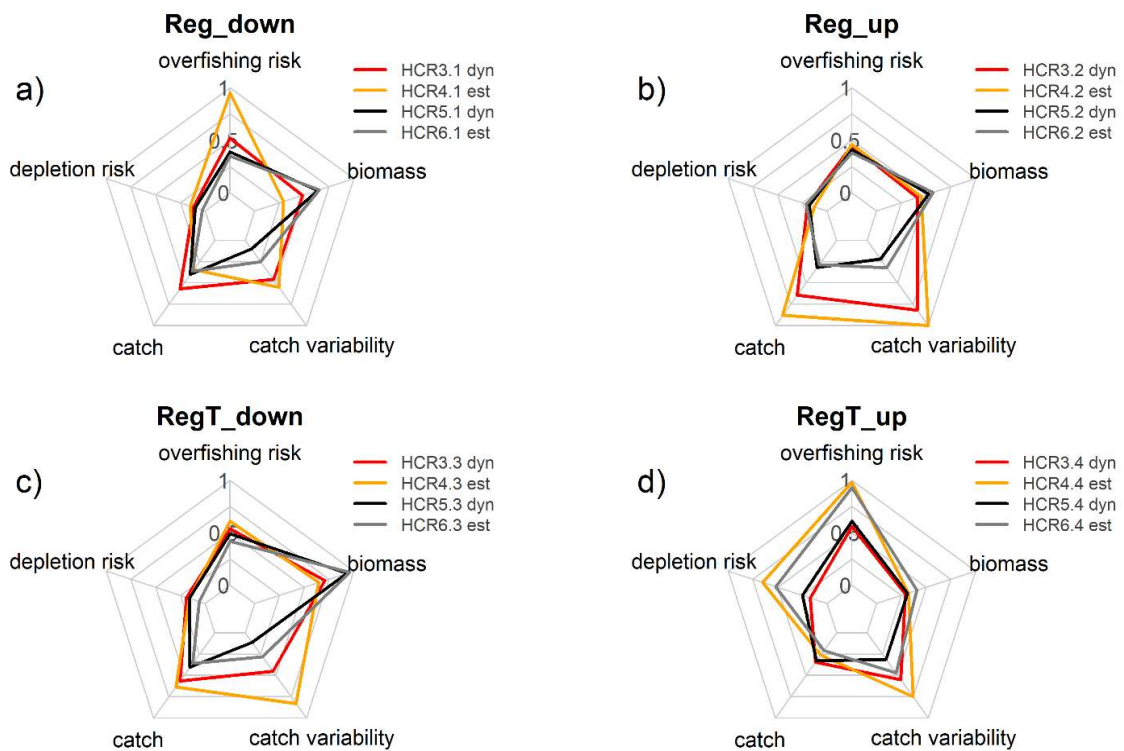
Under regime shifts (OM2), the HCR-stair and static  $SSB_{MSY}$  concentrated the risk of overexploitation both in the period of low recruitment  $Reg_{down}$  and in intermediate upward recruitment  $RegT_{up}$ .

**Table 2.5.** Risk of overexploitation  $P(SSB < SSB_{MSY})$ , collapse  $P(SSB < 50\%SSB_{MSY})$ , total catches, average status index (ratio  $SSB/SSB_{MSY}$ ), coefficient of variation in parentheses, and average biomasses considering HCR-stair and HCR-ramp conditioned to the level of static and dynamic  $SSB_{MSY}$ . Values correspond to specific periods of the regime shift scenario. Reg\_down represents the low recruitment period (5 years), Reg\_up corresponds to high recruitment (5), RegT\_down is the transition period towards low recruitment production (2), and RegT\_up represents the transition period towards high recruitment (2).

Regime shift	BRP	Over_Exp	Collapse	Catch	Status index	SSB	
HCR (Stair)							
Reg_down	3.1	Dynamic	0.52	0.12	227(0.46)	0.98	515
Reg_down	4.1	Static	0.95	0.15	138(0.55)	0.41	512
Reg_up	3.2	Dynamic	0.45	0.2	257(0.82)	1.07	662
Reg_up	4.2	Static	0.46	0.13	352(1.09)	1.08	688
RegT_down	3.3	Dynamic	0.54	0.19	226(0.45)	0.94	506
RegT_down	4.3	Static	0.61	0.16	254(0.83)	0.88	559
RegT_up	3.4	Dynamic	0.56	0.17	138(0.55)	0.92	260
RegT_up	4.4	Static	0.98	0.65	104(0.75)	0.43	265
HCR (ramp)							
Reg_down	5.1	Dynamic	0.39	0.1	160(0.10)	1.20	679
Reg_down	6.1	Static	0.44	0.03	145(0.25)	1.05	687
Reg_up	5.2	Dynamic	0.41	0.18	127(0.22)	1.21	834
Reg_up	6.2	Static	0.38	0.21	114(0.32)	1.28	792
RegT_down	5.3	Dynamic	0.49	0.16	161(0.11)	1.05	629
RegT_down	6.3	Static	0.42	0.06	144(0.28)	1.14	723
RegT_up	5.4	Dynamic	0.61	0.25	132(0.31)	0.62	252
RegT_up	6.4	Static	0.93	0.52	83(0.47)	0.49	306

Depletion was similar between scenarios but differed in the case of RegT\_up where the HCR with static  $SSB_{MSY}$  presented 65% risk compared to 17% for the HCR with dynamic  $SSB_{MSY}$  (Table 2.5). The HCR-ramp presented a similar risk of overexploitation between recruitment scenarios, but in the RegT\_up scenario, there was a strong contrast between HCRs under dynamic and static  $SSB_{MSY}$  (Table 2.5). The risk of depletion was higher in the RegT\_up scenario, with the HCR based on static  $SSB_{MSY}$  showing the worst performance (Table 2.5).

The low recruitment scenario Reg\_down with the HCR-stair presented a higher risk of overexploitation and depletion compared to the HCR-ramp (Fig. 2.9a). The catch level was similar, but the HCR with dynamic  $SSB_{MSY}$  stand out, presenting the highest level of catches among the analyzed cases. The variability of catches was greater in the HCR-stair compared to the HCR-ramp, with dynamic  $SSB_{MSY}$  showing the least variation in catches in both HCRs. Regarding the spawning biomass level, higher levels were observed with the HCR-ramp (Table 2.5; Fig. 2.9a). In scenarios with high recruitment Reg\_up, the risk of overexploitation and depletion was similar between HCRs. However, the HCR with static  $SSB_{MSY}$  exhibited higher and more variable catches than the HCR with dynamic  $SSB_{MSY}$  (Fig. 2.9b). In the transition period towards low recruitment (RegT\_down), overexploitation, depletion, and catch levels were similar among HCRs. The difference was verified in the low variability of catches presented by the HCR with dynamic  $SSB_{MSY}$  compared to the HCR with static  $SSB_{MSY}$  (Fig. 2.9c).



**Figure 2.9.** Comparative radar plots for the harvest control rules (see Table 3b for details). The values show the level relative to the maximum under four recruitment scenarios assuming regime shifts during the simulated period: a) Reg\_down (low production stage), b) Reg\_up (high production period), c) RegT\_down (transition to low productivity), and d) RegT\_up (years where an inflection point towards high productivity is observed).

Finally, during the inflection period towards an increase in recruitment (RegT\_up), the HCR-stair generated a high risk of overexploitation and depletion compared to the HCR-ramp, but similar SSB and catches. Greater variation in catches was

observed in the HCR with static  $SSB_{MSY}$  compared to the HCR with dynamic  $SSB_{MSY}$  (Fig. 2.9d).

## 2.4. Discussion

This study aimed to highlight the impacts that regime shifts in the recruitment of an important small pelagic resource of the southern Humboldt system may have on its status and management. The results showed that in a scenario of high recruitment variability, the current management procedure with constant HCR- $F_{MSY}$  increases the bias in the estimation of both SSB and stock status. Using a harvest control rule (HCR) based on a dynamic indicator enhanced fishing performance while maintaining population sustainability. Although the indicator's effectiveness depends on the control rule and productivity scenario, it generally led to higher catches, lower variability, lower risk of overexploitation and slightly reduced average biomass—especially under changing recruitment conditions. Similarly, it was highlighted that in transition periods where recruitment increases, static and dynamic HCR showed a strong difference in the level of status and catches.

BRPs are often considered invariant over time; however, recruitment in small pelagic fish can vary due to multiple factors, including climate, fishing, food availability, predation, and intrinsic factors (Freon et al., 2005; Vert-pre et al., 2013; Essington et al., 2015; Koenigstein et al., 2016; Checkley et al., 2017;

Crone et al., 2019; Canales et al., 2020b; Burbank et al., 2023). In the south-central Chilean anchovy, recruitment variability has been linked to temperature (Cubillos & Arcos, 2002; Arteaga et al., 2014), the intensity of winds generating upwelling (Arteaga et al., 2024), and river runoff (Zunguza et al., 2022). Given the multiple factors that modulate recruitment levels and establish different anchovy regimes, the management system should implement a dynamic BRP to track regime. Indeed, Berger (2019) established that species with biological attributes like anchovy (i.e., short life cycles and, high recruitment variability, and productivity linked to ecosystem regime shifts), benefit more from dynamic BRPs as they can track productivity changes. In fact, non-stationary approaches have been increasingly implemented in research projects (Haltuch et al., 2009; A'mar et al., 2009a,b; Ianelli et al., 2011; Punt et al., 2014; Berger, 2019; O'Leary et al., 2020; Bessell-Browne et al., 2022; Bessell-Browne et al., 2024). In this sense, the concept of dynamic virgin biomass ( $SSB_0$  dynamic), which considers recent population dynamics without fishing exploitation, is a practical approach to adapt to regime shifts. This specification contrasts with the concept of static virgin biomass ( $SSB_0$  static), which corresponds to a stationary metric where biomass is established in a deterministic equilibrium before fishing (Hilborn, 2002). In this study, the evaluation of HCRs conditioned on stationary and dynamic BRPs, under scenarios of temporal variability in anchovy recruitment, provided evidence in favor of the dynamic  $SSB_0$  approach. This approach resulted in levels of absolute spawning biomass similar to those obtained with the static index, but

with improved stock status and higher catch levels. This biological reference point could be considered a viable alternative for anchoveta management, as it allows for better fishing performance without compromising the sustainability of the species. The implementation of a dynamic index that conditions catch control rules will depend on the observed recruitment regime. Recently, Maunder & Piner (2024) pointed out that BRPs should consider recruitment trends and regime shifts, as well as adapt dynamic biological targets for species strongly impacted by the environment.

The performance of the EM, measured as the percentage of relative error between the estimation and the simulation under random recruitment conditions (OM1), showed a low level of bias in the spawning biomass, with respect to regime shifts scenarios. This level of error could be attributed to the EM not correctly perceiving the recruitment changes simulated by the OM, particularly when regime shifts and recruitment trends are assumed. Indeed, lower levels of estimator bias could be expected by adopting equivalent assumptions in the configuration and conditioning between the estimation model and the operating model (A'mar et al., 2008). The results of our study also showed that the population condition based on a static BRP generated a higher risk of overexploitation and depletion, with lower catches. However, the spawning biomass levels were similar between the evaluated HCRs and the adopted BRP. Therefore, the difference in status depends on the value of dynamic or static virgin biomass. Despite this, the fishery management of anchovy is based on a relative

stock status but setting absolute values for the target and limit biomass. It is important to highlight that, in Chile, fisheries legislation provides for the activation of recovery plans and the establishment of precautionary fishing quotas when low biomass levels are detected. In addition, the long-term  $SSB_{MSY}$  value (static BRP) used for anchovy fishery management is based on an agreement, rather than a verifiable functional measure. The current  $SSB_{MSY}$  value for anchovy has been calculated considering an ecosystem approach given its role as a prey species (Payá et al., 2014), so it does not correspond to 55% of the static virgin biomass, but to a proportion dependent on the productive regime. Thus, applying the  $F_{MSY}$  value does not achieve the long-term  $SSB_{MSY}$  value, creating an artificial condition of permanent overexploitation (Fig. 2.1). The result of this study indicates that the dynamic BRP achieves the fishery management objective in line with the target exploitation criterion.

Depending on the configuration of the HCRs, many of them achieve the target biomass level when random recruitment is considered. However, the lowest biological performance was obtained by the HCR-stair. This HCR exhibited higher catch levels compared to the other evaluated HCRs, but also higher risk of overexploitation. This is explained by the configuration of the HCR-stair, as it allows for catches at extreme depletion levels. On the other hand, the HCR-ramp showed lower depletion levels, leading the stock to full exploitation for most of the simulated period. Catches were lower, but more stable under this HCR because to exploitation is directly associated with the available biomass, and when

biomass depletion occurred, exploitation decreased. Similar results were found by Canales et al. (2020a), who evaluated various HCRs in small pelagic fish in Chile using MSE, but without considering regime shifts. These authors observed that the ramp-type HCR achieved good performance with biomasses tending towards the MSY level. When recruitment regime shifts were included, the HCR-ramp, together with a dynamic BRP, presented a lower risk of depletion and overexploitation. A relevant ecological aspect is that in central Chile anchovy schools together with common sardine (*Strangomera bentincki*) and therefore both species are caught during fishing operations (Pedraza & Cubillos, 2008). Sustained periods of low anchovy recruitment production have led to a drastic reduction in landings, triggering an operational problem due to the spatial and temporal interaction with common sardine. Mixed-type HCRs were not addressed in this study, but we recognize the importance of establishing such control rules to make fishing operations viable and reduce discards and underreporting. Indeed, this issue has been addressed in small pelagic fish fisheries in South Africa, establishing that mixed exploitation strategies are considered favorable for fishery development (Cochrane et al., 1998; De Oliveira et al., 1998, de Moor et al., 2022). Siple et al. (2021) reviewed the current state and key aspects in the development of MSE for small pelagic fish, highlighting factors such as temporal variability in recruitment, growth, maturity, mortality, spatial stock structure, interspecific interactions, and predator-prey relationships. In the present study, we specifically address the temporal variability in anchoveta recruitment; however,

we acknowledge the importance of incorporating other key elements, such as variability in growth and mortality, anchoveta trophic relationships, and its interaction with the common sardine within the southern Humboldt ecosystem.

One of the most significant consequences of recruitment regime shifts is the modification of BRPs. Under this concept, Canales et al. (2021) found that  $SSB_{MSY}$  varied with the recruitment regime in anchovy from northern Chile, recommending that BRPs should vary according to periods of different recruitment regimes. This study determined that through management based on a dynamic indicator, the target level ( $SSB_{MSY}$ ) varied across different recruitment regimes. This resulted in the  $SSB_{MSY}$  level decreasing in line with the regime during periods of poor recruitment, generating a lower risk of overexploitation compared to management based on a static indicator that does not recognize recruitment regime shifts. Indeed, current anchovy fishery management considers a BRP based on a static indicator that would not be sensitive to the high variability of anchovy recruitment (Zúñiga et al., 2021; Feltrim & Zenteno, 2024). Since this effect was not detected in the stock's history, there is a high probability that the strong reductions in fishing mortality were unnecessary. Consequently, not considering regime shifts can lead to errors in BRP estimation, as established by Karp et al. (2019), who indicate that fishery management of living marine resources must adapt to changes in stock production. In this context, the non-stationary reference metric constitutes the appropriate adaptation for managing pelagic fish with a high abundance variability due to environmental changes. This aspect is supported by Maunder & Piner

(2024), who state that the management of such species should adapt dynamic metrics.

Despite the relevance of recruitment regime shifts on the indicators that define the diagnosis of the stock, there is evidence of other life history parameters that have a strong impact on biological reference metrics. In this context, it has been determined that BRPs are critically affected by natural mortality (Brodziak et al., 2011; Thorson et al., 2015; O'Leary et al., 2020). Whitten et al. (2013) found that depletion levels differ when static versus dynamic growth patterns are considered, suggesting that temporally variable cohort-specific growth functions be incorporated into stock assessment. In this sense, our study focused on recruitment trends and regime shifts, which to the best of our knowledge lacked a comprehensive understanding of their impact on anchovy management.

Considering that anchovy is a small pelagic species of high commercial interest and exhibits recruitment regime shifts, the use of a long-term static BRP would not be appropriate since the stock is strongly linked to environmental conditions. In this sense, HCRs conditioned to non-stationary BRPs demonstrated better conservation performance and fishing yield with higher and more stable catches, especially during periods of declining recruitment. However, Szuwalski et al. (2023) determined that adopting dynamic BRPs based on regime shifts generates few conservation benefits, resulting in a decrease in absolute biomass. Bessell-Browne et al. (2024) indicate that in circumstances where the management

strategy is based on relative stock status, it is appropriate to implement HCRs based on dynamic BRPs. Indeed, anchovy management does not specify absolute target biomass levels but considers relative biomass concerning MSY for status definition. Absolute biomass levels for ecosystem services are also not established, as anchovy is not a key prey species in the southern Humboldt upwelling system, and fishery management policies based on current single-species reference points seem adequate to provide protection to anchovy predators (Neira et al., 2022). However, faced with low absolute biomass levels, Chilean fisheries management activates stock recovery plans that lead to reductions in fishing mortality, taking into account the economic and social impacts of adopting recovery measures. In this regard, we recognize that fisheries management should adopt a quantitative reference of absolute spawning biomass (minimum biomass) that ensures sustainability for both the stock and the ecosystem's predators. Recent approaches demonstrate that Ecosystem-Based Fisheries Management (EBFM) for pelagic fish is feasible using Management Strategy Evaluation (MSE), as it allows stakeholders to explore trade-offs among ecosystem objectives (de Moor, 2024).

Currently, the management of anchovy fisheries uses a BRP calculated assuming a fixed and long-term target value (static  $SSB_{MSY}$ ). This procedure has shown little alignment with stock regimes, especially during periods of low recruitment where the stock reached extreme depletion levels, triggering strong reductions in catch quota recommendations. Additionally, fishery management does not have a

formal HCR implemented, and there is a degree of subjectivity in the decision-making process since the General Law of Fisheries and Aquaculture establishes that fishing quotas must be recommended by a Technical Scientific Committee and formally established by the Ministry of Economy. Our analysis concludes that, to determine the anchovy diagnostics in central-southern Chile, a BRP using a non-stationary indicator (dynamic  $SSB_{MSY}$ ) is recommended, as it enhances fishery productivity without compromising population sustainability. Simultaneously, a ramp-type HCR should be applied to determine the annual catch quota. This study demonstrates the feasibility of incorporating such a HCR into the current management of the anchovy fishery, accompanied by a periodic review of its performance given the high variability in recruitment of this fishery resource.

## **CAPÍTULO 3**

### **Análisis de los impactos de la pesca y los cambios de régimen de reclutamiento de anchoveta en la trama trófica de Chile central**

#### **Resumen**

El reclutamiento en peces pelágicos pequeños presenta regímenes asociados principalmente a la variabilidad climática. Además, en el ecosistema las interacciones tróficas y la estructura comunitaria se ven afectadas cuando un grupo funcional clave exhibe fuertes cambios de abundancia por efectos ambientales y/o explotación pesquera. Este podría ser el caso de la anchoveta (*Engraulis ringens*) del sistema de surgencia de la zona centro-sur de Chile, un pez pelágico pequeño que sustenta una importante pesquería, es presa de muchos predadores tope, y exhibe cambios importantes en su reclutamiento. En este estudio se evaluó el impacto ecológico de estrategias de explotación monoespecíficas (mortalidad por pesca objetivo y múltiples de ella) bajo escenarios de cambios de régimen de reclutamiento de anchoveta mediante el software Ecopath with Ecosim (EwE). Se calculó también indicadores de especie clave o keystone e impacto trófico de los distintos grupos funcionales usando rutinas de EwE. Los resultados mostraron que la estrategia de explotación objetivo de anchoveta tuvo bajo impacto sobre sus predadores directos. Escenarios con aumentos de reclutamiento generaron una disminución en torno

a 20% de la biomasa adulta de anchoveta, mientras que asumir bajos niveles de reclutamiento incrementó tanto la biomasa de los depredadores como de la biomasa adulta de anchoveta (disminuyó menos de 5%). Se concluye que la actual mortalidad por pesca objetivo de anchoveta permitiría un nivel seguro de biomasa que permitiría una explotación sustentable y suficiente alimento para sus depredadores. La anchoveta no se constituyó como especie de alto impacto trófico en el ecosistema y frente a bajas en su disponibilidad, ya sea por efecto de cambios de reclutamiento o captura, los predadores podrían dirigir su alimentación hacia otras presas con niveles tróficos similares a la anchoveta. Estos resultados están fuertemente influenciados por supuestos e información ecológica que posee incertidumbre y estudios futuros deberían apuntar a cerrar esas brechas.

### **3.1 Introducción**

El enfoque ecosistémico para pesquerías (EEP) tiene sus orígenes en la declaración de la Convención de las Naciones Unidas sobre el Derecho del Mar acerca de la utilización de los recursos vivos, donde en principio se refiere a que el Rendimiento Máximo Sostenido (RMS) debe calificarse considerando las interrelaciones entre especies y el medio ambiente (Naciones Unidas, 1984). Asimismo, el Código de Conducta para la Pesca Responsable de la Organización para la Pesca y la Acuicultura de las Naciones Unidas (FAO), determina normas

y directrices voluntarias para ejercer la actividad pesquera con el debido resguardo al ecosistema y la biodiversidad (FAO, 1995). No obstante, el progreso ha sido lento y generalmente considera aspectos cualitativos en la asesoría (Pitcher et al., 2009; Howell et al., 2021). Recientemente de Moor (2024) propone enfoques para abordar el EEP orientada a la gestión táctica cuantitativa, incluso sin la consideración de un modelo ecosistémico complejo y altamente demandante en datos. Entre los principales efectos de la pesca sobre los ecosistemas se puede mencionar la reducción de la biomasa de especies objetivo y del by-catch, el incremento de la pesca incidental, y la destrucción de hábitats (Escobar, 2001; Worm et al., 2009). En ese contexto, se considera a la pesca como un depredador con impactos en el ecosistema completo, al punto de alterar las relaciones predador-presa y reducir el nivel trófico de las capturas globales y regionales (Pauly et al., 1998; Hilborn et al., 2017).

El EEP radica en reconocer la dependencia entre los elementos del ecosistema, destacando el factor humano que se asocia con la pesca y las actividades socioeconómicas asociadas (Plagányi et al., 2014; Benson & Stephenson, 2018). Sin embargo, y pese a la existencia de propuestas y pautas para implementar este enfoque, la principal traba en su aplicación radica en traducir efectivamente los aspectos teóricos con la implementación en el manejo real (Lester et al., 2010). El enfoque monoespecífico se considera insuficiente, ya que no incluye las interrelaciones e interacciones en el ecosistema (Beddington et al., 2007; Gibbs & Thébaud, 2012). En particular, en el manejo sobre especies de nivel

trófico bajo ha dominado la mirada monoespecífica en desmedro de la comunitaria. Esto incluso cuando se reconoce el rol de este tipo de especies en el ecosistema. Estas especies canalizan la energía desde la base de la trama trófica hacia los predadores de nivel trófico intermedio y alto, y pueden tener injerencia directa sobre el ecosistema por medio del control tipo cintura de avispa (Cury et al. 2000).

En los ecosistemas marinos, las especies de nivel trófico bajo, dentro de las que se cuentan anchovetas, sardinas, arenques, entre otros -también llamadas "forrajeras"- tienen como principales atributos basar su dieta en el plancton, presentar grandes abundancias, y una tendencia a formar cardúmenes densos (Smith et al., 2011). Dentro de las particularidades biológicas de estas especies destacan su rápido crecimiento individual, su alta mortalidad y fecundidad, y su corto ciclo de vida. Estos atributos confieren a estas especies una rápida capacidad de respuesta frente a la variabilidad climática (Alheit et al., 2012), lo que genera cambios drásticos de su abundancia y distribución (Lehodey et al., 2006). Este comportamiento es propio de peces pelágicos pequeños que habitan ambientes altamente variables, como los sistemas de surgencia de borde oriental de los océanos (Chávez & Messie, 2009; Salas et al., 2011). En consecuencia, la abundancia poblacional crece o decae rápidamente en virtud del régimen climático, impactando procesos biológicos críticos como el reclutamiento (Luch-Cota, 2012; Chávez et al., 2003). El EEP no sólo es clave en detectar los cambios de biomasa por efecto de la pesca y la condición biológica de un stock, sino que

también considera a este tipo de especies pelágicas como un grupo funcional clave en el proceso de transferencia de energía en el ecosistema (Pikitch et al., 2012)

El manejo tradicional de recursos pesqueros, incluidos los peces pelágicos pequeños, utiliza como objetivo de sustentabilidad el Rendimiento Máximo Sostenido (RMS) (Pauly & Froese, 2021). El RMS corresponde al mayor nivel de captura que se puede obtener en el largo plazo sin comprometer la capacidad productiva del stock (Schaefer, 1954). Para alcanzar la biomasa que produce el RMS ( $B_{RMS}$ ), se aplica un nivel de mortalidad por pesca ( $F_{RMS}$ ) alineado con este referente biológico. Sin embargo,  $F_{RMS}$  se estima bajo un enfoque monoespecífico que no reconoce el rol de estas especies en el ecosistema (Guillen et al., 2013). La productividad de los depredadores (e.g., crecimiento, reproducción y supervivencia) está fuertemente condicionada a la disponibilidad de presas de nivel trófico bajo. Por otro lado, el manejo basado en el RMS tradicional no considera la conocida variabilidad del reclutamiento en especies pelágicas. Esto puede sesgar las acciones de manejo frente a la presencia de cambios de régimen de productividad al existir una fuerte dependencia del reclutamiento con el clima (Berger 2019). El Capítulo 2 de esta tesis abordó esta incertidumbre simulando escenarios de reclutamiento para evaluar Reglas de Control de Captura (RCC) mediante Evaluación de Estrategias de Manejo (EEM). Siple et al. (2021) determinaron que, en peces pelágicos pequeños, la variación

temporal del reclutamiento, la estructura espacial y la interacción de especies son consideraciones claves para el manejo pesquero.

La anchoveta (*Engraulis ringens*) es una especie pelágica pequeña de alto interés económico en la zona el centro sur de Chile, ya que sustenta una importante flota artesanal y una industrial que en conjunto extraen unas 250 mil toneladas anuales (Zúñiga, 2021). La anchoveta se asocia a zonas de alta productividad biológica generada por la surgencia estacional que ocurre en los meses de septiembre a marzo (Arcos & Navarro, 1986; Arcos et al., 1987; Daneri et al., 2000). En términos biológicos, la anchoveta presenta rápido crecimiento, alta tasa de mortalidad natural y ciclo de vida corto que no supera los cinco años (Cubillos et al., 2001). Su reclutamiento coincide con la surgencia estacional máxima durante los meses de octubre a marzo (Cubillos & Arcos, 2002). Diversos estudios han analizado la relación entre el ambiente y el reclutamiento de anchoveta del sistema de Humboldt sur (Yáñez et al., 1992; Cubillos, 1999; Cubillos & Arcos, 2002; Gómez, 2008; Arteaga et al., 2014, Zunguza et al., 2022), destacándose que factores ambientales como la temperatura y el aporte fluvial de los ríos, entre otros, tienen una fuerte incidencia sobre la variabilidad del reclutamiento. Recientemente, Arteaga et al. (2024) determinaron que existen regímenes de productividad de reclutamientos de anchoveta relacionados con las condiciones de viento que promueven la surgencia estacional en el centro sur de Chile. En virtud de lo anterior, y en el marco del manejo pesquero, los cambios de régimen deberían asociarse con Puntos Biológicos de Referencias (PBR) dinámicos y

específicos para cada régimen productivo (Bessell-Browne et al., 2024; Arteaga et al., 2025)

Recientemente, se han revisado los Puntos Biológicos de Referencias (PBR) implementados en las pesquerías de peces pelágicos pequeños en Chile. Neira et al. (2019) diseñaron bases científico-técnicas para implementar el enfoque ecosistémico en la pesquería de sardina austral (*Sprattus fueguensis*) de aguas interiores de la Región de Los Lagos en Chile, determinando que la estrategia de explotación de mortalidad por pesca en el RMS ( $F_{MRS}$ ) permite una explotación sostenible del recurso, y sólo doblando dicha mortalidad, se generarían impactos negativos en la sustentabilidad de los predadores. Neira et al. (2022) consideraron que el PBR asociado a la mortalidad por pesca en el RMS en la pesquería de anchoveta de Chile centro sur considera el enfoque ecosistémico permitiendo que la biomasa desovante se mantenga en torno al nivel objetivo con un bajo impacto negativo sobre los predadores. Sin embargo, dicha estrategia de explotación basada en el RMS considera que el reclutamiento es estimado de manera aleatoria e independiente y no incluye tendencias en el reclutamiento (e.g., cambios de régimen). La plataforma de modelación ecotrófica Ecopath with Ecosim (EwE) es un enfoque para apoyar la implementación del enfoque ecosistémico, ya que permite modelar el efecto de las interacciones tróficas de las especies además de la variabilidad ambiental sobre la dinámica de las especies recurso y la consecución de los objetivos de manejo. En ese contexto, el objetivo de este capítulo consiste en determinar mediante modelación

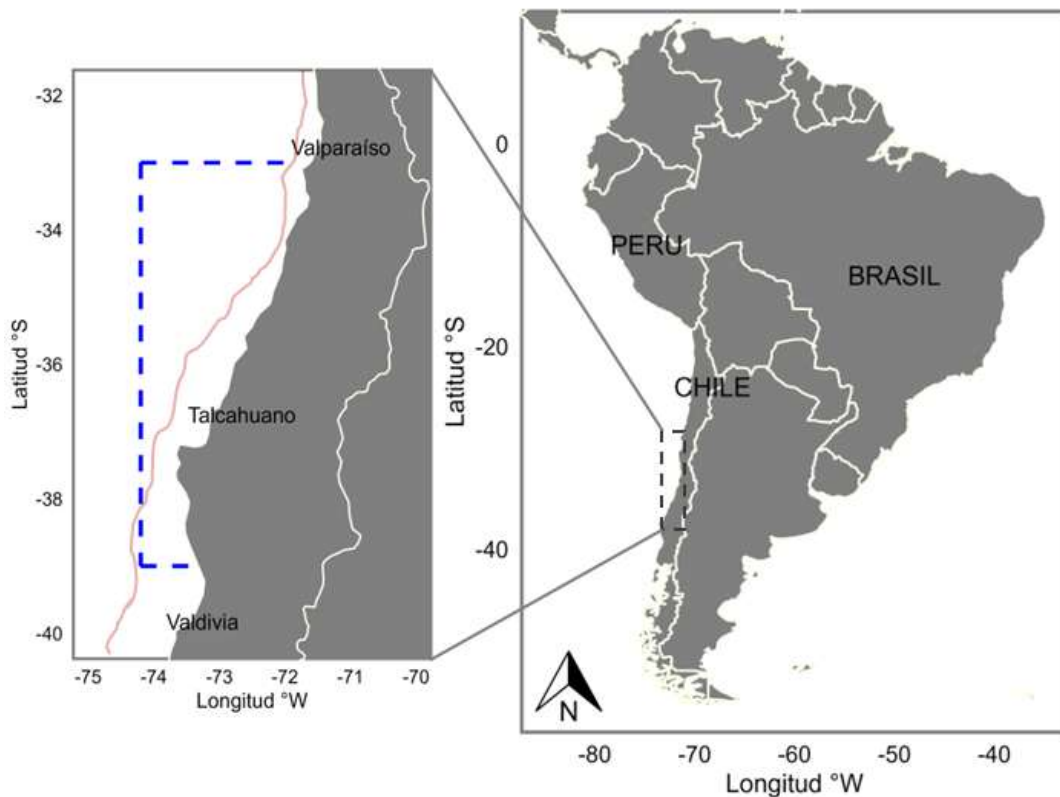
ecotrófica (EwE) el impacto ecológico en el ecosistema resultante de aplicar estrategias de explotación monoespecíficas y escenarios de cambios de productividad asociado al reclutamiento de anchoveta del sur del sistema de Humboldt.

## **3.2 Materiales y métodos**

### **3.2.1 Principales características del modelo**

El área de estudio corresponde a la zona marina del centro sur de Chile, entre los 33 y los 39°S, y se extiende desde la costa hasta las 60 millas náuticas (Fig. 3.1). En este estudio se utilizó el modelo desarrollado por Barros et al. (2024), quienes modificaron y actualizaron el modelo original de Neira et al. (2004). El modelo fue construido utilizando el software Ecopath with Ecosim (EwE, Polovina & Ow, 1985; Christensen & Pauly, 1992; Walters et al., 1997; Pauly et al., 2000; Walters et al., 2000) y representa la trama trófica marina de la zona centro-sur de Chile en el año 1992. Está compuesto por 29 grupos funcionales, abarcando desde productores primarios, zooplancton, peces, crustáceos y predadores tope como mamíferos y aves marinos. Además, el modelo consideró las siguientes flotas pesqueras: cerco industrial, cerco artesanal, arrastre industrial, enmalle artesanal y arrastre camaronero). El modelo fue proyectado en el tiempo desde el año 1992 hasta el 2018 y se ajustó a series de observaciones de biomasa y capturas usando mortalidades por pesca, parámetros de vulnerabilidad a

depredación y anomalías de producción primaria entre 1992 y 2018 como forzantes. Para encontrar el mejor modelo dado los datos, se aplicó el procedimiento de parametrización automatizado por Scott et al. (2016). Mayores detalles del modelo, proceso de ajuste y series de tiempo consideradas se pueden consultar en Barros et al. (2024).



**Figura 3.1.** Zona de estudio que considera el modelo Ecopath with Ecosim utilizado en este estudio, comprendida entre los 33° y 39° de latitud sur sobre la plataforma continental de la zona centro sur de Chile desde la costa hasta 60 millas náuticas mar adentro. La línea roja denota la isóbata de los 500 metros de profundidad donde se ubica el quiebre de la plataforma continental.

### 3.2.2 Modelo Ecopath with Ecosim

EwE tiene dos módulos, el primero conformado por Ecopath que constituye una representación estática del sistema en un período de tiempo dado y tiene dos supuestos principales: a) el balance de masa y b) la producción de cada grupo es balanceada por la depredación, exportación y mortalidad. El balance de masa para cada grupo funcional se determina mediante la siguiente ecuación:

$$Q = P + R + U \quad (1)$$

donde Q es el consumo, P la producción, R respiración y U es el alimento no asimilado. Por su parte, el balance de la producción de cada grupo funcional se calcula como:

$$P_i = Y_i + B_i M_{2i} + E_i + BA_i + M_{0i} \quad (2)$$

donde  $P_i$  es la tasa de producción total del grupo i,  $Y_i$  es la captura de i;  $M_{2i}$  es la mortalidad por depredación;  $B_i$  es la biomasa total del grupo i;  $E_i$  es la tasa de migración neta y  $BA_i$  es la acumulación neta de biomasa del grupo i.  $M_{0i}$  es la tasa de otras mortalidades (no considera pesca ni depredación). El módulo de Ecosim es un modelo dinámico temporal que representa a la biomasa variando en el tiempo para cada grupo i, representado mediante la siguiente ecuación:

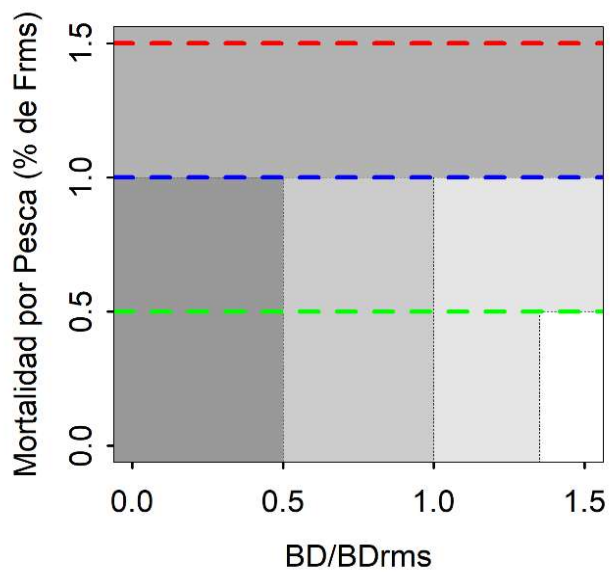
$$\frac{dB_i}{dt} = g_i \sum_{j=1}^n c_{ji}(B_i, B_j) - M_{0i} B_i - F_i B_i - \sum_{j=1}^n c_{ji}(B_i, B_j) \quad (3)$$

donde  $\frac{dB_i}{dt}$  es la tasa de cambio de biomasa de cada grupo  $i$  en un intervalo de tiempo  $t$ ;  $g_i$  es la eficiencia de crecimiento neto  $\frac{P}{Q}$  del grupo  $i$ ;  $c_{ji}(B_i, B_j)$  es la función que predice el consumo de la presa  $i$  por el predador  $j$ ;  $F_i$  es la tasa de mortalidad por pesca del grupo  $i$ . El presente modelo permite simulación temporal para evaluar el efecto de funciones forzantes sobre la biomasa de uno o más grupos funcionales. En este caso la simulación incorporó tanto los escenarios de reclutamiento como los de mortalidad por pesca basado en el RMS y múltiples de esta.

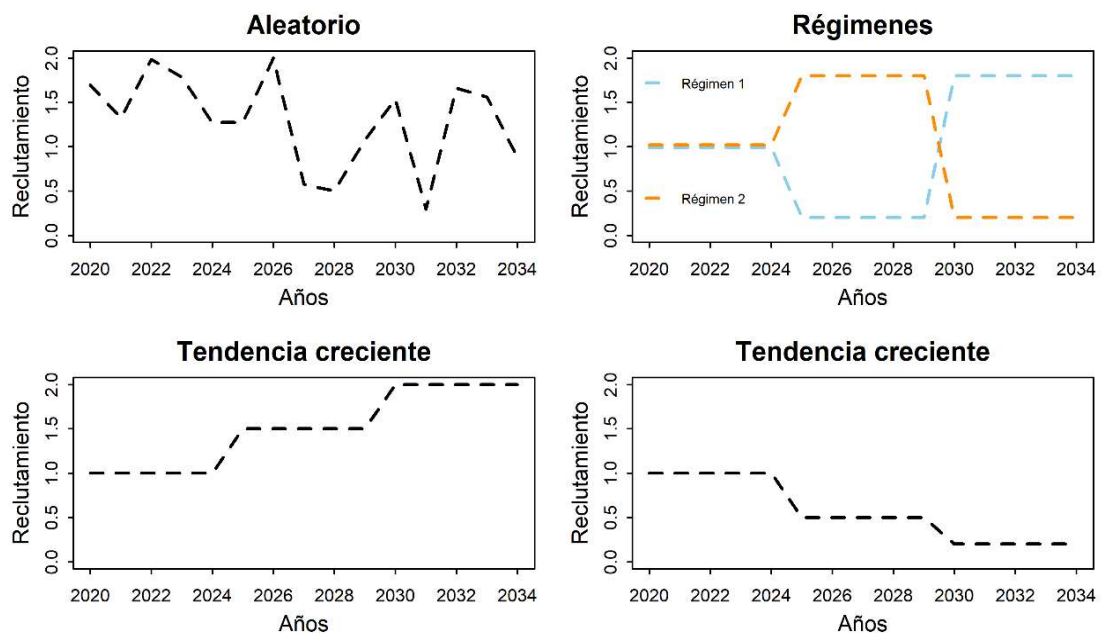
### **3.2.3 Escenarios de mortalidad por pesca y regímenes de reclutamiento**

En primer lugar, simulamos mediante Ecosim (Ecuación 3) el escenario base que correspondió a una moratoria en anchoveta ( $F=0$ ) a partir del año 2019. La simulación se detuvo cuando el sistema alcanzó el equilibrio (momento del tiempo donde la biomasa de cada grupo en el sistema se estabilizó en un valor de largo plazo). Con este procedimiento se buscó tener una aproximación de la biomasa de cada grupo funcional que existiría en el ecosistema si la anchoveta no estuviera sometida a explotación. Estos valores de biomasa se denominaron  $B_{0i}$ . Los resultados de los escenarios descritos a continuación se compararon con este escenario base.

A partir de este nivel de equilibrio se simuló niveles de mortalidad por pesca objetivo ( $F_{RMS}$ ) y múltiplos de dicho valor (50% y 150% de  $F_{RMS}$ ) para anchoveta durante 15 años (Fig. 3.2), considerando 4 escenarios de regímenes de reclutamiento (Fig. 3.3). El primer escenario (aleatorio) consideró cambios aleatorios del reclutamiento de anchoveta. El segundo caso (Regímenes) consideró quiebres de tendencia creciente y decreciente a partir del año 6 y el año 11 en un nivel de 80%. El tercer escenario forzó incrementos escalonados en el reclutamiento cada 5 años (Tendencia creciente) asumiendo un cambio relativo de 50% en el año 6 y 200% en el año 11 respecto del reclutamiento al inicio de la simulación. El cuarto escenario representa decaimiento escalonados del reclutamiento (Tendencia decreciente) y establece 5 años de caída de reclutamiento en un 50% y al cabo del año 11 20% respecto del reclutamiento al inicio de la simulación. Las simulaciones comenzaron bajo un régimen intermedio, es decir reclutamiento igual al inicial (i.e.,  $R=1$ ), para garantizar que el stock alcanzara un nivel de abundancia equivalente entre distintos escenarios. Los cambios de régimen fueron seleccionados considerando 5 años, ya que representa la longevidad máxima de anchoveta (Cubillos et al., 2021) (Fig. 3.3).



**Figura 3.2.** Escenarios de mortalidad por pesca simulados en anchoveta centro-sur usando Ecopath with Ecosim. En azul la mortalidad por pesca constante en el RMS ( $F_{RMS}$ ) que no varía respecto del nivel de biomasa BD ni de la razón de BD y BD en el RMS. La línea verde equivale al 50% de  $F_{RMS}$  y la roja al 150% de  $F_{RMS}$

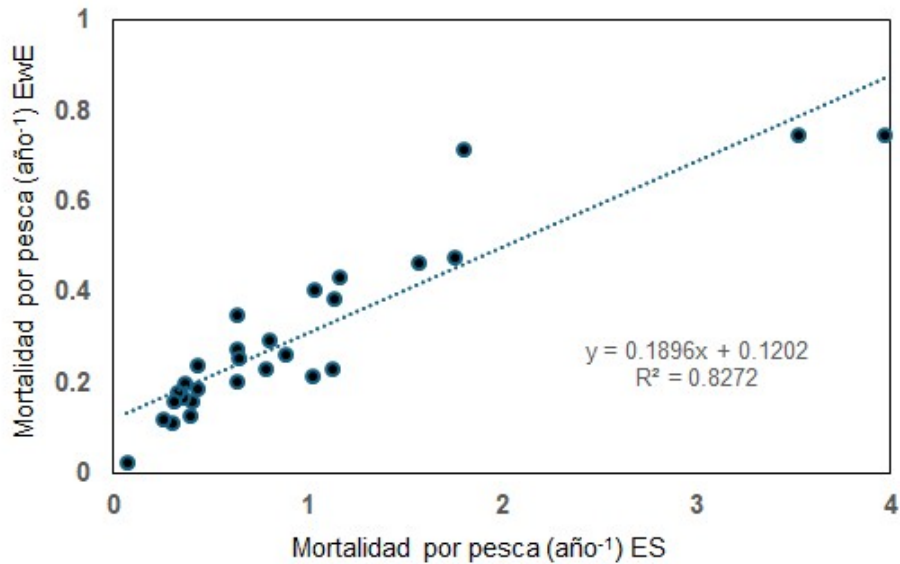


**Figura 3.3.** Escenarios de reclutamiento de anchoveta expresados como la proporción de  $R_0$  en el proceso de simulación de 15 años. El escenario regímenes contiene dos alternativas de reclutamiento “Régimen 1” y “Régimen 2” ambos alternando en la productividad.

Los cambios de regímenes de reclutamiento se simularon en Ecosim forzando la biomasa de la stanza juvenil de anchoveta en la ecuación 3 de acuerdo con los escenarios descritos anteriormente. En EwE, una stanza es una agrupación de individuos de una especie que pertenecen a una específica etapa de su ciclo de vida donde la tasa de mortalidad y la composición de dieta son similares (Christensen et al., 2005). La mortalidad por pesca ( $F$ ) para los grupos funcionales recurso se calculó como:

$$F = \frac{Y}{B} \quad (4)$$

donde Y es la captura (i.e., toneladas/km<sup>2</sup>) y B es la biomasa (en toneladas/km<sup>2</sup>), mientras que, en los modelos de evaluación de stock, donde F se calcula usando la captura y abundancia en número de individuos. Por lo tanto, para calcular F y F<sub>RMS</sub> se aplicó la aproximación de Buchheister et al. (2017) para aproximarnos al F<sub>RMS</sub> estimado en la evaluación de stock de anchoveta año 2018 mediante regresiones lineales entre F basado en captura (Ecopath) y F basado en abundancia (Zúñiga et al., 2021) (Fig. 3.4).



**Figura 3.4.** Relación lineal entre la mortalidad por pesca (F) obtenida desde el modelo de Evaluación de Stock Oficial de anchoveta en la zona central de Chile generado por el Instituto de Fomento Pesquero (ES) y el obtenido desde el modelo ecotrófico (EwE) aplicado a la trama trófica de la zona central de Chile.

Para cuantificar el impacto de la explotación de anchoveta en los distintos escenarios de regímenes de reclutamiento, se registró los cambios de biomasa de cada grupo funcional al final de los 15 años de simulación respecto de su  $B_0$ . También, se analizó los cambios de biomasa respecto  $B_0$  durante los períodos de reclutamiento más bajo y alto de cada escenario.

### **3.2.4 Índices de especie clave**

Con el objetivo de identificar especies que podrían desempeñar funciones ecológicas importantes como presas en las tramas tróficas, se calculó el índice SURF (Supportive Role to Fishery ecosystems), desarrollado por Plagányi & Essington (2014). Este método permite distinguir de manera sencilla, en base a las dietas de los depredadores, si una especie forrajera califica o no dentro de la categoría de especie rango 3 *sensu* Smith et al. (2011). Una especie es rango 3 si su agotamiento afecta fuertemente el ecosistema resultando en que la biomasa de, al menos una especie predatora, disminuye en 70% o más, o que el 10% de los consumidores secundarios (nivel trófico  $\geq 3$ ) disminuye entre un 40% y un 69%. El umbral por encima del cual una especie sería indicada como “clave” (rango 3) corresponde a un índice SURF  $> 0,001$  (Plagányi & Essington, 2014). También se calculó el índice funcional de (KS) propuesto por Valls et al., (2015), con el objetivo de determinar si la anchoveta se constituye como especie con característica de especie keystone.

### **3.2.5 Superposición de predadores**

Múltiples índices pueden ser derivados desde Ecopath, entre ellos, el índice de superposición de nicho que representa la proporción de presas y predadores compartidos entre diferentes grupos funcionales. Dicho indicador puede ser descompuesto en superposición de presas y depredadores. Este último, fue

utilizado para determinar aquellos grupos funcionales que comparten similar nicho con la anchoveta. Un valor 0 indica que las presas no comparten predador y un valor 1 indica sobreposición completa de predadores. Siguiendo a Lasalle et al. (2014) la sobreposición de nicho entre dos grupos se supuso importante cuando se alcanzó un nivel igual o mayor a 0,6.

### **3.2.6 Índice de desempeño reducción de biomasa**

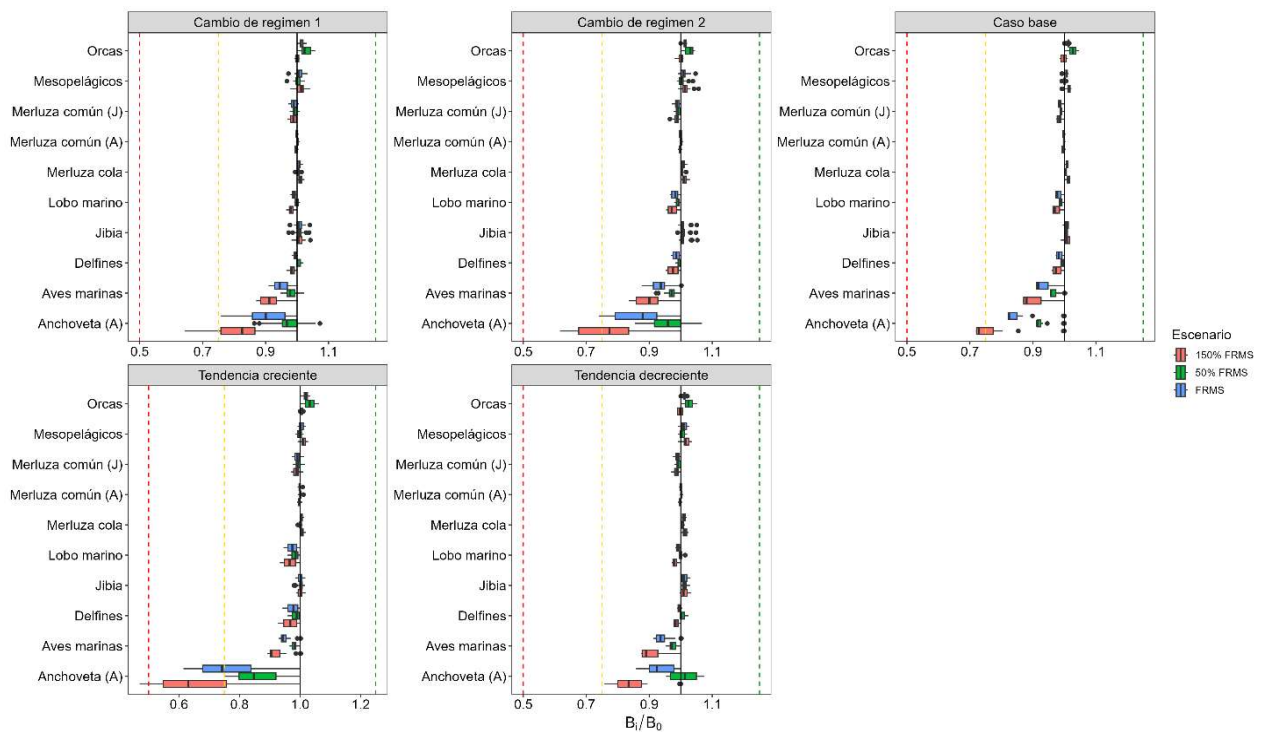
Para evaluar el impacto de la remoción de anchoveta en el ecosistema, se consideró que hasta un 25% en la reducción de la biomasa de peces forrajeros constituye un nivel razonable para asegurar la biomasa de depredadores dependientes de este tipo de peces (Pikitch et al., 2012). Siguiendo a Neira et al., (2022) y considerando las recomendaciones de Buchheister et al. (2017) y Hilborn et al. (2017), en este estudio se estableció un límite precautorio para la reducción de la biomasa del grupo funcional igual a 75% respecto de su biomasa sin considerar pesca de anchoveta,  $B/B_0 = 0.75$  (75% de  $B_0$ ) y un límite menos precautorio que equivalente a la reducción de la biomasa del grupo funcional al 50% de  $B_0$ ,  $B/B_0 = 0,50$ .

### 3.3 Resultados

Los resultados mostraron que la mortalidad por pesca ejercida sobre la anchoveta bajo un escenario de reclutamiento aleatorio (caso base) no generó diferencias notorias en el nivel de reducción de biomasa de los principales depredadores (Fig. 3.5). En este escenario la biomasa del grupo aves marinas disminuyó entre 12% y 5%, la del lobo marino entre 3% y 2%, y la de los delfines entre 4% y 1% respecto de la biomasa de cada grupo en ausencia de pesca de anchoveta. En el caso de las aves marinas, se observó que las variantes de  $F$  generaron diferentes estados de agotamiento, siendo más acentuada la reducción con una política de explotación de 150% de  $F_{RMS}$  que redujo las aves un 12%. En este último escenario, la biomasa del lobo marino y los delfines disminuyó en torno al 3%, seguidos por la merluza juvenil con un 2%. Cuando la mortalidad por pesca objetivo se incrementó en 50%, la reducción de la biomasa de anchoveta adulta se ubicó en 72% (vale decir, se redujo 28%), levemente por debajo del nivel de referencia precautorio de 75%. El nivel de  $F_{RMS}$  también generó disminución en la biomasa de anchoveta adulta (cayó 19% respecto de  $B_0$ ) y bajo el escenario donde se aplicó 50% de  $F_{RMS}$  se observó una reducción de biomasa adulta de 8% (Fig. 3.5, caso base).

Bajo escenarios de cambio de régimen en el reclutamiento de anchoveta no se observó diferencias en la depleción de biomasa de los grupos funcionales, ya sea por efecto de un régimen productivo que comienza bajo (Cambio de régimen 1; Fig. 3.5) o alto (Cambio de régimen 2; Fig. 3.5). Lo mismo se observó en el

escenario de reclutamientos aleatorios, donde la mayor reducción de biomasa ocurrió en el grupo funcional aves marinas, seguido de lobo marino y delfines (Figura 3.5, caso base).



**Figura 3.5.** Agotamiento de la biomasa en función de la razón  $B_i/B_0$  para los principales funcionales del ecosistema centro sur de Chile, por efecto de los escenarios de mortalidad por pesca ( $F$ ) y regímenes de reclutamiento de la anchoveta. Las líneas segmentadas rojas indican el nivel blando de 50% de  $B_0$  y en verde el nivel rígido de 75% de  $B_0$ .

Los escenarios de mortalidad por pesca evaluados generaron distintos niveles de depleción de biomasa tanto en aves marinas como en anchoveta adulta. No obstante, la biomasa de estos grupos no decayó más allá del umbral de 75% de depleción. La principal diferencia entre los escenarios de cambio de régimen y el escenario base ocurrió en el nivel de variabilidad del estimado de reducción, observándose mayor variabilidad en el escenario de cambio de régimen.

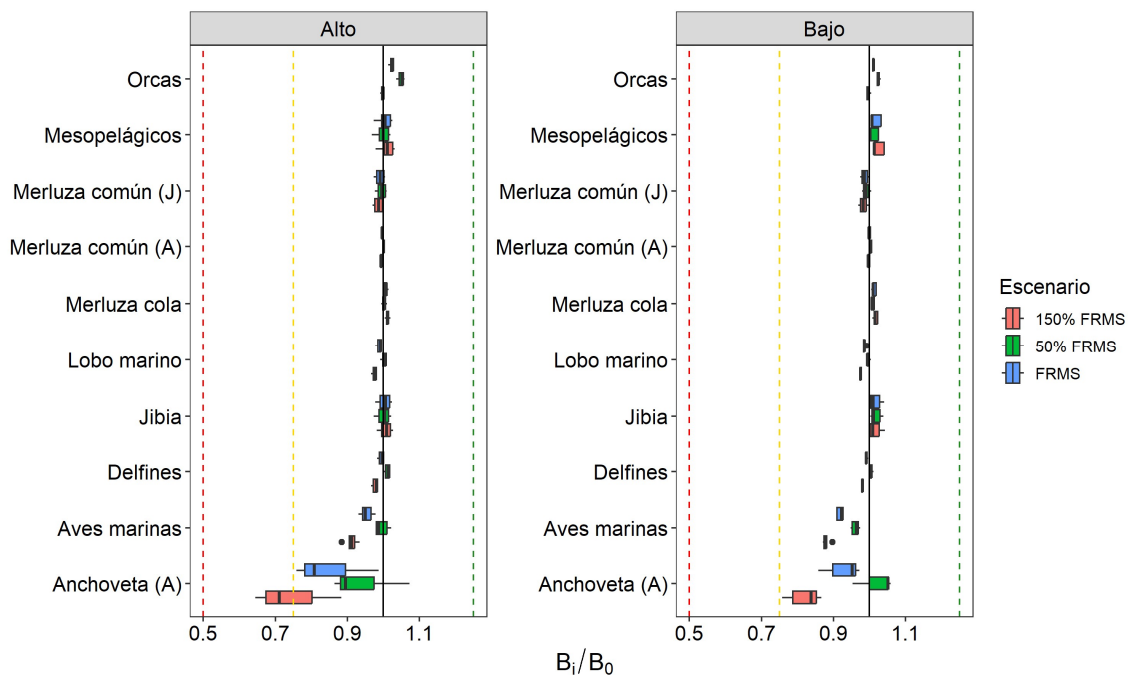
Cuando se evaluó tendencias crecientes y decrecientes en el reclutamiento de anchoveta (Fig. 3.5), el nivel de reducción de los grupos funcionales varió escasamente. Bajo la tendencia creciente del reclutamiento la depleción de biomasa del lobo marino (95%) fue menor respecto del escenario con reclutamientos decrecientes (99%), similares resultados se presentaron para los delfines. No obstante, las aves marinas mostraron mayor reducción frente a disminución de productividad de reclutamiento de anchoveta bajo todos los niveles de mortalidad por pesca evaluados. A su vez, una explotación de 150%  $F_{RMS}$  de anchoveta resultó en una mayor reducción bajo un escenario de reclutamiento descendente. No obstante, este efecto no se observó en otros grupos funcionales. Al respecto, el lobo marino y los delfines mostraron menores niveles de depleción en torno al 98% frente a escenarios de reclutamiento declinante, condición que contrastó con la reducción de biomasa bajo el escenario de alto reclutamiento donde dichos predadores redujeron su biomasa alrededor de 6%.

Otro aspecto de relevancia es el efecto de los escenarios de explotación y reclutamiento de anchoveta sobre la reducción de la biomasa de anchoveta adulta. En todos los escenarios de reclutamiento se observó que la explotación redujo la biomasa adulta cuando la pesca excedió el nivel objetivo del  $F_{RMS}$ . El mayor contraste se generó en el escenario de reclutamientos crecientes donde se observó la mayor reducción observada en todos los grupos funcionales. En específico, se evidenció una reducción de 25% en la biomasa de anchoveta adulta y sólo con la estrategia de explotación de 50% de  $F_{RMS}$  se logró un agotamiento de biomasa menor a 20% (Fig. 3.5). En el escenario de reclutamientos decrecientes la simulación mostró una menor reducción de biomasa tanto de anchoveta adulta como de los depredadores. Incluso con una explotación de 150% el nivel de  $F_{RMS}$  la reducción de anchoveta adulta no sobrepasó el 20%.

Las simulaciones mostraron que cuando hubo escenarios de cambios de régimen y tendencia en los reclutamientos, el estimado de agotamiento de biomasa presentó mayor variabilidad en la biomasa adulta de anchoveta y sus principales depredadores (aves marinas, delfines y lobo marino). En particular, los mayores niveles de dispersión se concentraron en los escenarios de cambios de régimen y tendencia creciente de reclutamiento. En este último, el estimado de agotamiento de anchoveta adulta presentó los mayores desvíos.

### **3.3.1 Agotamiento de biomasa bajo cambios de régimen cíclicos**

Los resultados bajo estos cambios de régimen fueron similares a los escenarios de cambio de régimen los cuales integran un ciclo de alto y bajo reclutamiento (Fig. 3.6). Sin embargo, el nivel de agotamiento fue menor tanto para la anchoveta adulta como para los depredadores cuando se considera un estado de altos reclutamientos. En la situación de bajos reclutamientos, el grupo más impactado en términos de biomasa fueron las aves marinas mientras que el resto de los depredadores se mantuvo en niveles de agotamiento similares al caso de bajos reclutamientos. La biomasa de anchoveta adulta no decayó bajo el umbral de referencia del 75%.



**Figura 3.6.** Agotamiento de la biomasa en función de la razón  $B_i/B_0$  de los principales funcionales del ecosistema centro sur de Chile. Se muestran los grupos que tuvieron impacto por efecto de los escenarios de mortalidad por pesca (F) y regímenes de reclutamiento alto y bajo de anchoveta. Las líneas segmentadas rojas indican el nivel blando de 50% de  $B_0$  y en verde el nivel rígido de 75% de  $B_0$ .

**Tabla 3.1.** Sobreposición de predadores entre diferentes grupos funcionales del modelo. Un valor 0 indica que las presas no comparten predador y un valor 1 indica sobreposición completa. Se consideró un nivel superior de 0,6 como indicador de sobreposición importante (Lassalle et al., 2014). En gris el grupo funcional de anchoveta adulta y juvenil destacando en azul las especies que tienen el mismo predador.

Nº	grupo funcional	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
1	Orcas																										
2	Delfines																										
3	AvesMarinas	1	1			0.03					1.00	0.00		0.00		0.00		0.00	0.00								
4	Lobo marino comun	1	1			0.03					1.00	0.00		0.00		0.00		0.00	0.00								
5	Merl.ComunAD			1	0.01	0.69	0.24	0.25	0.25	0.25		0.29	0.17	0.06	0.01	0.15	0.15	0.13	0.09		0.01	0.00	0.04				
6	Merl.ComunJV			0.01	1	0.00	0.56	0.01	0.01	0.01		0.01	0.57	0.57	0.66	0.89	0.89	0.81	0.82	0.89	0.87	0.07	0.00	0.02			
7	Congrio	0.03	0.03	0.69	0.00	1	0.31				0.03	0.00	0.12	0.08		0.02		0.02									
8	Lenguado			0.24	0.56	0.31	1						0.94	0.96	0.07	0.27	0.29	0.07	0.06	0.19	0.16	0.11	0.00	0.00			
9	Besugo			0.25	0.01			1	1	1		0.94	0.25	0.01		0.01		0.01									
10	Blanquillo			0.25	0.01			1	1	1		0.94	0.25	0.01		0.01		0.01									
11	Pejerrata azul			0.25	0.01			1	1	1		0.94	0.25	0.01		0.01		0.01									
12	Raya	1	1			0.03		0.00	0.00	0.00	1	0.00		0.00		0.00		0.00	0.00								
13	Jbia	0.00	0.00	0.29	0.01	0.00		0.94	0.94	0.94	0.00	1	0.25	0.02	0.00	0.01	0.00	0.01									
14	Merl.Cola			0.17	0.57	0.12	0.94	0.25	0.25	0.25		0.25	1	0.95	0.07	0.27	0.30	0.07	0.06	0.19	0.17	0.11		0.00			
15	Jurel	0.00	0.00	0.06	0.57	0.08	0.96	0.01	0.01	0.01	0.00	0.02	0.95	1	0.07	0.27	0.30	0.07	0.07	0.19	0.17	0.12		0.00			
16	Mesopelagicos			0.01	0.66	0.00	0.07	0.00	0.00		0.00	0.07	0.07	1	0.71	0.69	0.73	0.74	0.75	0.74	0.01						
17	Sard.ComunAD	0.00	0.00	0.15	0.89	0.02	0.27	0.01	0.01	0.01	0.00	0.01	0.27	0.27	0.71	1	1.00	0.97	0.95	0.90	0.90	0.03					0.02
18	Sard.ComunJV			0.15	0.89	0.00	0.29	0.00	0.00		0.00	0.30	0.30	0.69	1.00	1	0.95	0.93	0.88	0.88	0.04						0.02
19	AnchovetaAD	0.00	0.00	0.13	0.81	0.02	0.07	0.01	0.01	0.01	0.00	0.01	0.07	0.07	0.73	0.97	0.95	1	0.99	0.93	0.90	0.01				0.02	
20	AnchovetaJUV	0.00	0.00	0.09	0.82		0.06				0.00		0.06	0.07	0.74	0.95	0.93	0.99	1	0.95	0.91	0.01				0.02	
21	Lang.ColoradoAD				0.89		0.19						0.19	0.19	0.75	0.90	0.88	0.93	0.95	1	0.97	0.15	0.05	0.02			
22	Lang.ColoradoJV				0.01	0.87	0.16						0.17	0.17	0.74	0.90	0.88	0.90	0.91	0.97	1	0.20	0.22	0.02			
23	Lang.Amarillo				0.00	0.07	0.11						0.11	0.12	0.01	0.03	0.04	0.01	0.01	0.15	0.20	1	0.420	0.00			
24	Cam.Nailon				0.04	0.00	0.00													0.05	0.22	0.42	1				
25	Macrozoo				0.02		0.00						0.00	0.00	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02		1	0.05	0.03	0.01
26	Mesozoo																							0.05	1	0.00	0.00
27	Microzoo																							0.03	0.00	1	0.51
28	Fitoplancton																							0.01	0.00	0.51	1

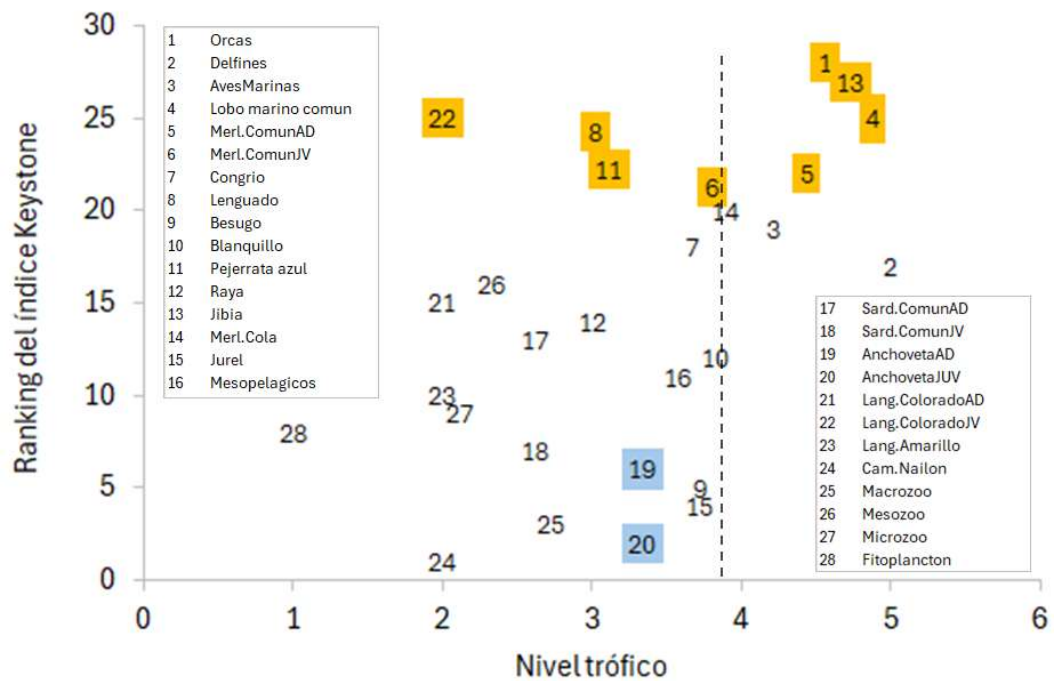
### **3.3.2 Sobreposición de predadores**

Con el objetivo de explicar los cambios de biomasa de anchoveta dado los escenarios de cambios de régimen, en la Tabla 3.1 se muestra los resultados del análisis de sobreposición de predadores entendida como la proporción de depredadores que una presa dada comparte con otras presas. La sobreposición de predadores más alta para la anchoveta se estableció con sardina común adulta y sardina común juvenil en un 96% y 94%, respectivamente. En segundo lugar, el langostino colorado adulto y juvenil presentaron una sobreposición de 92%. La merluza juvenil también tuvo una sobreposición de predador de 82%, mientras que los peces mesopelágicos alcanzaron 73%. En un nivel menos importante la merluza adulta tuvo una sobreposición de depredadores con anchoveta adulta de 13% (Tabla 3.1). Todas estas especies, exceptuando la merluza adulta, comparten un rol trófico similar y cualquiera de ellas podría ser reemplazada por el predador frente a la eventualidad que la biomasa decaiga.

### **3.3.3 Índice de especie clave en el ecosistema**

El índice Keystoneness (Valls et al., 2015) indicó que el grupo funcional con mayor ranking fueron las orcas (Fig. 3.7), esto significa que es un grupo de alta importancia ecológica debido a su impacto trófico en el ecosistema en desmedro de su baja biomasa. En segundo lugar, el ranking indica que los grupos funcionales jibia, lobo común, langostino colorado y merluza común presentaron impacto trófico moderado a alto. Los peces pequeños pelágicos sardina común y

anchoveta se ubicaron en una posición de importancia intermedia con un nivel trófico igual a 3,3 en anchoveta y 2,6 para sardina común. Este último grupo funcional obtuvo un mejor ranking de importancia trófica que la anchoveta, siendo más relevante la anchoveta adulta y que la anchoveta juvenil (Fig. 3.7). En ese contexto, los reclutas de anchoveta a pesar de tener un nivel trófico intermedio obtuvieron uno de los indicadores de especie clave más bajos. Por lo tanto, la anchoveta no sería un grupo funcional de nivel trófico bajo clave en la zona centro-sur de Chile. Por otro lado, la aplicación de la prueba SURF para anchoveta, que se basa en las dietas de los depredadores de anchoveta en el modelo ecotrófico utilizado en este estudio, indicó que esta especie no calificaría como especie forrajera clave en el ecosistema de Chile centro-sur. Esto debido a que los valores del SURF para anchoveta adulta y anchoveta juvenil fueron menores que el umbral de 0,001.



**Figura 3.7.** Diagrama de dispersión del rango de cada grupo funcional, basado en su índice de importancia clave en orden ascendente (especies clave tienen altos rangos) en el eje x, y el nivel trófico (NT) del grupo funcional en el eje y. Cada punto es un grupo funcional con número y nombre visualizado en la leyenda. Se informa el tercer cuartil del nivel trófico de los grupos en el ecosistema (Tercer cuartil nivel trófico=3,85; línea vertical segmentada) indicando el límite de bajo o alto nivel trófico. En amarillo los grupos funcionales con mayor ranking e impacto trófico en el ecosistema analizado. En celeste, se ubica la anchoveta.

### 3.4 Discusión

En este estudio se evaluó el impacto en el ecosistema derivado de la explotación pesquera sobre anchoveta y de la variabilidad en su reclutamiento. Se observó que la estrategia de explotación monoespecífica ( $F_{RMS}$ ) sobre la anchoveta no tuvo un impacto crítico sobre sus depredadores directos, en cuanto su biomasa no decayó más allá de 25% (límite precautorio 75% de  $B/B_0$ ). En este sentido, el valor de  $F_{RMS}$  en anchoveta resguardaría el ecosistema analizado, al permitir suficiente alimento para sus depredadores. No obstante, la biomasa adulta de anchoveta presentó la mayor reducción de biomasa entre todos los grupos funcionales estudiados. Por otro lado, cuando se forzaron aumentos de productividad asociados al reclutamiento de anchoveta la biomasa adulta disminuyó (en torno al 75% de agotamiento). Por el contrario, bajo tendencia declinante del reclutamiento tanto la biomasa de los predadores como la biomasa adulta de anchoveta presentaron menor reducción, situación que revelaría un potencial cambio en la preferencia de presas por parte de estos depredadores frente a cambios de productividad de la presa.

El potencialmente bajo efecto de la pesca de peces pelágicos pequeños como la anchoveta sobre sus predadores, podría relacionarse con los resultados de Hilborn et al. (2017) quienes exploraron la relación empírica entre la abundancia de peces forrajeros y la abundancia de depredadores para una variedad de pesquerías de Estados Unidos. Estos autores obtuvieron una débil evidencia a favor de la conexión entre la abundancia de peces forrajeros y la tasa de cambio

en la abundancia de sus depredadores. En este estudio, la anchoveta estuvo presente en mayor proporción en la dieta de aves marinas y orcas, y secundariamente en el lobo marino y merluza juvenil. Neira et al. (2022) evaluaron el ecosistema de Chile central especificando que el aporte de la anchoveta a la dieta de aves y mamíferos marinos llegó a 25% y 27%, respectivamente. Pese a la importante presencia de anchoveta en la dieta de estos predadores, los resultados de la simulación indicaron que los mamíferos marinos presentaron presas alternativas, lo que les permitiría una menor reducción en su biomasa. Para el caso de las aves marinas, el efecto de la reducción de anchoveta generó mayor impacto negativo en su biomasa, aunque no disminuyó bajo el umbral de referencia (75% de agotamiento). Frente a esta situación y reconociendo la escasez de antecedentes tróficos de los grupos funcionales en el modelo de Chile central, es crítico mejorar la información sobre estimaciones de abundancia y biomasa de los predadores tope, así como las tasas de consumo y producción, y composición de sus dietas.

La mortalidad por pesca ( $F_{RMS}$ ) para anchoveta evaluada en este estudio cumpliría con el enfoque ecosistémico, es decir, permitiría un escape de biomasa suficiente para asegurar la sostenibilidad del stock de anchoveta, sin afectar la provisión de alimento para sus depredadores. Incluso cuando se aumentó el nivel de mortalidad por pesca sobre la anchoveta (150% de  $F_{RMS}$ ) la biomasa de los depredadores no mostró cambios mayores a 25% respecto de la biomasa que presentarían en ausencia de explotación de anchoveta. Sin embargo, se

recomienda que futuros estudios analicen escenarios alternativos de la dieta de los depredadores. Esto debido a que esta información es poco conocida en el ecosistema en estudio y además por que la composición de la dieta es un parámetro altamente variable. Estos estudios podrían establecer el efecto de la pesca bajo configuraciones alternativas del comportamiento y preferencia trófica de los depredadores. Lo anterior, debido a que uno de los parámetros críticos en la modelación ecotrófica es la vulnerabilidad a la depredación, el cual está directamente conectado con la dieta de los grupos funcionales. Neira et al. (2022) compararon las estimaciones de  $F_{RMS}$  para pelágicos pequeños en Chile con cambios en la composición de la dieta determinando que hubo diferencias en la estimación de  $F_{RMS}$ .

Hilborn et al. (2017) consideran que los análisis que utilizan modelos tróficos para determinar el efecto de la pesca de especies forrajeras sobre depredadores de nivel trófico superior a menudo no consideran factores como la potencial selectividad a la edad o talla de los predadores sobre las presas, la alta variabilidad natural, la débil relación funcional stock-reclutamiento, y los cambios de productividad de los peces de bajo nivel trófico, entre otros. Como consecuencia de esta última fuente de incertidumbre, en este capítulo se supuso cambios en la productividad del reclutamiento de la anchoveta, con el objetivo de evaluar su efecto sobre los predadores. Los resultados mostraron que forzando cambios en el reclutamiento de anchoveta la biomasa de los predadores no decayó más allá de 25% respecto de la biomasa que tendrían en un escenario

sin pesca de anchoveta, incluso cuando se aplicó una estrategia de explotación pesquera agresiva (150% de  $F_{RMS}$ ). Estos resultados permiten plantear que la posibilidad de que los depredadores puedan cambiar el consumo de presas en virtud de su abundancia relativa permitiría un equilibrio trófico en el sistema analizado. El análisis de sobreposición de predadores permitió establecer que grupos funcionales como la sardina común, el langostino colorado, la merluza juvenil y los peces mesopelágicos cumplirían un rol ecológico similar a la anchoveta como presas potenciales para los predadores de anchoveta. Por lo tanto, frente a la disminución de la biomasa de anchoveta el flujo de energía en el ecosistema puede canalizarse a través de estos otros grupos hacia los depredadores sin afectar su biomasa en forma crítica.

El análisis de Keystoneness de Valls et al. (2015) permitió determinar que las orcas fueron el grupo funcional con un rol ecológico de relevancia en el ecosistema analizado. Los grupos funcionales jibia, lobo común, langostino colorado, y merluza común podrían jugar un rol trófico secundario al de las orcas. Los peces pelágicos pequeños (anchoveta y sardina común) obtuvieron un bajo valor de Keystoneness, lo que les confiere un bajo impacto trófico de estas especies en el ecosistema. No obstante, pese a forzar cambios de producción en reclutamiento y escenarios de explotación pesquera de anchoveta, la biomasa de los depredadores declinó levemente, salvo el caso de las aves marinas (Figs. 3.5 y 3.6). Barros et al. (2024) determinaron, mediante modelación ecotrófica, que en el ecosistema marino de Chile centro-sur los grupos de mayor importancia

ecológica fueron las orcas seguido de la merluza común, en donde esta última está sujeta a alta explotación pesquera por un flota artesanal e industrial, situación que puede conducir a cascadas tróficas ante reducciones de su biomasa. Este aspecto permite establecer que en el ecosistema de Chile centro-sur algunos de los grupos funcionales demersales podrían considerarse con un alto impacto trófico, relegando a los grupos funcionales pelágicos a una posición con menor efecto keystone, pero relevantes por su nivel de biomasa que sostiene a flotas de pesca y depredadores, como es el caso de la anchoveta en el Perú (Tam et al., 2020) y el caso el krill en la antártica (Hill et al., 2016).

Respecto de la relación entre la reducción de biomasa de anchoveta adulta y los escenarios de variabilidad de su reclutamiento, resultó contraintuitivo que la declinación de la biomasa de anchoveta adulta fortaleciera el reclutamiento. Esto se explicaría por una mayor exposición de presas reclutas para los depredadores, donde consecuentemente se produce mayor depredación sobre los adultos de anchoveta, dado que los cardúmenes de peces pelágicos constituyen una mezcla de cohortes. Por otro lado, la depredación puede ser selectiva a la talla o a la edad pudiendo los depredadores preferir adultos de anchoveta. En efecto, la depredación sobre peces forrajeros puede ser selectiva a la talla dependiendo de la preferencia del depredador, el cual además puede presentar un comportamiento oportunista con una dieta que variará de acuerdo con la oferta ambiental de la presa de mayor disponibilidad. Este comportamiento se ha descrito en el lobo marino común en aguas de la costa chilena (Sepúlveda et al.,

2016). Es decir, la depredación concentrada sobre presas adultas de anchoveta conduciría a una disminución de la biomasa adulta y posteriormente podría generar una reducción en la biomasa de los depredadores debido a su agotamiento. Por el contrario, cuando decayó el reclutamiento de anchoveta los predadores no se vieron fuertemente afectados, ya que frente a una baja en la biomasa de anchoveta éstos cambiaron su dieta consumiendo presas con mayor abundancia relativa. Este cambio en el comportamiento del predador genera una menor reducción de biomasa de anchoveta. Otro aspecto que explicaría la caída de la biomasa de anchoveta adulta bajo el escenario de tendencia creciente en el reclutamiento de anchoveta es el tipo de relación funcional entre los adultos y juveniles de anchoveta basada en una relación stock-reclutamiento. En este caso, los incrementos de reclutamiento no serían representados por la función stock-recluta y, por lo tanto, la biomasa parental decae. Incluir una covariable en la relación, por ejemplo el viento paralelo a la costa que produce pérdidas en estados tempranos por transporte y advección (Arteaga et al., 2024) o establecer mayor densidad-independencia por medio del nivel de *steepness* (h) podría relacionar adecuadamente los reclutas y adultos en la simulación.

Frente a los escenarios de cambios de régimen no se observó reducciones importantes de biomasa en anchoveta y en el caso de sus predadores tampoco se excedió el umbral de 75% de agotamiento respecto de la biomasa de los depredadores en ausencia de pesca de anchoveta. Sin embargo, el grupo funcional aves marinas fue el más sensible frente a la productividad de

anchoveta, aumentando y disminuyendo su biomasa frente a altos y bajos escenarios de reclutamiento, respectivamente. Esto coincide con los resultados de Cury et al. (2011) que encontraron una relación funcional significativa entre el éxito reproductivo de especies de aves con la abundancia de la presa (pelágico pequeño) en varios ecosistemas marinos. No obstante, se enfatiza que una de las debilidades del análisis de este capítulo constituye la incertidumbre sobre la información ecotrófica de aves y otros de nivel trófico superior como las orcas y delfines en Chile central. Frente a esta incertidumbre, y de manera alternativa, en los análisis ecotróficos es posible simular escenarios de cambio de dieta de los principales depredadores con el objetivo de considerar la potencial incertidumbre en esta pieza de información, así como también, establecer programas de seguimiento de estudios tróficos de la dieta de predadores tope.

El análisis mostró cambios en la biomasa de los depredadores frente a los reclutamientos supuestos. Sin embargo, dichos cambios no fueron importantes. Un aspecto relevante en este resultado lo constituye el PBR objetivo que define el agotamiento de la biomasa tanto de la anchoveta como de los predadores. En este caso usamos el nivel de biomasa virginal estático sin consideraciones de cambio frente a los regímenes de reclutamiento. En la medida que el objetivo de manejo se adapte al régimen se establecería menor incertidumbre y menor sesgo en la medida de manejo (O'Leary et al., 2020). El cambio de régimen en este caso no sólo afectó a la biomasa de anchoveta, sino que también a todos los grupos funcionales que interactúan directa o indirectamente con ella en la

modelación y, por lo tanto, el objetivo de referencia para definir el agotamiento debería ser adaptativo a los cambios de régimen (Jiao, 2009). Futuros estudios deberían enfocarse en determinar PBR dinámicos en el marco de manejo tanto monoespecífico como ecosistémico. En ese contexto, Arteaga et al. (2025) destacan que el manejo pesquero actual de la anchoveta de Chile centro-sur considera PBR estacionarios que no reflejan la productividad de la especie basada en cambios de régimen de reclutamiento, y demuestran que los PBR dinámicos resultaron ser robustos frente a la variabilidad del reclutamiento. Del mismo modo, el modelamiento ecotrófico debería considerar los potenciales cambios de productividad de los grupos funcionales que componen el ecosistema.

En este capítulo se observó que la aplicación del actual PBR ( $F_{RMS}$ ) en anchoveta generó un nivel de biomasa superior al 75% respecto de su estado virginal (el objetivo de manejo de la pesquería se basa en un 55% de  $B_0$ ), tanto para el escenario de alto y bajo reclutamiento. Esto debido a que el actual PBR de explotación aplicado en el manejo de anchoveta permite un alto escape de su biomasa. En efecto, Neira et al. (2022) determinaron que el nivel de  $F_{RMS}$  monoespecífico de la anchoveta de la zona centro-sur sería más conservador que un  $F_{RMS}$  calculado considerando las interacciones tróficas. Sin embargo, el nivel de biomasa objetivo de la anchoveta proveniente del modelo de evaluación de stock no sería equivalente al nivel objetivo del ámbito ecosistémico (55% de  $B_0$  equivale a la biomasa en el RMS) y en consecuencia debería revisarse para

no generar expectativas de aumentos de la mortalidad por pesca y/o cuotas. Por otro lado, el nivel de explotación  $F_{MRS}$  mono-específico es constante y no se relaciona con las variaciones en la productividad del stock. Futuros estudios deberían concentrarse en evaluar el impacto en el ecosistema de la implementación de reglas de control de captura condicionadas a PBR de naturaleza no estacionaria (De Moor, 2024; Bessell-Browne et al., 2024).

Los resultados obtenidos en este capítulo permiten considerar que el actual nivel de explotación en el RMS ( $F_{RMS}$ ) aplicado a anchoveta de la zona centro sur sería robusto ante las interacciones tróficas, los regímenes de reclutamiento y al hecho de ser una especie de bajo nivel trófico. Este PBR dejaría en el mar un nivel de biomasa suficiente para sustentar a los predadores considerados en el modelo que representa el ecosistema en estudio. Por otro lado, el presente análisis indicó que la anchoveta no se constituiría como especie keystone en el ecosistema de Chile centro sur. Los grupos funcionales con mayor importancia ecológica resultaron ser los predadores tope como las orcas, jibias y merluzas. En ese contexto, existirían varias especies presa que sobreponen su nicho trófico con anchoveta y que podrían reemplazarla en la dieta de depredadores frente a potenciales bajas en la abundancia de anchoveta.

## **SINTESIS GENERAL**

La discusión de los resultados se desarrolló en cada uno de los capítulos de esta tesis. En esta sección se realiza una síntesis general con el objetivo de establecer las relaciones entre los resultados y cómo estos nos permiten responder las preguntas de investigación y concluir respecto de las hipótesis propuestas.

Esta tesis es el primer estudio que describe la existencia de regímenes de reclutamiento en anchoveta, una especie pelágica pequeña de alta importancia comercial en el centro sur de Chile, destacando la importancia del viento como mecanismo que promueve tanto la surgencia como la sobrevivencia de sus estados tempranos y juveniles. Se concluye y destaca que la presencia de regímenes y tendencias en el reclutamiento son propios de este tipo de especies, y en consecuencia, el manejo pesquero ya sea monoespecífico o ecosistémico debería apoyarse en Puntos Biológicos de Referencia (PBR) dinámicos.

En el Capítulo 1 se indicó que dado los múltiples factores y las diferentes escalas espaciales y temporales que actúan sobre el reclutamiento de anchoveta, los resultados complementan el estado del arte relacionado con los factores oceanográficos que explican la variabilidad del reclutamiento. Este estudio contribuye a la comprensión de la variabilidad del reclutamiento de anchoveta en el sistema de surgencia estacional tipo Ekman de la sección sur del Sistema de la Corriente de Humboldt. Si bien se reconoce que múltiples factores pueden afectar el reclutamiento de esta especie, en esta tesis se concluye que los vientos

a lo largo de la costa actúan sinérgicamente con la biomasa desovante para explicar el reclutamiento de anchoveta. Además, se observó que las condiciones prolongadas de viento extremo se relacionaron con períodos de baja abundancia de reclutas. Estos resultados apoyan la existencia de una ventana ambiental óptima para el reclutamiento de peces pelágicos pequeños, incluida la anchoveta de la zona centro-sur de Chile, en los sistemas de surgencia tipo Ekman. En estos sistemas, intensidades de viento generan una relación no lineal parabólica tipo domo con el reclutamiento, observándose mayores reclutamientos bajo intensidades moderadas de viento. Considerando estos resultados, se propone que la predicción del reclutamiento que incluye la variabilidad del viento se debería considerar en el procedimiento de manejo de la pesquería de anchoveta en el centro-sur de Chile.

Dicha propuesta hacia el manejo pesquero se complementa con los resultados del Capítulo 2, donde se revisa el hecho que la administración de la pesquería de anchoveta utiliza un PBR calculado asumiendo un valor objetivo fijo y de largo plazo. i.e., la biomasa desovante en el rendimiento máximo sostenido ( $SSB_{MSY}$ ) estática. Este procedimiento ha revelado una posible asincronía con los regímenes de reclutamiento (productividad) que ha mostrado del stock en las últimas décadas. Especialmente, durante períodos de bajo reclutamiento entre los años 2010 y 2016, donde la anchoveta alcanzó niveles extremos de agotamiento que desencadenaron fuertes reducciones en las recomendaciones de cuotas de captura. Además, el manejo pesquero de esta especie pelágica no

cuenta con la implementación de Reglas de Control de Captura (RCC) formales, existiendo en consecuencia un importante grado de subjetividad en el proceso de toma de decisiones. Por cierto, la Ley General de Pesca y Acuicultura de Chile establece que las Cuotas Totales Permisibles de pesca (CTP) las establece el Ministerio de Economía en base a la recomendación de Cuotas Biológicamente Aceptables (CBA) que realiza un Comité Técnico Científico. En esta tesis se concluye que para determinar el diagnóstico de la anchoveta del centro sur de Chile es posible considerar un PBR que se calcule sobre la base de un indicador no estacionario ( $SSB_{MSY}$  dinámico, ver capítulo 2). El argumento subyacente es que este PBR puede rastrear las tendencias y/o regímenes de reclutamiento y, por lo tanto, presentar mayor sintonía con la productividad del stock. Simultáneamente, se sugiere la aplicación de una RCC tipo rampa condicionada al PBR basado en un indicador dinámico, con el objetivo de determinar objetivamente la cuota de captura. En este sentido, esta tesis muestra que es factible incorporar una RCC en el actual manejo de la pesquería de anchoveta. Sin embargo, se recomienda revisar periódicamente su desempeño debido a la alta variabilidad en el reclutamiento de esta especie.

En el contexto ecosistémico (Capítulo 3), esta tesis concluye que el actual nivel de explotación pesquera sobre anchoveta sería conservador y permitiría un nivel adecuado de biomasa (alimento) disponible para sus predadores en el ecosistema estudiado. Pese a que los estudios ecosistémicos han determinado niveles de mortalidad por pesca de mayor cuantía para este tipo de especies

pelágicas, es necesario revisar el actual valor de explotación en el manejo pesquero de anchoveta y relacionarlo con los cambios de producción en su reclutamiento observados en su historia y que han sido gatillados principalmente por factores ambientales. Por otro lado, los análisis desarrollados en este capítulo mostraron que la anchoveta no tendría las características de especie keystone y de especies de nivel trófico bajo clave en el ecosistema de Chile centro sur. Por el contrario, los grupos funcionales con mayores características de especie keystone resultaron ser los predadores de mayor nivel trófico como orcas, jibias y merluzas. También se observó que en el ecosistema marino de Chile central existen especies que sobreponen su nicho trófico como presas con la anchoveta (comparten los mismos predadores) lo que permite considerar que frente a potenciales bajas en la abundancia/biomasa de anchoveta en el sistema los depredadores podrían reemplazarla con otras presas y evitar así verse impactados más significativamente. Si bien el nivel de mortalidad por pesca parece conservador y permite el resguardo de más biomasa que la recomendada por los estudios ecosistémicos para el área estudiada en este análisis, tanto la biomasa y la mortalidad por pesca objetivos calculados por el modelo de evaluación de stock de anchoveta no son necesariamente equivalentes al nivel objetivo en el ámbito ecosistémico. En consecuencia, los resultados observados no deben considerarse como argumentos y/o generar expectativas de aumentos de la mortalidad por pesca/cuota de este recurso.

A continuación, se revisará como los resultados de esta tesis apoyan las hipótesis propuestas. Las primeras hipótesis propuestas indican que “La variabilidad de largo plazo del reclutamiento de anchoveta está dominada por el estrés del viento mediante asociaciones tipo domo como la ventana ambiental óptima” y también: “La dinámica temporal de largo plazo del reclutamiento de anchoveta es representada por cambios de régimen de productividad” se puede establecer, en función de los resultados, que el estrés del viento tuvo un impacto significativo sobre la variabilidad de largo plazo del reclutamiento, demostrando además la presencia de una ventana ambiental óptima en la zona centro-sur. Los análisis evidenciaron que la dinámica temporal del reclutamiento presentó cambios de régimen, cuyos períodos de bajo nivel de reclutamiento fueron asociados con eventos extremos de estrés del viento. No obstante, una de las debilidades del presente objetivo se relaciona con la incapacidad para pronosticar y definir cuándo comienza o termina un cambio en el régimen de los reclutamientos. Programas de monitoreo ambiental continuos son deseables para detectar cambios en las condiciones de viento u otros factores ambientales que condicionan el reclutamiento de anchoveta.

La hipótesis siguiente indicó que “Si el reclutamiento temporal de anchoveta muestra cambios de régimen productivos, entonces existen niveles de rendimiento máximo sostenido específicos para cada régimen”. Los resultados evidenciaron que el desempeño del indicador de estatus está influenciado tanto por la RCC como por el escenario de productividad. En la mayoría de los casos,

el índice dinámico generó una biomasa promedio levemente más baja, pero con capturas más altas y con menor variabilidad, particularmente en los escenarios de transición con aumento o disminución del reclutamiento. En consecuencia, la elección del PBR está condicionada al actual régimen de reclutamiento del stock. Por su parte, adaptar una RCC condicionada a este tipo de PBR presentó una mejor producción pesquera sin comprometer la sustentabilidad del stock. Sin embargo, esta tesis no aborda dos aspectos relevantes en este punto. La primera se refiere a la incertidumbre sobre el momento adecuado para adoptar un cambio de régimen en el manejo pesquero que justifique una modificación en el PBR. La segunda radica en que la pesquería de anchoveta se considera una pesquería mixta, ya que coincide espacial y temporalmente con la pesquería de sardina común. En ese contexto, se requiere de investigación futura que aborde de manera conjunta el desempeño de RCC mixtas bajo cambios de régimen.

Por su parte, la hipótesis 3 proponía que “La remoción de anchoveta en el RMS bajo cambios de régimen de reclutamiento favorables en el reclutamiento de largo plazo tiene impacto positivo en los predadores (disminución de biomasa menores a 25% respecto de la biomasa virginal), mientras que bajo cambios de régimen desfavorables impacta negativamente a los predadores (disminución de biomasa en más 25% respecto de la biomasa virginal)”. En este caso, los resultados indicaron que pese a simular escenarios de reclutamientos altos y bajos, el impacto ecológico sobre los predadores fue leve y no sobrepasó los umbrales descritos en la hipótesis. Los resultados revelaron que la actual tasa de

mortalidad por pesca en el RMS permitiría lograr el objetivo de manejo para la anchoveta sin afectar notablemente la biomasa de sus depredadores. Por otro lado, dado que la anchoveta no resultó ser una especie presa clave en el ecosistema los predadores tendrían la facultad de cambiar sus presas por aquellas que tienen roles tróficos similares a la anchoveta en el ecosistema estudiado. No obstante, es importante destacar que la modelación ecotrófica está fuertemente condicionada por los valores de los parámetros de entrada, entre los que se cuentan el consumo de alimento y la composición de la dieta de los grupos funcionales, aspecto que debe mejorar en la medida que se implementen futuros programas de seguimiento trófico que permitan la generación de indicadores dinámicos de dieta.

La investigación presentada en esta tesis complementa el estado del conocimiento en el campo del manejo pesquero, oceanografía pesquera y modelación ecotrófica sobre un recurso pelágico pequeño de alta importancia comercial. Este estudio ofrece contribuciones claves que avanzan en el conocimiento de los ámbitos mencionados anteriormente:

- a) Un nuevo índice abiótico basado en el estrés del viento que explica la variabilidad del reclutamiento de anchoveta. Este presenta alta potencialidad de ser utilizado en la toma de decisión basada en cuotas de captura.

- b) Con el propósito de mejorar el establecimiento del diagnóstico, se propone adaptar PBR sobre una base no estacionaria, considerando la alta variabilidad y los cambios de producción del reclutamiento de anchoveta.
- c) Los resultados proporcionan sólidos argumentos para recomendar un sistema de manejo pesquero de anchoveta basado en RCC que permitan prescindir de subjetividad en el actual proceso de toma de decisión. En específico, la definición de cuotas de captura y el diagnóstico de anchoveta.
- d) Los resultados de la modelación ecosistémica indicaron que la anchoveta no sería una especie keystone (de alta importancia ecológica), pero sí una especie de bajo nivel trófico de importancia ya que sostiene pesquerías y depredadores. Pese a este último, los cambios de productividad del reclutamiento no impactaron significativamente la biomasa de sus depredadores, lo que se explicaría por la posibilidad de predar sobre otras especies que cumplen un rol trófico similar a la anchoveta como presas. Estos hallazgos generan la urgencia de obtener índices tróficos (e.g., consumo y dietas) de especies recurso y sus predadores en los programas de seguimiento, y que la modelación ecotrófica no se constituya como un estudio aislado, sino que tenga un continuo en el tiempo.

## **CONCLUSIONES GENERALES**

### **Capítulo 1:**

1.- En las costas de Chile central, Los vientos paralelos a la costa actúan sinérgicamente con la biomasa desovante para explicar el reclutamiento de la anchoveta.

2. Los resultados apoyan la hipótesis que en la anchoveta de Chile central existe una la ventana ambiental óptima entre el reclutamiento y la intensidad de viento y surgencia tipo Ekman, en la que intensidades de viento moderadas ( $6 \text{ ms}^{-1}$ ) generan un alto nivel de reclutamiento a través de una relación parabólica no lineal.

3. Las condiciones de vientos intensos prolongados (sobre  $15,2 \text{ ms}^{-1}$  durante 15 días o más) se relacionaron con períodos de baja abundancia de esta especie.

### **Capítulo 2:**

4.- El desempeño de las Reglas de Control de Captura (RCC) varió según el Punto Biológico de Referencia (PBR) utilizado. El manejo del stock mediante una RCC adaptada a un indicador dinámico mejoró el rendimiento pesquero (mayores capturas y con menor variabilidad) sin afectar la sostenibilidad del stock.

5.- Para determinar el diagnóstico de la anchoveta en la zona centro-sur de Chile, se recomienda utilizar un PBR basado en un indicador no estacionario ( $SSB_{MSY}$  dinámico), ya que mejora la productividad pesquera sin comprometer el nivel de biomasa objetivo del stock.

6.- RCC vinculadas a PBR dinámicos son adecuadas de implementar en el manejo pesquero de anchoveta, pero requiere de revisiones periódicas de su desempeño dada la alta variabilidad del reclutamiento de esta especie

### **Capítulo 3:**

7.- El actual nivel de explotación en el RMS ( $F_{RMS}$ ) aplicado a anchoveta de la zona centro sur sería robusto ante la incertidumbre en las interacciones tróficas y los regímenes de reclutamiento de esta especie, y permitiría un nivel de biomasa suficiente para sostener la pesquería en niveles sostenible y al mismo tiempo sustentar a los depredadores considerados en el modelo que representa el ecosistema en estudio.

8.- La modelación ecotrófica permitió determinar que los regímenes de reclutamiento de anchoveta evaluados no generaron impactos ecológicos relevantes sobre sus depredadores, lo que se relacionó con que otras especies presa que sobreponen nicho trófico con anchoveta podrían reemplazarla en la dieta de depredadores frente a potenciales bajas en su abundancia.

9.- La anchoveta no se constituiría como especie keystone o de alto impacto trófico en el ecosistema de Chile centro sur. Orcas, jibias y merluzas presentaron mayor nivel de importancia ecológica.

## REFERENCIAS

- Aguirre, C., Flores-Aqueveque, V., Vilches, P., Vásquez, A., Rutllant, J. A., & Garreaud, R. (2021). Recent changes in the low-level jet along the subtropical west coast of South America. *Atmosphere*, 12, 465. <https://doi.org/10.3390/atmos12040465>
- Alheit J, Pohlmann T, Casini M, Greve W, Hinrichs R, Mathis M, O'Driscoll K, Vorberg R, Wagner C. (2012). Climate variability drives anchovies and sardines into the North and Baltic Seas. *Progress in Oceanography* 96: 128–139
- A'mar, Z.T., Punt, A.E., and Dorn, M.W. (2008). The management strategy evaluation approach and the fishery for walleye pollock in the Gulf of Alaska. *In Proceedings of 24th Lowell Wakefield Fisheries Symposium: Resiliency of Gadid Stocks to Fishing and Climate Change. Edited by G.H. Kruse, K. Drinkwater, J.N. Ianelli, J.S. Link, D.L. Stram, V. Wespestad, and D. Woodby. Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska Fairbanks, Alaska. pp. 317–346.*
- A'mar, Z.T., Punt, A.E., Dorn, M.W. (2009a). The evaluation of two management strategies for the Gulf of Alaska walleye pollock fishery under climate change. *ICES J. Mar. Sci.* 66, 1614–1632.
- A'mar, Z.T., Punt, A.E., Dorn, M.W. (2009b). The impact of regime shifts on the performance of management strategies for the Gulf of Alaska walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) fishery. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. Vol. 6 (12), 2222-2242. <https://doi.org/10.1139/F09-142>

- Arcos, D., Cubillos, L., & Núñez, S. (2004). Efectos de El Niño 1997–1998 sobre las principales pesquerías pelágicas de la zona centro-sur de Chile. In S. Avaria, J. Carrasco, J. Rutllant, & E. Yáñez (Eds.), *El Niño- La Niña 1997–2000* (pp. 153–177). Sus efectos en Chile. CONA.
- Arcos, D., Núñez, S., & Acuña, A. (1996). Variabilidad de pequeña escala en la zona nerítica del sistema de surgencia de Talcahuano (Chile central): Identificación y dinámica de áreas de retención larval. *Gayana Oceanology (Chile)*, 4, 21–58.
- Arcos, D. F., & Navarro, N. (1986). Análisis de un índice de surgencia para Talcahuano, Chile (Lat. 37\_ S). *Investigación Pesquera (Chile)*, 33, 91–98.
- Arcos, D. F., Núñez, S. P., Castro, L., & Navarro, N. (1987). Variabilidad vertical de clorofila-a en un área de surgencia frente a Chile central. *Invest. Pesq. (Chile)*, 34, 47–55.
- Arteaga, M., Ernst, B., Vásquez, S., & Gatica, C. (2014). Bases conceptuales para la aplicación de una Evaluación de Estrategias de Manejo (EEM) en sardina común (*Strangomera bentincki*) y anchoveta (*Engraulis ringens*) en Chile Centro-Sur. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 42(3), 445–467. <https://doi.org/10.3856/vol42-issue3-fulltext-6>
- Arteaga, M., Canales, C., & Neira, S. (2025). The performance of harvest control rules based on static and dynamic biological reference points under recruitment regime shifts: The case of anchovy in the southern Humboldt ecosystem. Manuscrito en preparación.

Arteaga, M., Vásquez, S. I., Neira, S., & Cubillos, L. (2024). Effect of wind variability on the recruitment of anchovy *Engraulis ringens* in the southern Humboldt upwelling ecosystem. *Fisheries Oceanography*, Vol 33: (5). e12677. <https://doi.org/10.1111/fog.12677>

Bakun, A. (1989). Recruitment in fishery resources and its relationship to environment: accessible pathways to greater insight. In *Memorias del Simposio Internacional de los Recursos vivos y las pesquerías en el Pacífico Sudeste*. Comisión Permanente del Pacifico Sur (CPPS). Viña del Mar.

Bakun, A., Alheit, J., G, Kullenberg. (1991). The sardine-anchovy recruitment project (SARP): Rationale, design and development. *Int. Con. Exp. Mer, C.M./L*: 43, 18 p.

Bakun, A., & Nelson, C. (1991). The seasonal cycle of wind stress curl in subtropical eastern boundary current regions. *Journal of Physical Oceanography*, 21, 1815–1834. [https://doi.org/10.1175/1520-0485\(1991\)021<1815:TSCOWS>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(1991)021<1815:TSCOWS>2.0.CO;2)

Bakun, A. (1993). The California Current, Benguela Current, and Southwest Atlantic Shelf ecosystems: a comparative approach to identifying factors regulating biomass yields. In Sherman, K., Alexander, L.M. and Gold, B.D. eds. *Large Marine Ecosystems: Stress, Mitigation, and Sustainability*. Washington, DC: Am. Ass. Advancement of Science, pp. 199-224.

Bakun, A., Black, S., Bograd, J., García-Reyes, M., Miller, A., Rykaczewski, R., & Sydeman, W. (2015). Anticipated effects of climate change on coastal upwelling

ecosystems. *Current Climate Change Reports*, 1, 85–93.

<https://doi.org/10.1007/s40641-015-0008-4>

Barros, M., Arriagada, A., Arancibia, H., & S. Neira. (2024). Using a time-dynamic food web model to compare predation and fishing mortality in *Pleuroncodes monodon* (Galatheidae: Crustaceae) and other benthic and demersal resource species off central Chile. *Ecological Modelling*, 487 (2024) 110546.

<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2023.110546>

Barange, M., Bernal, M., Cergole, M., Cubillos, L., & Dickey-Collas, M. (2009). Current trends in the assessment and management of stocks. In D. M. Checkley, Jr., J. Alheit, Y. Oozeki, & C. Roy (Eds.), *Climate change and small pelagic fish* (pp. 191–255). Cambridge University Press.

Baumann, H., Hinrichsen, H., Mollmann, C., Koster, F., Malzahn, A. M., & Temming, A. (2006). Recruitment variability in Baltic Sea sprat (*Sprattus sprattus*) is tightly coupled to temperature and transport patterns affecting the larval and early juvenile stages. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63(10), 2191–2201. <https://doi.org/10.1139/f06-112>

Beverton, R.J.H., Holt, S.J. (1957). On the dynamics of exploited fish populations. *Fish. Invest. Minist. Agric. Fish. Food (G.B.) (2 Sea Fish.)* 19:533 p.

Beddington, J., D. Agnew., & C. Clark. (2007). Current problems in the management of marine fisheries. *Science* 316 (5832): 1713-1716.

<https://doi.org/10.1126/science.1137362>

- Belmadani, A., Echevin, V., Codron, F., Takahashi, K., & Junquas, C. (2014). What dynamics drive future wind scenarios for coastal upwelling off Peru and Chile? *Climate Dynamics*, 43, 1893–1914. <https://doi.org/10.1007/s00382-013-2015-2>
- Benson, A., & R. Stephenson. (2018). Options for integrating ecological, economic, and social objectives in evaluation and management of fisheries. *Fish and Fisheries*; 19:40-56. <https://doi.org/10.1111/faf.12235>
- Berger, A.M., (2019). Character of temporal variability in stock productivity influences the utility of dynamic reference points. *Fish. Res.* 217, 185–197. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.11.028>
- Bessell-Browne, P., Punt, A.E., Tuck, G.N., Day, J., Klaer, N., Penney, A., (2022). The effects of implementing a ‘dynamic B0’ harvest control rule in Australia’s Southern and Eastern Scalefish and Shark Fishery. *Fish. Res.* 252, 106306. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2022.106306>
- Bessell-Browne, P., Punt, A.E., Tuck, G.N., Burch, P., Penney, A., (2024). Management strategy evaluation of static and dynamic harvest control rules under long-term changes in stock productivity: A case study from the SESSF. *Fisheries Research* 273 (2024) 106972. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2024.106972>
- Britten, G, Dowd, M., B. Worm. (2016). Changing recruitment capacity in global fish stocks. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, 134-139.

- Brodziak, J., Ianelli, J., Lorenzen, K., & R.D. Jr. Methot. (2011). Estimating natural mortality in stock assessment applications. US Department of Commerce, NOAA Technical Memorandum NMFS-F/SPO-119. 38 pp.
- Buchheister, A., Miller, T. & Houde, E. (2017). Evaluating Ecosystem-Based Reference Points for Atlantic Menhaden, *Marine and Coastal Fisheries*, 9:1, 457-478. <https://doi.org/10.1080/19425120.2017.1360420>
- Burbank, J., DeJong, R. A., Turcotte, F., & Rolland, N. (2023). Understanding factors influencing Atlantic herring (*Clupea harengus*) recruitment: From egg deposition to juveniles. *Fisheries Oceanography*, 1–13, 147–159. <https://doi.org/10.1111/fog.12621>
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). Model selection and inference: A practical information-theoretic approach (2nd ed.). Springer-Verlag. Cadrin, S. X., Goethel, D. R., Morse, M. R., Fay, G., & Kerr, L. A. (2019). "So, where do you come from?" The impact of assumed spatial population structure on estimates of recruitment. *Fisheries Research*, 156–168. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.11.030>
- Cadrin, S.X., Goethel, D.R., Morse, M.R., Fay, G., Kerr, L.A., (2019). "So, where do you come from?" the impact of assumed spatial population structure on estimates of recruitment. *Fish. Res.* 2017: 156-158.
- Camus. P. (2001). Biogeografía marina de Chile continental. *Rev. chil. hist. nat.* Vol (74). N°3. 587-617.

- Canales, C., Adasme, A., Sánchez, N., Curiel, J., Arteaga, M., Gonzalez, C., Gatica, C., San Martin, R., Sepúlveda, A., Ianelli, J., De Moor, C & Qi, L. (2020a). Diseño e implementación de evaluación de estrategias de manejo (EEM) en las pesquerías de anchoveta y sardina común. Informe FINAL. Proyecto FIPA 2018-49. 301 pp.
- Canales, T. M., Lima, M., Wiff, R., Contreras-Reyes, J. E., Cifuentes, U., & Montero, J. (2020c). Endogenous, climate, and fishing influences on the population dynamics of small pelagic fish in the Southern Humboldt current ecosystem. *Frontiers in Marine Science*, 7, 82. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00082>
- Canales, C., & Cubillos, L. (2021). Empirical survey-based harvest control rules in a transboundary small pelagic fishery under recruitment regime shifts: The case of the northern Chilean-southern Peruvian anchovy. *Marine Policy*. 134 (2021) 104784. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2021.104784>
- Cardinale, M., Möllmann, C., Bartolino, V., Casini, M., Kornilovs, G., Raid, T., Margonski, P., Grzyb, A., Raitaniemi, J., Gröhsler, T., & Flinkman, J. (2009). Effect of environmental variability and spawner characteristics on the recruitment of Baltic herring *Clupea harengus* populations. *Marine Ecology Progress Series*, 388, 221–234. <https://doi.org/10.3354/meps08125>
- Castro, L., Claramunt, G., Krautz, M., Llanos-Rivera, A., & Moreno, P. (2009). Egg trait variation in anchoveta *Engraulis ringens*: A maternal response to changing environmental conditions in contrasting spawning habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 381, 237–248. <https://doi.org/10.3354/meps07922>

- Castro, L., & Hernández, E. (2000). Early life survival of the Anchoveta *Engraulis ringens* off central Chile during the 1995 and 1996 winter spawning seasons. *Transactions of the American Fisheries Society*, 129, 1107–1117. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(2000\)129<1107:ELSOTA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(2000)129<1107:ELSOTA>2.0.CO;2)
- Castro, L., Salinas, G., & Hernández, E. (2000). Environmental influences on winter spawning of the anchoveta *Engraulis ringens* off Central Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 197, 247–258. <https://www.jstor.org/stable/24855758>. <https://doi.org/10.3354/meps197247>
- Castro, L. R., 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, 102342. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2020.102342>
- Cerna, F., Gómez, M., Moyano, G., Plaza, G., & Morales-Nin, B. (2022). Spatial and inter-annual changes in the growth patterns of young-of-year anchovy in a high productive ecosystem. *Fisheries Research*, 249, 106236. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2022.106236>
- Chambers, R., & Waiwood, K. (1996). Maternal and seasonal differences in egg sizes and spawning characteristics of captive Atlantic cod, *Gadus morhua*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53, 1986–2003. <https://doi.org/10.1139/cjfas-53-9-1986>

- Chávez, F. P., Ryan, J., Lluch-Cota, S. E., & Niquen, C. (2003). From anchovies to sardines and back: Multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science*, 299(5604), 217–221. <https://doi.org/10.1126/science.1075880>
- Chávez, F. P., & Messie, M. (2009). A comparison of eastern boundary upwelling ecosystems. *Progress in Oceanography*, 83, 80–96. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2009.07.032>
- Claramunt, G., Cubillos, L. A., Castro, L., Hernández, C., & Arteaga, M. (2014). Variation in the spawning periods of *Engraulis ringens* and *Strangomera bentincki* off the coasts of Chile: A quantitative analysis. *Fisheries Research*, 160, 96–102. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2013.09.010>
- Clarke, T. (1989). Seasonal differences in spawning, egg size, and early development time of the Hawaiian anchovy of nehu, *Encrasicholina purpurea*. *Fishery Bulletin* (Wash DC), 87, 593–600.
- Checkley, D. M., Asch, R. G., & Rykaczewski, R. (2017). Climate, anchovy, and sardine. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 9, 469–493. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-122414-033819>
- Cheung, W., Pauly, D., Sumaila, U. (2025). Hope or Despair Revisited: Assessing Progress and New Challenges in Global Fisheries. *Fish Fish.* 26, 257–269.

- Christensen, V. & D. Pauly. (1992). ECOPATH II. A software for balancing steady state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecol. Model.* 61, 169-185.
- Cochrane, K. L., D. S. Butterworth., J. A. A De Oliveira., B.A Roel. (1998). Management procedures in a fishery based on highly variable stocks and with conflicting objectives: experiences in the South African pelagic fishery. *Reviews in Fish Biology and Fisheries.* 8: 177-214.
- Código de Conducta para la Pesca Responsable. (1995). Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y Alimentación, Roma, 46 pp.
- Cole, J. & J. McGlade. (1998). Clupeoid population variability, the environment and satellite imagery in coastal upwelling systems. *Rev. Fish Biol. Fish.* 8, 445-471 pp.
- Collie, J.S., Richardson, K., Steele, J.H., (2004). Regime shifts: can ecological theory illuminate the mechanisms? *Prog. Ocean.* 60, 281–302. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2004.02.013>.
- Correa-Ramírez, M. & S. Hormazabal. (2012). MultiTaper Method-Singular Value Decomposition (MTM-SVD): variabilidad espacio-frecuencia de las fluctuaciones del nivel del mar en el Pacífico suroriental. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 40(4): 1039-1060.

- Christensen, V. & Pauly, D. (1992). ECOPATH II: a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecol. Modell.* 61, 169–185. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(92\)90016-8](https://doi.org/10.1016/0304-3800(92)90016-8).
- Christensen, V, C.J. Walters and D. Pauly. (2005). *Ecopath with Ecosim: a User's Guide*. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver. November 2005 edition, 154 p.
- Crone, R., Maunder, M., Lee, H., & Piner, k. (2019). Good practices for including environmental data to inform spawner-recruit dynamics in integrated stock assessments: Small pelagic species case study. *Fisheries Research.* 217: 122-132.
- Cryer, J., & Chan, K. (2008). *Time series analysis: With applications in R* (p. 491). Springer Science. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-75959-3>
- Cubillos, L. (1999). Estrategia reproductiva, crecimiento y reclutamiento de *Strangomera bentincki* (Norman, 1936) en el sistema de surgencia de la zona centro-sur de Chile. Tesis para optar al grado de Magister en Ciencias con mención en Oceanografía. Escuela de Graduados, Universidad de Concepción, 180 p.
- Cubillos, L., Arcos, D., Canales, M., Bucarey D., (2001). Seasonal growth of small pelagic fish off Talcahuano (37°S-73°W), Chile. A consequence of their reproductive strategy to seasonal upwelling? *Aquat. Living. Resour.* 14, 115-124.

Cubillos, L. & D. Arcos. (2002). Recruitment of common sardine (*Strangomera bentincki*) and anchovy (*Engraulis ringens*) off central-south Chile in the 1990s and the impact of the 1997-1998 El Niño. *Aquat. Living Resour.*, 15: 87-94.  
[https://doi.org/10.1016/S0990-7440\(02\)01158-0](https://doi.org/10.1016/S0990-7440(02)01158-0)

Cubillos, L., Nuñez, S., Ruiz, P., Véjar, F., Oliva, J., Claramunt, G., Herrera, G., Pizarro, P., Muñoz, Y., Díaz, E., Oyarzún, C., Valero, C., Daza, E., Leal, E., Castro, L., Nuñez, S., Veas, R., Rebolledo, H., Pino, C., Ruiz, P., Sepúlveda, A., Alarcón, C. (2003). Evaluación del stock desovante de anchoveta y sardina común entre la V y X Región, año 2002. Informe Final FIP 2002-14, 127 pp.

Cubillos, L. A., R. Serra, & Fréon, P. (2007). Synchronous pattern of fluctuation in three anchovy fisheries in the Humboldt Current System. *Aquatic Living Resources* 20(1): 69-75. <https://doi.org/10.1051/alr:2007017>

Cubillos, L. A., Pedraza, M., Gatica, C., González, C., Ruiz, P., Giacaman, J., & Arteaga, M. (2009). Identificación de indicadores de dinámica poblacional y dinámica de la flota que opera sobre sardina común y anchoveta entre la IX y X Región. Reporte Técnico Final. FIP, 2007–2025. 155 pp

Cury, P., & Roy, C. (1989). Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46, 670–680. <https://doi.org/10.1139/f89-086>

Cury, P., Roy, C., Mendelssohn, R., Bakun, A., Husby, D., & Parrish, R. (1995). Moderate is better. Nonlinear climatic effect on California anchovy. In R. J. Beamish (Ed.),

Climate change and northern fish populations (Vol. 121). Can. Spec. Publ. Fish. aquat. Sci. (pp. 417–424). 739 pp

Cury, P., Bakun, A., Crawford, R. J. M., Jarre, A., Quiñones, R., Shannon, L., & Verheye, H. (2000). Small pelagics in upwelling systems: Patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 57, 603–618. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0712>

Cury, P., L. Shannon & Y. Shin. (2003). The functioning of marine ecosystems: a fisheries perspective. In: *Responsible fisheries in the marine ecosystem*, Sinclair, M., Valdimarsson, G. (eds). FAO, 448 p.

Cury, P.M., I.L. Boyd, S. Bonhommeau, T. Anker-Nilssen, R.J.M. Crawford, R.W. Furness, J.A. Mills, E.J. Murphy, H. Österblom, M. Paleczny, J.F. Piatt, J.-P. Roux, L. Shannon & W.J. Sydeman. (2011). Global seabird response to forage fish depletion -One- third for the birds. *Science* 334: 1703-1706. <https://doi.org/10.1126/science.1212928>

Cury, P. M., Fromentin, J.-M., Figuet, S., & Bonhommeau, S. (2014). Resolving Hjort's dilemma: How is recruitment related to spawning stock biomass in marine fish? *Oceanography*, 27(4), 42–47. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2014.85>

Daneri, G., Dellarossa, V., Quiñones, R., Jacob, B., Montero, P., & Ulloa, O. (2000). Primary production and community respiration in the Humboldt current system off Chile and associated oceanic areas. *Marine Ecology Progress Series*, 197, 41–49. <https://doi.org/10.3354/MEPS197041>

- de Moor, C.L., Butterworth, D.S. and Johnston, S. (2022). Learning from three decades of management strategy evaluation in South Africa. *ICES J. Mar. Sci.*, 79:1843-1852
- de Moor, C. (2024). Explicitly incorporating ecosystem-based fisheries management into management strategy evaluation, with a focus on small pelagics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. Vol (81): number 8.
- De Oliveira, J. A. A., D.S. Butterworth., B.A. Roel., K.L Cochrane., J. P. Brown. (1998). The application of a management procedure to regulate the directed and bycatch fishery of South African sardine *Sardinops sagax*. *South African Journal of Marine Science*. 19: 449–469.
- De Oliveira, J., & Butterworth, D. (2005). Limits to the use of environmental indices to reduce risk and/or increase yield in the South African anchovy fishery. *African Journal of Marine Science*, 27, 191–203.
- Diankha, O., Ba, A., Brehmer, P., Brochier, T., Sow, B., Thiaw, M., Gaye, A., Ngom, F., & Demarcq, H. (2018). Contrasted optimal environmental windows for both sardinella species in Senegalese waters. *Fisheries Oceanography*, 27, 351–365. <https://doi.org/10.1111/fog.12257>
- Dickey-Collas, M., Hintzen N., Nash, R., Schon, P., & Payne, M. (2015). Quirky patterns in time-series of estimates of recruitment could be artefacts. *ICES Journal of Marine Science*, 72: 111-116. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu022>

Dickey-Collas, M., Link, J.S., Snelgrove, P., Roberts, J.M., Anderson, M.R., Kenchington, E., Bundy, A., Brady, M.M., Shuford, R.L., Townsend, H., Rindorf, A., Rudd, M.A., Johnson, D., & Johannesen, E. (2022). Exploring ecosystem-based management in the North Atlantic. *Journal of Fish Biology*, 101: 342-350.

Echevin, V., Goubanova, K., Belmadani, A., & Dewitte, B. (2012). Sensitivity of the Humboldt current system to global warming: A downscaling experiment of the IPSL-CM4 model. *Climate Dynamics*, 38, 761–774.  
<https://doi.org/10.1007/s00382-011-1085-2>

Escobar. (2001). El aporte del enfoque ecosistémico a la sostenibilidad pesquera. División de Recursos Naturales e Infraestructura. CEPAL. Naciones Unidas. 57 pp.

Espinoza, P., & Bertrand, A. (2008). Revisiting Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) trophodynamics provides a new vision of the Humboldt current system. *Progress in Oceanography*, 79, 215–227. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.022>

Espinoza, P., Lorrain, A., Ménard, F., Cherel, Y., Tremblay-Boyer, L., Argüelles, J., Tafur, R., Bertrand, S., Tremblay, Y., Ayón, P., Munaron, J.-M., Richard, P., & Bertrand, A. (2017). Trophic structure in the northern Humboldt current system: New perspectives from stable isotope analysis. *Marine Biology*, 164, 86.  
<https://doi.org/10.1007/s00227-017-3119-8>

- Essington, T. E., Moriarty, P. E., Froehlich, H. E., Hodgson, E. E., Koehn, L. E., Oken, K. L., et al. (2015). Fishing amplifies forage fish population collapses. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 112, 6648–6652. <https://doi.org/10.1073/pnas.1422020112>
- FAO (1995). Código de Conducta para la Pesca Responsable. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y Alimentación, Roma.
- Feltrim, M. & Zenteno, J. (2024). Estatus y Posibilidades de Explotación Biológicamente Sustentables de Anchoqueta, Región de Valparaíso a la Región de Los Lagos, año 2024. Informe Técnico. Subsecretaría de Economía y EMT. 143 pp.
- Ferrada, S. Hernández, K. Montoya, R. & Galleguillos, R. (2002). Estudio poblacional del recurso anchoqueta (*Engraulis ringens*, Jenyns 1842) (clupeiformes, engraulidae), mediante análisis de ADN. *Gayana*. 66; 2. 243-248 .  
<http://dx.doi.org/10.4067/S0717-65382002000200022>
- Free, C, Thorson, J, Pinsky, M. Jiva, O. Wiedenmann, J. Jensen, O. (2019) Impacts of historical warming on marine fisheries production. *Science*, 363: 979–983.  
<https://doi.org/10.1126/science.aau1758>
- Freon, P., Cury, P., Shannon, L., Roy, C., (2005). Sustainable exploitation of small pelagic fish stocks challenged by environmental and ecosystem changes. *Bull. Mar. Sci.* 76, 385–462.

- Fréon, P., Barange, M., & Aristegui, J. (2009). Eastern boundary upwelling ecosystems: Integrative and comparative approaches. *Progress in Oceanography*, 83, 1–14. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2009.08.001>
- Fulton, E.A., Smith, A.D.M., Smith, D.C. & Johnson, P. 2014. An Integrated Approach Is Needed for Ecosystem Based Fisheries Management: Insights from Ecosystem-Level Management Strategy Evaluation. *PLoS ONE* 9(1): e84242.
- Gaillard. J. T. Coulson. M. Festa-Bianchet. (2008). Recruitment. In: *Encyclopedia of Ecology*. Editor(s); Sven Erik Jørgensen, Brian D. Fath. Academic Press. 2982-2986
- Garrido, S., Cristóvão, A., Caldeira, C., Ben-Hamadou, R., Baylina, N., Batista, H., Saiz, E., Peck, M., Ré, P., & Santos, A. (2016). Effect of temperature on the growth, survival, development and foraging behaviour of *Sardina pilchardus* larvae. *Marine Ecology Progress Series*, 559, 131–145. <https://doi.org/10.3354/meps11881>
- Gibbs, M.T. & Thébaud. O. (2012). Beyond Individual Transferrable Quotas: methodologies for integrating ecosystem impacts of fishing into fisheries catch rights. *Fish and Fisheries* 13: 434-449. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2011.00442.x>
- Gilbert, D.J. (1997). Toward a new recruitment paradigm for fish stocks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 54, 969–977.

- Gómez, F. (2008). Variabilidad ambiental y pequeños pelágicos de la zona norte y centro-sur de Chile. Tesis para optar al grado de Magister en Ciencias con mención en Pesquerías. Universidad de Concepción, 113 pp.
- Gómez, F., Montecinos, A., Hormazábal, S., Cubillos, L., Correa-Ramirez, M., & Chávez, F. (2012). Impact of spring upwelling variability off southern-central Chile on common sardine (*Strangomera bentincki*) recruitment. *Fisheries Oceanography*, 21, 405–414. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2012.00632.x>
- Goldberg, D. A., Paramore, L. M., & Scharf, F. S. (2022). Analysis of environment-recruitment associations for a coastal red drum population reveals consistent link between year class strength and early shifts in near shore winds. *Fisheries Oceanography*, 31(1), 56–69. <https://doi.org/10.1111/fog.12562>
- Gomez, F., Montecinos, A., Hormazabal, S., Cubillos, L., Correa-Ramirez, M., & Chavez, F. (2012). Impact of spring upwelling variability off southern-central Chile on common sardine (*Strangomera bentincki*) recruitment. *Fisheries Oceanography*, 21, 405–414. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2012.00632.x>
- Goubanova, K., Echevin, V., Dewitte, B., Codron, F., Takahashi, K., Terray, P., & Vrac, M. (2011). Statistical downscaling of sea-surface wind over the Peru–Chile upwelling region: Diagnosing the impact of climate change from the IPSL-CM4 model. *Climate Dynamics*, 36, 1365–1378. <https://doi.org/10.1007/s00382-010-0824-0>

- Grendi, C., & Reyes, H. (2021). Evaluación del stock desovante de anchoveta y sardina común entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos, año 2020. In Convenio de Desempeño 2020. Instituto de Fomento Pesquero. 362 pp.
- Guillen J. Macher C. Merzéréaud M. Bertignac M. Fifas S. & Guyader O. (2013). Estimating MSY and MEY in multi-species and multi-fleet fisheries, consequences and limits: an application to the Bay of Biscay mixed fishery. *Marine Policy*, 40: 64–74.
- Haltuch, M. A., Tolimieri, N., Lee, Q., & Jacox, M. G. (2020). Oceanographic drivers of petrale sole recruitment in the California current ecosystem. *Fisheries Oceanography*, 29(2), 122–136. <https://doi.org/10.1111/fog.12459>
- He, X. & John, F. (2019). Effects of recruitment variability and fishing history on estimation of stock recruitment relationships: Two case studies from U.S. West Coast fisheries. *Fisheries Research* 217: 21-34.
- Hersbach, H., Bell, B., Berrisford, P., Hirahara, S., Horányi, A., Muñoz-Sabater, J., Nicolas, J., Peubey, C., Radu, R., & Schepers, D. (2020). The ERA5 global reanalysis. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 146, 1999–2049. <https://doi.org/10.1002/qj.3803>
- Hewitt, R. P., & Methot, R. D. (1982). Distribution and mortality of northern anchovy larvae in 1978 and 1979. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*, 23, 226–245.

- Heino, M., Baulier, L., Boukal, D. S., Ernande, B., Johnston, F. D., Mollet, F.M., Pardoe, H., Therkildsen, N. O., Uusi-Heikkilä, S., Vainikka, A., Arlinghaus, R., Dankel, D. J., Dunlop, E. S., Eikeset, A. M., Enberg, K., Engelhard G. H., Jørgensen, C., Laugen, A. T., Matsumura, S., Nussle, S., Urbach, D., Whitlock, R., Rijnsdorp, A. D., and Dieckmann, U. (2013). Can fisheries-induced evolution shift reference points for fisheries management?. *ICES Journal of Marine Science*. 70: 707-721.
- Hill, S. Murphy, E. & Reid, K. (2006). Modelling Southern Ocean ecosystems: krill, the food-web, and the impacts of harvesting. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 81: 581-608.
- Hilborn, R., & Walters, C. J. (1992). Stock and recruitment. In *Quantitative fisheries stock assessment* (pp. 241–296). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-3598-0\\_7](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-3598-0_7)
- Hilborn, R., (2002). The dark side of reference points. *Bulletin of Marine Science*. 70(2), 403–408.
- Hilborn, R., Amoroso, R. O., Bogazzi, E., Jensen, O. P., Parma, A. M., Szuwalski, C., & Walters, C. (2017). When does fishing forage species affect their predators? *Fisheries Research*, 191, 211–221. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.01.008>
- Hilborn, R, Amoroso, RO, Anderson, CM et al. (2020). Effective fisheries management instrumental in improving fish stock status. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 117:2218–2224. doi: 10.1073/pnas.1909726116

- Hilborn, R., Buratti, C. C., Díaz Acuña, E., Hively, D., Kolding, J., Kurota, H., Baker, N., Mace, P. M., deMoor, C. L., Muko, S., Osio, G. C., Parma, A. M., Quiroz, J-C, & Melnychuk, M. C. (2022). Recent trends in abundance and fishing pressure of agency-assessed small pelagic fish stocks. *Fish and Fisheries*, 23, 1313–1331. <https://doi.org/10.1111/faf.12690>
- Hjort, J. (1914) Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapp. P.V. Reun. Cons. Int. Explo. Mer*, 20: 1–228.
- Houde, E. D. (1987). Fish early life dynamics and recruitment variability. In R. D. Hoyt (Ed.), 10th annual larval fish conference (pp. 17–29). American Fisheries Society, Symposium 2.
- Houde, E. D. (1989). Comparative growth, mortality, and energetics of marine fish larvae—Temperature and implied latitudinal effects. *Fishery Bulletin*, 187, 471–495.
- Houde, E. D. (2008). Emerging from Hjort's shadow. *Journal of the Northwest Atlantic Fishery*, 41, 53–70. <https://doi.org/10.2960/J.v41.m634>
- Howell, D., Schueller, A.M., Bentley, J.W., Buchheister, A., Chagaris, D., Cieri, M., Drew, K., Lundy, M.G., Pedreschi, D., Reid, D.G., & Townsend, H. (2021). Combining ecosystem and single species modelling to provide ecosystem-based fisheries management advice within current management systems. doi:10.3389/fmars.2020.607831.

- Hückstädt, L., Rojas, R., & 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. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.03.014>
- Hurtado-Ferro, F., Hiramatsu, K., & Shirakihara, K. (2010). Allowing for environmental effects in a management strategy evaluation for Japanese sardine. *ICES Journal of Marine Science*, 67, 2012–2017. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsq126>
- Jiao, Y. (2009). Regime shift in marine ecosystems and implications for fisheries management, a review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 19(2): 177-191. <https://doi.org/10.1007/s11160-008-9096-8>
- Johnson, K. F., Monnahan, C. C., McGilliard, C. R., Vert-pre, K. A., Anderson, S. C. Cunningham, C. J., Hurtado-Ferro, F., Licandeo, R. R., Muradian, M. L., Ono, K., Szuwalski C. S., Valero, J. L., Whitten, A. R., Punt A. E. (2014). Time-varying natural mortality in fisheries stock assessment models: identifying a default approach. *ICES Journal of Marine Science*, 72(1), 137-150. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu055>
- Johnson, K., Councill, E., Thorson, J., Brooks, E., Methot, R., Punt, A. (2016). Can autocorrelated recruitment be estimated using integrated assessment models and how does it affect population forecasts? *Fish. Res.* 183: 222-232.
- Jablonski, S., & Legey, L. (2004). Quantifying environmental effects on the recruitment of Brazilian sardine (*Sardinella brasiliensis*), 1977-1993. *Scientia Marina*, 68, 385–398. <https://doi.org/10.3989/scimar.2004.68n3385>

- Karp, M. A., Peterson, J. O., Lynch, P. D., Griffis, R. B., Adams, C. F., Arnold, W. S., Barnett, L., et al. 2019. Accounting for shifting distributions and changing productivity in the development of scientific advice for fishery. *ICES Journal of Marine Science*, Vol. 76, (5). 1305-1315. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz048>
- Klaer, N.L., O'Boyle, R.N., Deroba, J.J., Wayte, S.E., Little, L.R., Alade, L.A., Rago, P.J., (2015). How much evidence is required for acceptance of productivity regime shifts in fish stock assessments: are we letting managers off the hook? *Fish. Res.* 168, 49–55.
- King, J. R., and McFarlane, G. A. (2006). A framework for incorporating climate regime shifts into the management of marine resources. *Fisheries Management and Ecology*. 13: 93-102. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2006.00480.x>
- Koenigstein, S., Mark, F. C., Goßling-Reisemann, S., Reuter, H., and Poertner, H. O. 2016. Modelling climate change impacts on marine fish populations: process-based integration of ocean warming, acidification and other environmental drivers. *Fish and Fisheries*, 17: 972–1004.
- Koster, F. W., Vinther, M., MacKenzie, B. R., Eero, M., and Plikshs, M. (2009). Environmental effects on recruitment and implications for biological reference points of Eastern Baltic cod (*Gadus morhua*). *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*. 41: 205-220.
- Kutner, M., Nachtsheim, C., Neter, J., & Li, W. (1996). *Applied linear statistical models* (5th ed.). McGraw-Hill. 1396 pp Lowerre-Barbieri, S., DeCelles, G., Pepin, P.,

- Catalán, I. A., Muhling, B., Erisman, B., Steve, C., Alós, J., Ospina-Alvarez, A., Stachura, M., Tringali, M., Walters, S., & Paris, C. (2017). Reproductive resilience: A paradigm shift in understanding spawner-recruit systems in exploited marine fish. *Fish and Fisheries*, 18, 285–312. <https://doi.org/10.1111/faf.12180>
- Lasalle, G. Nelva, J. Boët, P. Rochet, M. Trenkel, V. & N, Niquil. (2014). Combining quantitative and qualitative models to identify functional groups for monitoring changes in the Bay of Biscay continental shelf exploited foodweb. *ICES Journal of Marine Science*, Volume 71: (1). 105–117.
- Lasker, R. (1985). What limits clupeoid production?. *Canadian Journal of Fish and Aquatic Science*, 42: 31-38.
- Lehodey P, Alheit J, Barange M, Baumgartner T, Beaugrand G, Drinkwater K, Fromentin JM, Hare SR, Ottersen, Perry R, Roy C, van der Lingen C, F. Werner. (2006). Climate variability, fish, and fisheries. *Journal of Climate* 19 (20): 5009-5030.
- Lester, S.E., K.L. McLeod, H. Tallis, M. Ruckelshaus, B.S. Halpern, P.S. Levin, F.P. Chavez, C. Pomeroy, B.J. McCay, C. Costello, S.D. Gaines, A.J. Mace, J.A. Barth, D.L. Fluharty & J.K. Parrish. (2010). Science in support of ecosystem-based management for the US West Coast and beyond. *Biological Conservation* 143: 576-587.
- Link, J. (2010). *Ecosystem-Based Fisheries Management: Confronting Tradeoffs*. Cambridge 718 University Press, New York. ISBN 978-0-521-76298-4

- Lluch-Cota, S. (2012). Modeling sardine and anchovy low-frequency variability. PNAS. 110(33): 13240-13241.
- Lorenzen, K., E., Camp. (2005). Density-dependence in the life history of fishes: When is a fish recruited?. Fisheries Research 217: 5–10.
- Lorenzen, K., (2005). Population dynamics and potential of fisheries stock enhancement: practical theory for assessment and policy analysis. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B 260, 171–189.
- MacCall, A.D., Klingbeil, R.A., Methot, R.D., (1985). Recent increased abundance and potential productivity of pacific mackerel (*Scomber japonicas*). CalCOFI Report 26CalCOFI, La Jolla, CA, pp. 119–129.
- Maunder, M. N. 2012. Evaluating the stock-recruitment relationship and management reference points: application to summer flounder (*Paralichthys dentatus*) in the U.S. mid-Atlantic. Fisheries Research, 125–126: 20–26.
- Maunder, M, & R., Deriso. (2014). Proposal for biomass and fishing mortality limit reference points based on reduction in recruitment. In Proceedings of the SAC-05-14 Fifth Meeting of the Inter-American Tropical Tuna Commission Scientific Advisory Committee. La Jolla, CA. 193–206.
- Maunder, M & J. Thorson. (2019). Modeling temporal variation in recruitment in fisheries stock assessment: A review of theory and practice. Fisheries Research 217 (2019) 71–86.

- Maunder, M. & K. Piner. (2024). Depletion Estimation, Stock–Recruitment Relationships, and Interpretation of Biomass Reference Points. *Fishes*: 9, 447. <https://doi.org/10.3390/fishes9110447>
- Medina, M., Herrera, L., Castillo, J., Jeanelle, J., & Pizarro, N. (2015). Alimentación de la anchoveta (*Engraulis ringens*) en el norte de Chile (18\_250-25\_400S) en diciembre de 2010. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 43(1), 46–58. <https://doi.org/10.3856/vol43-issue1-fulltext-5>
- Mohn R., & G. Chouinard. (2004). Production analysis of southern Gulf of St Lawrence cod for the identification of biological reference points, 2004. Canadian Science Advisory Secretariat Research Document 2004/039. 14 pp.
- Mohn. R., & Chouinard, G. (2007). Harvest control rules for stocks displaying dynamic production regimes. *ICES Journal of Marine Science*, 64: 693-697.
- Montecino, V., Strub, P. T., Tarazona, J., Chavez, F. P., Thomas, A. C., & Baumgartner, T. (2006). Bio-physical interactions off western South America. In A. R. Robinson & K. H. Brink (Eds.), *The sea* (Vol. 14A) (pp. 329–390). The Global Coastal Ocean. Harvard Press Ltd.
- Montecinos, A., & Gómez, F. (2010). ENSO modulation of the upwelling season off southern-central Chile. *Geophysical Research Letters*, 37, 102708. <https://doi.org/10.1029/2009GL041739>

Myers, R. (2001). Stock and recruitment: generalizations about maximum reproductive rate, density dependence, and variability using meta-analytic approaches. ICES J. Mar. Sci. J. Cons. 58, 937–951.

Naciones Unidas. (1984). Convención de las Naciones Unidas sobre el Derecho del Mar. Texto final de la Convención, anexos e índice temático, Naciones Unidas, Nueva York. 230 pp. [https://www.un.org/Depts/los/convention\\_agreements/texts/unclos/convemar\\_es.pdf](https://www.un.org/Depts/los/convention_agreements/texts/unclos/convemar_es.pdf)

Neira, S., & Arancibia, H. (2004). Trophic interactions and community structure in the upwelling system off Central Chile (33–39\_S). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 312(2004), 349–366. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2004.07.011>

Neira, S., Arancibia, H., & L. Cubillos. (2004). Comparative analysis of trophic structure of commercial fishery species off Central Chile in 1992 and 1998. Ecol. Modell. 172, 233–248. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.09.009>.

Neira S., R. Alarcón, L. Cubillos, H. Arancibia, M.J. Cuevas, M. Barros, T. Pitcher & E. Fulton. (2019). Informe final FIPA 2017-64 Implementación del enfoque ecosistémico en la pesquería de sardina austral de aguas interiores de la X Región de los Lagos. Universidad de Concepción, 270 p. + Anexos.

Neira S., R. Alarcón, A. Arriagada, L. Cubillos, H. Arancibia & M. Barros. (2022). Informe Final Proyecto FIPA 2019-17 Asesoría para la revisión de PBRs y

consideraciones ecosistémicas asociados a pesquerías pelágicas. Universidad de Concepción, 378 pp. + Anexos.

Niklitschek E. Garcés, C. Toledo, P. (2018). Determinación de unidades poblacionales de anchoveta (*Engraulis ringens*) en Chile. Informe Final FIPA 2015-22. 224 pp.

O’Leary, C.A., Thorson, J.T., Miller, T.J., Nye, J.A., (2020). Comparison of multiple approaches to calculate time-varying biological reference points in climate-linked population-dynamics models. *ICES J. Mar. Sci.* 77, 930–941.

Ono, K., Licandeo, R., Muradian, M., Cunningham, C., Anderson, S., Hurtado, F., Johnson, K., McGilliard, C., Monnahan, C., Szuwalski, C., Valero, J., VertPre, K., Whitten, A., Punt, A., (2014). The importance of length and age composition data in statistical age-structured models for marine species. *ICES J. Mar. Sci.* 72, 31–43.

Ospina-Alvarez, A., Vásquez, S., Catalán, I., Barbieri, S., Arteaga, M., & de Juan, S. (2022). A reproductive resilience index for pelagic fish in the southern Humboldt current large marine ecosystem. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 79, 2138–2159. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2021-0263>

Payá, I., A. Sepúlveda, F. Balbontín, R. Tascheri & L. Adasme. (1998). Dinámica del stock de merluza común y su relación con el medio ambiente. Inst. Fom. Pesq., Informe Proyecto FIP 96-28, 341 pp.

- Payá, I., Canales, C., Bucarey, D., Canales, M., Contreras, F., Leal, E., Tascheri, R., Zúñiga, M. J., Clark, W., Dorn, M., Dunn, M., Fernández, C., Haddon, M., Klaer, N., & Sissenwine, M. (2014). Revisión de los puntos biológicos de referencia (Rendimiento Máximo Sostenible) en las pesquerías nacionales. Informe Final. Convenio II: Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales 2014. Subsecretaría de Economía y EMT / IFOP, Chile (pp. 1–49). <https://www.researchgate.net/publication/301698303> Revision de los puntos biológicos de referencia Rendimiento Maximo Sostenible en las pesquerias nacionales Review of Biological Reference Points for main chilean fisheries
- Pauly, D., V. Christensen, J. Dalsgaard, R. Froese & F. Torres. (1998). Fishing down marine food webs. *Science* 279: 860-863.
- Pauly, D. Christensen, V. & Walters, C. (2000). Ecopath, ecosim, and ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES J. Mar. Sci.* 57 (3), 697–706. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0726>
- Pauly, D. & Froese, R. (2021). MSY needs no epitaph - but it was abused. *ICES Journal of Marine Sci.* Vol: 78, N°6, 2204-2210. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa224>
- Parada, C., Colas, F., Soto-Mendoza, S., & Castro, L. (2012). Effects of seasonal variability in across and alongshore transport of anchoveta (*Engraulis ringens*)

larvae on model-based pre-recruitment indices off central Chile. *Progress in Oceanography*, 92(1), 192–205.

Parada, C., Yannicelli, B., Hormazábal, S., Vásquez, S., Porobi\_c, J., Ernst, B., Gatica, C., Arteaga, M., Montecinos, A., Núñez, S., & Gretchina, A. (2013). Variabilidad ambiental y recursos pesqueros en el Pacífico suroriental: Estado de la investigación y desafíos para el manejo pesquero. *Latin American Journal of Aquatic Research.*, 41(1), 1–28. <https://doi.org/10.3856/vol41-issue1-fulltext-1>

Perälä, T., & A. Kuparinen. (2015). Detecting regime shifts in fish stock dynamics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 72, 1619–1628. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2014-0406>

Perälä, T. Swain,DP, & A. Kuparinen. (2017). Examining non stationarity in the recruitment dynamics of fishes using Bayesian change point analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 74:751–765. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0177>

Pedraza, M., & Cubillos, L. (2008). Population dynamics of two small pelagic fish in the central-south area off Chile: Delayed density dependence and biological interaction. *Environmental Biology of Fishes*, 82, 111–122. <https://doi.org/10.1007/s10641-007-9260-3>

Perälä, T., & A. Kuparinen. (2015). Detecting regime shifts in fish stock dynamics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 72, 1619–1628.

- Perälä, TA., Swain, DP, and A. Kuparinen. (2017). Examining non stationarity in the recruitment dynamics of fishes using Bayesian change point analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 74:751–765. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0177>
- Pikitch, E., P.D. Boersma, I.L. Boyd, D.O. Conover, P. Cury, T. Essington, S.S. Heppell, E.D. Houde, M. Mangel, D. Pauly, É. Plagányi, K. Sainsbury & R.S. Steneck. (2012). *Little Fish, Big Impact: Managing a Crucial Link in Ocean Food Webs*. Lenfest Ocean Program. Washington, DC. 108 pp.
- Pitcher, T., Kalikoski, D., Short, K., Varjey, D. & Pramod, G. (2009). An evaluation of progress in implementing ecosystem-based management of fisheries in 33 countries. *Marine Policy*, 33: 223-232. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2008.06.002>
- Pizarro, J., Docmac, F., & Harrod, C. (2019). Clarifying a trophic black box: Stable isotope analysis reveal unexpected dietary variation in the Peruvian anchovy *Engraulis ringens*. *PeerJ*, 7, e6968. <https://doi.org/10.7717/peerj.6968>
- Plaza, G., Claramunt, G., & Herrera, G. (2002). An intra-annual analysis of intermediate fecundity, batch fecundity and oocyte size of ripening ovaries of Pacific sardine *Sardinops sagax* in northern Chile. *Fisheries Science*, 68, 95–103. <https://doi.org/10.1046/j.1444-2906.2002.00394.x>
- Plagányi, É.E. 2007. *Models for an ecosystem approach to fisheries*. FAO Fisheries Technical Paper. No. 477. Rome, FAO. 108p.

- Plagányi, É.E., A.E. Punt, R. Hillary, E.B. Morello, O. Thébaud, T. Hutton, R.D. Pillans, J.T. Thorson, E.A. Fulton, A.D.M. Smith, F. Smith, P. Bayliss, M. Haywood, V. Lyne & P.C. Rothlisberg. (2014). Multispecies fisheries management and conservation: tactical applications using models of intermediate complexity. *Fish and Fisheries* 15: 1-22.
- Plagányi É. & Essington T. (2014). When the SURFs up, forage fish are key. *Fisheries Research*, 159, 68–74. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2014.05.011>
- Polovina, J. & Ow, M. (1985). An approach to estimating an ecosystem box model. *Fish. Bull.* 83 (3), 457–460.
- Punt, A. E. (2003). The performance of a size-structured stock assessment method in the face of spatial heterogeneity in growth. *Fisheries Research*, 65(1), 391-409.
- Punt, AE, A' mar, T, Bond, NA et al. (2014) Fisheries management under climate and environmental uncertainty: control rules and performance simulation. *ICES Journal of Marine Science* 71:2208–2220. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst057>
- Quinn, T. II, & Deriso, R. (1999). *Quantitative fish dynamics* (p. 542). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780195076318.001.0001>
- R Development Core Team. (2014). *A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

- Reyes, M. (2012). Ventana ambiental óptima del reclutamiento de anchoveta (*Engraulis ringens*) en el stock sur de Perú y norte de Chile. Tesis para optar al Título de Ingeniero Pesquero. Pontificia Universidad Católica de Valparaíso. Facultad de Recursos Naturales. Escuela de Ciencias del Mar., 87.
- Ricker, W.E. (1954). Stock and recruitment. J. Fish. Res. Board Canada 11, 559-623.
- Rincón, M., Corti, R., Elvarsson, B., Ramos, F., & Ruiz, J. (2019). Granger causality analysis of integrated-model outputs, a tool to assess external drivers in fishery. Fisheries Research, 213, 42–55. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2019.01.001>
- Rincón, M., Mumford, D., Levontin, P., Leach, A., & Ruiz, J. (2016). The economic value of environmental data: A notional insurance scheme for the European anchovy. ICES Journal of Marine Science, 73(4), 1033-1041. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv268>
- Rodionov, S. (2004). A sequential algorithm for testing climate regime shifts. Geophysical Research Letters., 31, 204. <https://doi.org/10.1029/2004GL019448>
- Roy, C., Cury, P., & Kifani, S. (1992). Pelagic fish recruitment success and reproductive strategy in upwelling areas: Environmental compromises. South African Journal of Marine Science., 12, 135–146. <https://doi.org/10.2989/02577619209504697>
- Rose, K.A., Cowan, J.H., Winemiller, K.O., Myers, R.A., Hilborn, R. (2001). Compensatory density-dependence in fish populations: importance, controversy,

understanding and prognosis. *Fish Fish.* 2, 293–327.  
<https://doi.org/10.1046/j.1467-2960.2001.00056.x>

Rothschild, B.J. (2000). “Fish stocks and recruitment”: the past thirty years. *ICES J. Mar. Sci.* 57, 191–201. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0645>

Ruiz, J., García-Isarch, E., Emma Huertas, I., Prieto, L., Juarez, A., Muñoz, J., Sanchez-Lamadrid, A., Rodríguez-Gálvez, S., Naranjo, J., & Baldó, F. (2006). Meteorological and oceanographic factors influencing *Engraulis encrasicolus* early life stages and catches in the Gulf of Cádiz. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 53, 1363–1376.  
<https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.04.007>

Rutllant, J., I. Masotti, J. Calderon & S. Vega. (2004). A comparison of spring coastal upwelling off central Chile at the extremes of the 1996 – 1997 ENSO cycle, *Cont. Shelf Res.*, 24, 773-787.

Saavedra, A., Vargas, R., Catasti, V., Lang, C., Grendi, C., Bustamante, A., Cifuentes, U., Pizarro, M., Sanchez, F., Gutierrez, J., Molina, E., Cerna, F., Lopez, A., Nuñez, S., Silva, J., Vasquez, S., Luna, R., Klarian, S., Fernando, F., & Carcamo, C. (2021). Evaluación hidroacústica de los stocks de anchoveta y sardina común entre las Regiones de Valparaíso y los Lagos, año 2021. Informe Final Instituto de Fomento Pesquero (IFOP)., 299.

Salas, S., Chuenpagdee, R., Charles, A., & Seijo, J. C. (2011). Coastal fisheries of Latin America and the Caribbean. FAO.

- Sanders, M. (1998). Efectos de las Relaciones Depredador-Presa en las Estrategias de Explotación y la Ordenación de la Pesca. En: Resultados de la Conferencia de Kyoto, FAO, Departamento de Pesca.
- Schaefer, M. (1954). Some aspects of the dynamics of populations important to the management of the commercial marine fisheries. *Bulletin of the Inter-American Tropical Tuna Commission*, 1: 27–56.
- Schilling, H. T., Hinchliffe, C., Gillson, J. P., Miskiewicz, A. G., & Suthers, I. M. (2022). Coastal winds and larval fish abundance indicate a recruitment mechanism for southeast Australian estuarine fisheries. *Fisheries Oceanography*, 31(1), 40–55. <https://doi.org/10.1111/fog.12561>
- Schneider, W., Donoso, D., Garcés-Vargas, J., & Escribano, R. (2017). Water-column cooling and sea surface salinity increase in the upwelling region off Central Chile driven by a pole-ward displacement of the South Pacific high. *Progress in Oceanography*, 151, 38–48. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2016.11.004>
- Scott, E. Serpetti, N. Steenbeek, J. & Heymans, J. (2016). A stepwise fitting procedure for automated fitting of ecopath with ecosim models. *SoftwareX*. Vol:5, 25-30. <https://doi.org/10.1016/j.softx.2016.02.002>
- Sellinger, E, Szuwalski, C, & E. Punt. (2024). The robustness of our assumptions about recruitment: A re-examination of marine recruitment dynamics with additional data and novel methods. *Fisheries Research* 269 (2024) 106862.

- Sepúlveda, M., S. Neira, D. Oliva, H. Pavés, G. Pavez, M. Santos & R. Sarmiento. (2016). Rol ecológico del lobo marino común en el territorio y aguas jurisdiccionales chilenas. Informe Final Proyecto FIP N° 2014-28. 141 pp + Anexos
- Sernapesca. (2022). Anuario estadístico de pesca. Servicio Nacional de Pesca y Acuicultura. Ministerio de Economía, Fomento y turismo, Chile.
- Serra, R., Cury, P., & Roy, C. (1998). The recruitment of the Chilean sardine (*Sardinops sagax*) and the “Optimal environmental window” In: Global versus changes in upwelling systems. 267-274.
- Smith, A. (1994). Management strategy evaluation: the light on the hill. In: Populations dynamics for fisheries management. Edited by D.A. Hancock. Australian society for fish biology, Perth, Australia. 249-253.
- Smith, A., Sainsbury, K., & Stevens, R. (1999). Implementing effective fisheries-management systems management strategy evaluation and the Australian partnership approach. ICES Journal of Marine Science, 56, 967–979. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1999.0540>
- Smith, A.D.M., C.J. Brown, C.M. Bulman, E.A. Fulton, P. Johnson, I.C. Kaplan, H. Lozano-Montes, S. Mackinson, M. Marzloff, L.J. Shannon, Y.-J. Shin & Tam, J. (2011). Impacts of fishing low-trophic level species on marine ecosystems. Science 333: 1147-1151. <https://doi.org/10.1126/science.1209395>

- Siple, M. Koehn, L. Johnson, K. et al. (2021). Considerations for management strategy evaluation for small pelagic fishes. *Fish Fisheries*. 22: 1167-86.  
<https://doi.org/10.1111/faf.12579>
- 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.  
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.08.022>
- Soto-Mardones, L., Pares-Sierra, A., & Durazo, R. (2004). Ekman modulation of the sea surface temperature on the eastern South Pacific. *Deep Sea Research II.*, 51, 551–561. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2003.06.006>
- Soto-Mendoza, S., Parada, C., Castro, L., Colas, F., & Schneider, W. (2012). Modeling transport and survival of anchoveta eggs and yolk-sac larvae in the coastal zone off central-southern Chile: Assessing spatial and temporal spawning parameters. *Progress in Oceanography*, 92(1), 178–191.  
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2011.07.001>
- Spearman, C. (1904). The proof and measurement of association between two things. *American Journal of Psychology* 15, 72–101.
- Sydeman, W. J., García-Reyes, M., Schoeman, D. S., Rykaczewski, R. R., Thompson, S. A., Black, B. A., & Bograd, S. J. (2014). Climate change and wind intensification in coastal upwelling ecosystems. *Science*, 345(6192), 77–80.  
<https://doi.org/10.1126/science.1251635>

Szuwalski, C., Vert-Pre, K., Punt, A., Branch, T. A., & Hilborn, R. (2015). Examining common assumptions about recruitment: A meta-analysis of recruitment dynamics for worldwide marine fisheries. *Fish and Fisheries*, 16, 633–648. <https://doi.org/10.1111/faf.12083>

Szuwalski, C.S., Hollowed, A.B., Holsman, K.K., Ianelli, J.N., Legault, C.M., Melnychuk, M.C., Ovando, D., & A.E. Punt. (2023). Unintended consequences of climate-adaptive fisheries management targets. *Fish. And Fish.* 24, 439–453. <https://doi.org/10.1111/faf.12737>

Tam, J. Taylor, M. & Ñiquen, M. (2020). Ecosystem impacts of fishing the low trophic level Peruvian anchovy in the Northern Humboldt Current Ecosystem. Working Group Fishery Improvement Project Peru anchovy - industrial purse-seine (FIP-Anchoveta). IMARPE. <https://cedepesca.net/wp-content/uploads/2021/01/Tam-Ecosystem-impacts-2020.pdf>

Thorson, J. Jensen, O. & Zipkin, E. 2014. How variable is recruitment for exploited marine fishes? A hierarchical model for testing life history theory. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 71, 973-983. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2013-0645>

Thorson, J. T., Monnahan, C. C., & J. M. Cope. (2015). The potential impact of time-variation in vital rates on fisheries management targets for marine fishes. *Fisheries Research*, 169: 8–17. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2015.04.007>

- Tolimieri, N., Haltuch, M. Lee, Q., Jacox, M. & Bograd, S. (2018). Oceanographic drivers of sablefish recruitment in the California current. *Fisheries Oceanography*, 27(5), 458–474. <https://doi.org/10.1111/fog.12266>
- Valls, A., Coll, M., & V. Christensen. (2015). Keystone species: toward an operational concept for marine biodiversity conservation. *Ecol. Monogr.* 85 (1), 29–47. <https://doi.org/10.1890/14-0306.1>.
- van Buuren, S. (2018). *Flexible imputation of missing data (Second ed.)*. Chapman and Hall/CRC. Press. 444 pp. <https://doi.org/10.1201/9780429492259>
- Vásquez, S., Salas, C., Núñez, S., Soto, L., Letelier, J., Arteaga, M., Gatica, C., Sepúlveda, A., Cisterna, L., Gretchina, A., & Ospina-Alvarez, A. (2014). Estimación de índices de reclutamiento basados en variables y modelos biofísicos de pelágicos pequeños de la zona centro sur de Chile: Fase II. Informe final FIPA 2014-35 (p. 153). Instituto de Investigación Pesquera.
- Vert-Pre, K. A., Amoroso, R. O., Jensen, O. P., & Hilborn, R. (2017). Frequency and intensity of productivity regime shifts in marine fish stocks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017(110), 1779-1784. <https://doi.org/10.1073/pnas.1214879110>
- Walters, C., Christensen, V., & Pauly, D. (1997). Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Rev. Fish Biol. Fish.* 7, 139-172.

- Walters, C. Pauly, D. Christensen, V. & Kitchell, J. (2000). Representing density dependent consequences of life history strategies in aquatic ecosystems: EcoSim II. *Ecosystems* 3 (1), 70–83. <https://doi.org/10.1007/s100210000011>
- Walters, C., & Martell, S. (2004). *Fisheries ecology and management* (p. 399). Princeton University Press, United States. <https://doi.org/10.1515/9780691214634>
- Wayte., S. (2013). Management implications of including a climate-induced recruitment shift in the stock assessment for jackass morwong (*Nemadactylus macropterus*) in south-eastern Australia. *Fish. Res.* 142, 47–55. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2012.07.009>
- Whitten, A. R., Klaer, N. L., Tuck, G. N., & Day, R. W. (2013). Accounting for cohort-specific variable growth in fisheries stock assessments: a case study from south-eastern Australia. *Fisheries Research*, 142: 27–36.
- Weidberg, N., Ospina-Alvarez, A., Bonicelli, J., Barahona, M., Aikena, C., Broitman, B., & Navarrete, S. (2020). Spatial shifts in productivity of the coastal ocean over the past two decades induced by migration of the Pacific anticyclone and Bakun's effect in the Humboldt upwelling ecosystem. *Global and Planetary Change.*, 193, 103259. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2020.103259>
- Williams, E. H., & K. W. Shertzer. 2003. Implications of life-history invariants for biological reference points used in fishery management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60: 710–720.

- Wilson, M., & Laman, N. (2021). Interannual variation in the coastal distribution of a juvenile gadid in the northeast Pacific Ocean: The relevance of wind and effect on recruitment. *Fisheries Oceanography*, 30, 3–22. <https://doi.org/10.1111/fog.12499>
- Wood, S. (2006). *General additive models: An introduction with R*. Chapman and Hall/CRC: Taylor and Francis Group. <https://doi.org/10.1201/9781420010404>
- Worm, B., Hilborn, R., Baum, J.K., Branch, T.A., Collie, J.S., Costello, C., Fogarty, M.J., Fulton, E.A., Hutchings, J.A., Jennings, S. (2009). Rebuilding global fisheries. *Science* 325, 578–585. <https://doi.org/10.1126/science.1173146>.
- Yáñez, E., Barbieri, M. A., & Santillán, L. (1992). Long-term environmental variability and pelagic fisheries in Talcahuano, Chile. In A. I. Payne, L. Brink, K. H. Mann, & R. Hilborn (Eds.), *Benguela trophic functioning* (Vol. 12) (pp. 175–188). Taylor & Francis Online. <https://doi.org/10.2989/02577619209504701>
- Yáñez, E., Barbieri, M. A., & Silva, C. (2003). Fluctuaciones ambientales de baja frecuencia y principales pesquerías pelágicas chilenas. In E. Yáñez (Ed.), *Actividad Pesquera y de Acuicultura en Chile* (pp. 109–121). Escuela de Ciencias del Mar, PUCV.
- Zhang, F., Reid, K., & Nudds, T. (2017). Relative effects of biotic and abiotic factors during early life history on recruitment dynamics: A case study. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 74(7), 1125–1134. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0155>

Zhang. L, Ren. Q, Liu. M, Xu. Q, Kang. B, and Jiang. X. (2020). Fishery Stock Assessments in the Min River Estuary and Its Adjacent Waters in Southern China Using the Length-Based Bayesian Estimation (LBB) Method. *Front. Mar. Sci.* 7:507.

Zunguza, A., Montes, R. M., Cubillos, L. A., & Quiñones, R. A. (2022). River runoff as a major driver of anchovy (*Engraulis ringens*) recruitment but not of common sardine (*Strangomera bentincki*) in central-South Chile. *Frontiers in Marine Science*, 9, 800759. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.800759>

Zúñiga, M. (2021). Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales, anchoveta y sardina común Región de Valparaíso a Los Lagos, 2021. Subsecretaría de Economía y EMT. Instituto de Fomento Pesquero (IFOP). 255 pp

## ANEXO I

### Información suplementaria

**Table S1:** Process and observation equations of the operating model on an annual scale for anchovy.

Process/observation	Equation
Abundance (A1) and Survival (A2) a: age; y: years; N: abundance; S: survival; Z: total mortality	$N_{a,y} = N_{a-1,y-1} S_{a-1,y-1}$ $S_{a,y} = \exp^{-Z_{a,y}}$
Total mortality (A3) $F_y$ : annual effect of fishing mortality, M: natural mortality	$Z_{a,y} = F_y \psi_a + M$
Selectivity $S_a$ (A4) $a_{50\%}$ : Age at 50 % selectivity	$S_a = \left( 1 + \exp \left[ -\ln(19) \frac{(a - a_{50\%})}{\Delta} \right] \right)^{-1}$
Recruitment (A5) where ( $N_y$ ) is the expected recruitment, $\sigma^2$ : its standard deviation; $\eta_y \sim N[0, \sigma_R^2]$ is annual stochastic perturbation of recruitment; $\alpha$ is a regime shift factor (proportion) for recruitment.	$N_{y,0} = \rho R_0 e^{\eta_y - 0.5\sigma_R^2}$
Catch at age (A6)	$C_{a,y} = \frac{N_{a,y}}{Z_{a,y}} F_{a,y}$
Landings by weight (A7) $w_{a,y}$ is the weight at age between years	$Y_a = \sum_a C_{a,y} w_{a,y}$
Total biomass (B) (A8) and spawning biomass (SSB) (A9)	$B_y = \sum_a N_{a,y} w_a$

---

$O_a$  corresponds to the maturity ogive at age  $y$ .  $\Delta^y$  is the fraction of the year in which spawning occurs.

$$SSB_y = \sum_a N_{a,y} w_a e^{(-\Delta^y Z_{a,y})} O_a$$

Dynamic virgin spawning biomass (A10)

$$SSB_{y,0} = \sum_a N_{y,0} e^{(-\Delta^y M_{a,y})} w_a O_a$$

---

Acoustic survey biomass ( $B_y^s$ ) (A11)

$\Delta$  is the fraction of the year in which the survey is conducted.  $q^c$ : is the catchability of the survey

$$N_{y,a}^s = N_{y,a} \psi_a^c e^{-\Delta Z_{y,a}} B_y^s = q^c \sum_l N_{y,a}^c w_{y,a}$$

---

Proportion of abundance at age surveys (A12)

$$p_{y,a}^s = \frac{N_{y,a}^c}{\sum_a N_{y,a}^c}$$

---

Proportion of catches at age (A13)

$$p_{y,a}^f = \frac{C_{y,a}^f}{\sum_l C_{y,a}^f}$$


---

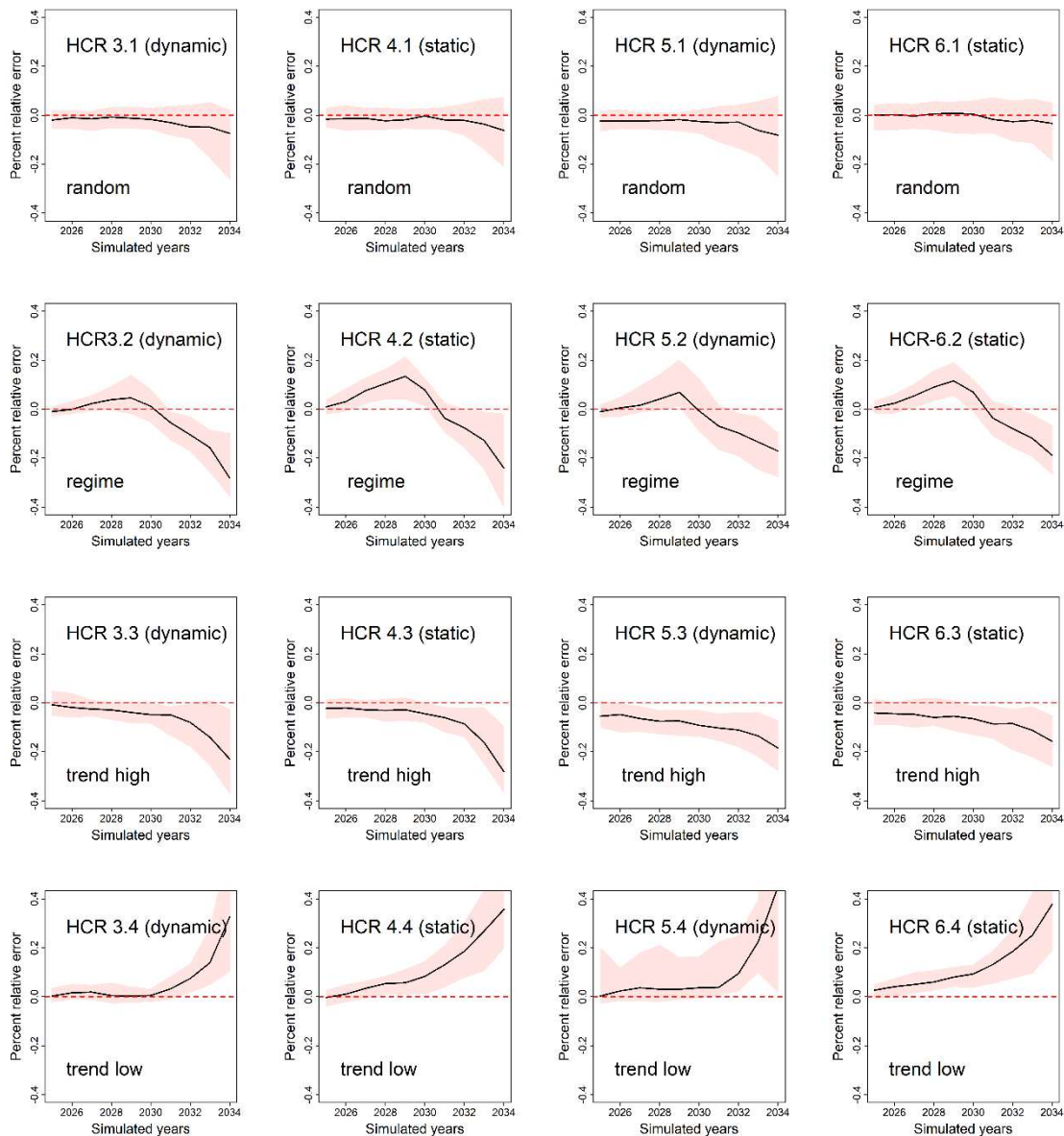
**Table S2:** Assumptions of process error in the operating model on an annual scale.  $\log_q_{reclas}$  and  $\log_q_{pelaces}$  correspond to the catchability coefficient of the summer acoustic survey (reclas) and autumn (pelaces) respectively. For each OM, recruitment trend changes were forced as shown in the methodology section.

Variable	Parameter	Value
Recruitment ( $R$ )	$(OM1) \log_{Ro}$	$\sim N(10.72, 0.05)$
	$(OM2) \log_{Ro}$	$\sim N(10.72, 0.05)$
	$(OM3) \log_{Ro}$	$\sim N(10.72, 0.05)$
	$(OM4) \log_{Ro}$	$\sim N(10.72, 0.05)$
Natural mortality ( $M$ )	$\log_M$	$\sim N(\log(0.7), 0.1)$
Fleet selectivity	$a_{50\%}$	$\sim N(1.1, 0.08)$
	$\log_{range}$	$\sim N(-0.2, 0.74)$
Summer survey selectivity	$A50_{reclas}$	$\sim N(0.87, 89)$
	$\log_{range}$	$\sim N(-2.3, 68.9)$
Autumn survey selectivity	$A50_{pelaces}$	$\sim N(0.05, 70.16)$
	$\log_{range}$	$\sim N(-2.63, 0.11)$
Summer survey catchability	$\log_q^c_{reclas}$	$\sim N(-0.44, 0.11)$
Autumn survey catchability	$\log_q^c_{pelaces}$	$\sim N(0.62, 0.25)$

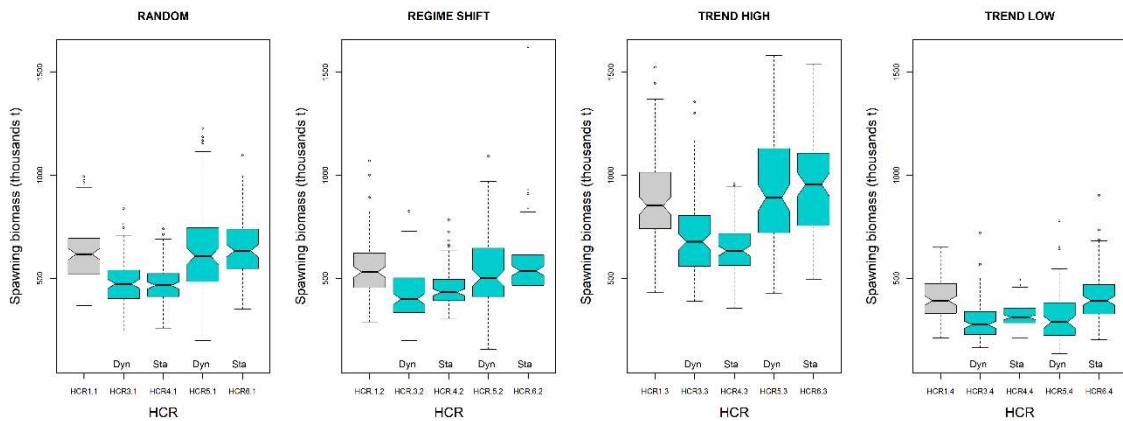
**Table S3:** Model of the errors of the EM for anchovy (*Engraulis ringens*).

Variable	Error	Equation	Description
Survey Reclas (summer)	lognormal	$-l(I^{reclas}) = \frac{1}{2\sigma_{reclas}^2} \sum_t \left( (\ln)\hat{B}_t^{reclas} - (\ln)B_t^{reclas} \right)^2$	$\sigma_{reclas}$ : standard deviation of the acoustic index $I^{reclas}$ . B: total biomass.
Survey Pelaces (autumn)	lognormal	$-l(I^{repelces}) = \frac{1}{2\sigma_{pelaces}^2} \sum_t \left( (\ln)\hat{B}_t^{pelaces} - (\ln)B_t^{pelaces} \right)^2$	$\sigma_{pelaces}$ : standard deviation of the autumn index $I^{pelaces}$
Landings	lognormal	$-l(Y) = \frac{1}{2\sigma_f^2} \sum_t \left( (\ln)\hat{Y}_t - (\ln)Y_t \right)^2$	$\sigma_f$ : standard deviation of the landings index in log scale.
Catch at age	Multinomial	$-l(p^f) = n^f p_{a,t}^f \ln \hat{p}_{a,t}^f$	$\hat{p}_{a,t}^f$ : fleet catch-at-age. $n^f$ : sample size.
Abundance at age Reclas	Multinomial	$-l(p^{reclas}) = n^{reclas} p_{a,t}^{reclas} \ln \hat{p}_{a,t}^{reclas}$	leet $\hat{p}_{a,t}^f$ : reclas survey catch-at-age. $n^{reclas}$ : sample size.
Abundance at age Pelaces	Multinomial	$-l(p^{pelaces}) = n^{pelaces} p_{a,t}^{pelaces} \ln \hat{p}_{a,t}^{pelaces}$	$\hat{p}_{a,t}^{pelaces}$ : pelaces survey catch-at-age. $n^{pelaces}$ : sample size.

**Figure S1.** Relative Percent Error (bias) of the estimated spawning biomass (EM) and the "true" value simulated by the operating model for the period 2025-2034 for the alternative HCRs evaluated in this study and considering changes in recruitment. The light red shaded area covers the 10% and 90% percentile confidence interval.



**Figure S2.** Average spawning biomass box-plot of the current management procedure (HCR1.1 to HCR1.4) in gray and alternative control rules stair (HCR3.1 to HCR3.4 and HCR4.1 to HCR4.4) under dynamic (Dyn) and static (Sta)  $SSB_{MSY}$  respectively, and ramp rule (HCR5.1 to HCR5.4 and HCR6.1 to HCR6.4) under dynamic and static  $SSB_{MSY}$  respectively, during the simulated period 2020-2034 under random recruitment, regime shift, increasing recruitment (trend high), and decreasing recruitment (trend low) scenarios. The 10% and 90% percentile confidence intervals are shown.



## ANEXO II

Manuscrito correspondiente al objetivo 1 publicado en la revista Fisheries  
Oceanography: (DOI: <https://doi.org/10.1111/fog.12677>)

Received: 18 October 2023 | Revised: 24 January 2024 | Accepted: 6 May 2024  
DOI: 10.1111/fog.12677

### ORIGINAL ARTICLE

FISHERIES  
OCEANOGRAPHY WILEY

## Effect of wind variability on the recruitment of anchovy *Engraulis ringens* in the southern Humboldt upwelling ecosystem

Marcos Arteaga<sup>1,2</sup> | Sebastián I. Vásquez<sup>1,3</sup> | Sergio Neira<sup>2,4</sup> | Luis Cubillos<sup>2,4</sup>

<sup>1</sup>Instituto de Investigación Pesquera  
(INPESCA), Talcahuano, Chile

<sup>2</sup>Programa de Doctorado en Ciencias con  
mención en Manejo de Recursos Acuáticos  
Renovables (MaReA), Departamento de  
Oceanografía, Universidad de Concepción,  
Concepción, Chile

<sup>3</sup>Programa de Doctorado en Oceanografía,  
Departamento de Oceanografía, Universidad  
de Concepción, Concepción, Chile

<sup>4</sup>Programa COPAS COASTAL ANID  
FB210021, Departamento de Oceanografía,  
Universidad de Concepción, Concepción, Chile

#### Correspondence

Marcos Arteaga, Instituto de Investigación  
Pesquera (INPESCA), Avda. Cristóbal Colón  
2780, Talcahuano, Chile.  
Email: [marteaga@inpesca.cl](mailto:marteaga@inpesca.cl)

#### Funding information

Chilean National Research and Development  
Agency (ANID), Grant/Award Numbers:  
21190500, 21221020; COPAS Coastal Centre  
ANID, Grant/Award Number: FB210021

### Abstract

Recruitment is a critical process in the dynamics of fish populations since it represents the abundance of new fish that enter a population each year. In Ekman-type upwelling ecosystems, wind is a critical factor for small pelagic fish recruitment, as it controls food availability and physical constraints such as turbulence and offshore advection. In this study, we evaluate the effect of wind, chlorophyll-a, and spawning biomass as independent variables on anchovy recruitment. Using generalized additive models (GAMs), we tested (i) the significance of each factor, (ii) the shape of the relationship between recruitment and predictors variables, (iii) recruitment regimes in the series, and (iv) whether extended windy events are associated with low recruitment levels potentially related to offshore transport of early life stages. The study period spanned from 1990 to 2021, focusing on the austral spring in south-central Chile (35–40°S) when both upwelling and anchovy spawning are maximized. GAMs revealed a parabolic relationship between the velocity of upwelling-favorable winds and anchovy recruitment. Maximized recruitment occurred at wind speeds around  $6 \text{ m s}^{-1}$  but decreased with winds above  $7 \text{ m s}^{-1}$  and below  $5 \text{ m s}^{-1}$ , and during periods of extended windy events (i.e., those lasting more than 15 days). Chlorophyll-a showed no significance on anchovy recruitment, suggesting that phytoplankton were not a limiting factor for anchovy early survival. We also found that anchovy recruitment regimes were associated with specific wind intensities. We discussed the pertinence of incorporating a recruitment index based on wind in the fishery management of the anchovy in south-central Chile.

### KEYWORDS

advection, anchovy, generalized additive model, recruitment, spawning biomass, upwelling, wind

### ANEXO III

Manuscrito en revisión correspondiente al objetivo 2 (Journal: Fisheries

Research: (DOI: <https://dx.doi.org/10.2139/ssrn.5189406> )

<b>Fisheries Research</b>	
<b>The performance of harvest control rules based on static and dynamic biological reference points under recruitment regime shifts: The case of anchovy in the southern Humboldt ecosystem</b>	
<b>--Manuscript Draft--</b>	
Manuscript Number:	FISH14468
Article Type:	Research Paper
Section/Category:	Stock assessment
Keywords:	anchovy; Dynamics reference points; Management; Recruitment regime shifts; Harvest control rule; Operating model
Corresponding Author:	Marcos Arteaga Instituto de Investigación Pesquera Talcahuano, Concepción CHILE
First Author:	Marcos Arteaga
Order of Authors:	Marcos Arteaga Cristian Canales, Phd Sergio Neira, Phd
Manuscript Region of Origin:	CHILE
Abstract:	Biological Reference Points (BRP) are indicators used to diagnose the status of a fishery, and they establish limits for Harvest Control Rules (HCR). These BRPs can be either fixed or dynamic depending on whether productivity remains constant or varies with time, for example, when a shift in stock productivity occurs due to recruitment success/failure. The use of fixed or dynamic BRPs can affect the sustainability of a fishery and its management recommendations. Using the southern Humboldt anchovy as a case study and Management Strategy Evaluation (MSE), we evaluated the performance of HCRs conditioned on static and dynamic indicators of stock status under recruitment regime shifts. Given the evidence of regime shifts in anchovy's productivity, this study focuses on how to properly establish the diagnosis with a robust indicator against recruitment variability. Our results reveal that the performance of the HCRs varied depending on the BRP used, i.e., managing the stock through an HCR adapted to a dynamic indicator improved sustainability (less biomass reduction) and increased yield (catches) with less variability. Under scenarios of cyclical regime shifts, in the periods of low recruitment production, the HCRs subjected to dynamic BRPs showed less overexploitation periods and higher catches. During transition periods (where productivity (recruitment) increases) the static BRP had the lowest performance. We concluded that to determine the anchovy diagnosis, non-stationary BRPs should be used as they adequately represent recruitment trends and regimes. Additionally, it is recommended to apply a ramp-type HCR conditioned on the BRP based on a dynamic indicator.