



Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas

Programa de Doctorado en Ciencias con mención en
Manejo de Recursos Acuáticos Renovables

**PROPUESTA DE ÁREAS MARINAS PROTEGIDAS PARA EL STOCK DE
LANGOSTINO COLORADO (*Grimothea monodon*) EN CHILE CENTRO-SUR
USANDO EL POTENCIAL REPRODUCTIVO COMO INDICADOR DE
SUSTENTABILIDAD**

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

MÓNICA ESTHER BARROS JIMÉNEZ

Concepción, Chile

Enero de 2025

Profesor Guía: Dr. Sergio Neira
Depto. de Oceanografía, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción

La presente Tesis fue realizada en el Departamento de Oceanografía de la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas de la Universidad de Concepción, y ha sido aprobada por la siguiente Comisión Evaluadora:

Profesor Guía:

Dr. Sergio Neira Alarcón
Departamento de Oceanografía
Universidad de Concepción

Comisión evaluadora:

Dr. Luis Cubillos Santander
Departamento de Oceanografía
Universidad de Concepción

Dr. Eduardo Hernández Miranda
Departamento de Oceanografía
Universidad de Concepción

Dr. Hugo Arancibia Farías
Consultor Independiente

Dr. Carlos Montenegro Silva
División Investigación Pesquera
Instituto de Fomento Pesquero, IFOP

*Dedicada a mis padres Paulina Jiménez y Enrique Barros (Q.E.P.D.),
a mis hermanas, hermanos, sobrinas y sobrinos,
a Ma. Eliana Pérez y Pablo Riquelme, mi familia en Chile,
a Alfonso Cuello, mi padrino; y,
a todas las personas que me apoyaron y animaron en este largo proceso.*

“Las ideas no son de nadie” Sin autoría específica.

“La creatividad puede surgir de la colaboración y la participación colectiva” Locke John, 1667.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a todo el cuerpo académico del programa Doctorado en Ciencias con Mención en Manejo de Recursos Acuáticos Renovables (MaReA) por la formación recibida, especialmente, al Dr. Hugo Arancibia y al Dr. Sergio Neira, quienes me acompañaron en el inmerso desafío de esta tesis desde su experiencia, guía y paciencia.

Retribuyo a la Agencia Nacional de Investigación y Desarrollo de Chile (ANID) por la Beca de Doctorado Nacional N° F21160713, otorgada a partir del segundo año académico del Doctorado en esta Casa de Estudios y por la estancia adjudicada por tres meses en Instituto de Ciencias del Mar (ICM) en Barcelona, España.

Agradezco a la Dirección de Postgrado por su apoyo financiero durante mi estadía en este Programa de doctorado MaReA.

Al Instituto de Fomento Pesquero (IFOP) mis agradecimientos por compartir las series de datos de las evaluaciones de crustáceos demersales utilizadas en esta tesis.

Al Centro COPAS Coastal (AFB 210021) por su apoyo financiero en la publicación del segundo artículo científico.

A la Dra. Marta Coll, del Instituto de Ciencias del Mar en Barcelona, mis agradecimientos por recibirme e incorporarme en su grupo de investigación durante mi estancia en el ICM.

A la comisión evaluadora de esta tesis, por sus sugerencias y aportes que ayudaron a mejorar el escrito de la tesis.

A mis colegas y amigos: Ana Arriagada por su apoyo en la construcción de los modelos implementados, Rubén Alarcón, por compartir sus datos y experiencias sobre crustáceos demersales, y Milton Pedraza por compartir conocimientos desde su experiencia en la Dirección Zonal de Pesca y Acuicultura de la Región del Biobío.

A Pamela Linford, postdoctorante COPAS Coastal, por proveer la serie de datos procesada de vientos del área de estudio.

A mi familia que está siempre presente sin importar la distancia

A mi grupo de amigos de caminatas dominicales, que siempre me alentaron a continuar y explorar por varios senderos: Pol, Maca, Sandy, Ingrid y Ceci.

A todos los colegas, amigas y amigos que han pasado durante estos años por la Cabina 10 (Departamento de Oceanografía) y por la Unidad de Tecnología Pesquera (www.unitep.cl), en su estancia en la Universidad de Concepción. Especialmente, a “la incondicional” por estar dispuesta a escucharme y apoyarme.

Tabla de Contenido

Índice de Figuras	v
Resumen	1
Abstract	5
1. INTRODUCCIÓN	8
1.1. Características de <i>Grimothea monodon</i>	11
1.2. Potencial reproductivo y fecundidad de <i>Grimothea monodon</i>	12
1.3. Reclutamiento de <i>Grimothea monodon</i>	13
1.4. Historia de la pesquería de <i>Grimothea monodon</i>	14
1.5. Administración y manejo de la pesquería de <i>Grimothea monodon</i>	16
1.6. Rol trófico de <i>Grimothea monodon</i> en el ecosistema	17
1.7. Áreas Marinas Protegidas (AMP): visión general	18
1.8. Visión y reglamentación en Chile	19
1.9. Enfoque metodológico	21
1.10. Preguntas de investigación	22
2. HIPÓTESIS	23
3. OBJETIVOS	24
3.1. Objetivo General	24
3.2. Objetivos Específicos	24
4. Estructura de la Tesis	25
5. RESULTADOS	26
5.1. Capítulo 1: Distribución espacio-temporal del potencial reproductivo del stock de hembras de <i>G. monodon</i> en Chile centro sur.	26
5.2. Capítulo 2: Modelar cambios espacio-temporales en el potencial reproductivo del stock de <i>G. monodon</i> en respuesta a la mortalidad por pesca.	44
5.3. Capítulo 3: Simulación de AMP y su impacto sobre el stock <i>G. monodon</i> y especies asociadas en Chile centro sur entre los años 1992 y 2018	65
6. DISCUSIÓN	112
7. CONCLUSIONES	119
8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	121

Índice de Figuras

- Figura 1. Abundancia de reclutas de *Grimothea monodon* de la Región de Valparaíso a la Región del Biobío, entre los años 1968 a 2023. Las líneas grises indican límites de confianza al 95% superior e inferior. Fuente: Ibarra & Yáñez, 2022; Ibarra *et al.* 2024. 14
- Figura 2. Desembarques y biomasa de cruceros de *Grimothea monodon* entre los años 1970 y 2023 para la pesquería centro-sur de Chile. Fuente: Sernap (1976, 1982), Sernapesca (1983-2023, www.sernapesca.cl) e Ibarra *et al.* (2024). 16

Resumen

El langostino colorado (*Grimothea monodon*) es una de las tres especies que sustentan la pesquería de crustáceos demersales en Chile, con niveles de desembarques que han mostrado amplias variaciones y muy lenta recuperación en la última década. La unidad de pesquería sur estuvo en estado de recuperación desde el año 2017 hasta el año 2023, después de una intensa sobrepesca que afectó el potencial reproductivo del stock y su distribución geográfica. Actualmente la pesquería se encuentra en estado de plena explotación, aunque la biomasa del stock de langostino colorado en la zona centro-sur de Chile (33°-37°S) ha disminuido progresivamente en la última década. El agotamiento y la lenta recuperación de las poblaciones de langostino colorado se ha atribuido principalmente a la mortalidad por pesca (F). Sin embargo, la mortalidad por depredación ($M2$) puede llegar a ser un factor decisivo en la dinámica de las especies marinas, especialmente aquellas que son presas importantes en el ecosistema, como el langostino colorado y otros crustáceos demersales. Sin embargo, $M2$ ha sido menos estudiada y cuantificada en recursos pesqueros que se explotan en Chile.

El manejo de la pesquería del langostino colorado en Chile está regulado por la Ley General de Pesca y Acuicultura, lo que incluye varias medidas. Entre ellas están la revisión anual del estatus, el establecimiento de cuotas de captura, y la aplicación de vedas biológicas. Sin embargo, la recuperación del stock de langostino colorado no es clara. La historia de la pesquería muestra discrepancias entre las estimaciones de biomasa y las capturas oficiales. A partir de 2001, las capturas no superaron las 7.000 t, y en el año 2023, la captura total fue de 5.406 t. La depredación por merluza común (*Merluccius gayi*) y lenguado de ojos grandes (*Hippoglossina macrops*) representa un factor forzante adicional a la pesca, y en ocasiones $M2$ supera a F .

Por otro lado, las Áreas Marinas Protegidas (AMP) son un instrumento de manejo utilizado para restaurar ecosistemas y mejorar la sustentabilidad de las pesquerías, y podrían tener un efecto positivo sobre la recuperación del stock de langostino colorado. La historia de la pesquería de este recurso indica que su abundancia, reclutamiento, potencial reproductivo y distribución espacial son afectados por sobrepesca. Entonces, la hipótesis de esta tesis es que la implementación de áreas marinas protegidas (AMP) en las zonas de mayor potencial reproductivo de *G. monodon* en Chile central afecta positivamente a su stock, lo que se verifica a través de mayor potencial reproductivo, menor tiempo de recuperación y mayor distribución espacial. Para probar este supuesto, el objetivo general de esta tesis es evaluar el impacto de áreas marinas protegidas sobre la

recuperación y conservación del stock de *G. monodon* de Chile centro-sur (35-37°S) a través del análisis de la abundancia, distribución y potencial reproductivo en el periodo de 1992 a 2019. Los objetivos de esta tesis son presentados en tres capítulos. Dos capítulos corresponden a artículos publicados en revistas científicas y el tercero está en preparación.

En el Capítulo 1 se estimó la densidad promedio del potencial reproductivo (DPR) en millones de huevos potenciales por kilómetro cuadrado (mhp/km²), para el stock de hembras de langostino colorado en la zona centro-sur de Chile, utilizando datos de 14 campañas de evaluación de stock de crustáceos demersales entre los años 2005 y 2018. El objetivo de este capítulo fue estimar DPR e identificar, a través de mapas georreferenciados, las zonas de mayor agregación o focos de abundancia del potencial reproductivo del stock de hembras para definir eventuales zonas de protección. Se estimó que la media anual de huevos potenciales para la zona y periodo de estudio fue de 78,055 millones de huevos, con densidad promedio de 74 mhp/km². El mapa de distribución de la densidad de huevos potenciales permitió reconocer dos zonas de agregación del potencial reproductivo, una entre 33°30' S y 34°30' S (zona norte) y otra entre 35°30' S y 36°30' S (zona sur). La densidad promedio de huevos potenciales fue mayor en la zona norte, aunque en la zona sur se localizaron focos con máximos cercanos a 100 mhp/km², lo que no ocurrió en la zona norte. Se refuerza la hipótesis que la población de *G. monodon* proviene de una única área de crianza localizada en la zona sur. Se concluye que entre los años 2008 y 2012, el stock de hembras experimentó una migración neta hacia el norte de 226,4 km (desde 36°20'52,5" S hasta 34°18'39,1" S), pero esta tendencia se revirtió desde 2013 debido a la presión pesquera.

En el Capítulo 2 se estimó y comparó la mortalidad por depredación (M_2) y la mortalidad por pesca (F) en langostino colorado y otras especies bento-demersales de Chile central. También se analizó los efectos individuales y combinados de F y M_2 sobre la dinámica de los principales stocks pesqueros del área de estudio. Para ello, se construyó un modelo de red trófica que incorporó datos de biomasa y capturas desde el año 1992 hasta el año 2018, utilizando el software Ecopath with Ecosim (EwE). El modelo consideró 29 grupos funcionales, desde productores primarios hasta depredadores tope. Además, se incluyó a las flotas pesqueras que operan en la zona de estudio, a saber: flotas de cerco artesanal, flota de cerco industrial, flota de arrastre artesanal, flota de arrastre industrial de merluza, y flota de arrastre demersal de langostinos y camarón.

El modelo reveló que la merluza común (*Merluccius gayi*) fue el principal depredador de langostino colorado, explicando el 84% y 86% de la mortalidad total (Z) para las fracciones adulta y juvenil, respectivamente. Comparativamente, F fue mayor que M_2 en el camarón nailon (*Heteroperca reedi*). Se concluye que en el período de estudio la

depredación de la merluza común y el lenguado de ojos grandes afectó fuertemente la dinámica de los stocks de langostino colorado y langostino amarillo. Se recomienda considerar *M2* en las evaluaciones de la dinámica pasada y presente de estos recursos, así como en proyecciones futuras para establecer capturas biológicamente aceptables.

En el Capítulo 3 se analizó opciones de gestión pesquera para proteger y recuperar la biomasa de langostino colorado y la de otros crustáceos demersales en Chile centro sur (33°-39°S). Se construyó un modelo con dinámica espacio-temporal usando el módulo Ecospace de EwE para simular cierres temporales con y sin la apertura de Áreas Marinas Protegidas (AMP) para la explotación del langostino colorado, y evaluar su impacto sobre la biomasa y potencial reproductivo de la especie.

Se simuló dos AMP, una ubicada entre los 33°30' S y 34°30' S (AMP₁) y la otra ubicada entre los 35°30' S y 36°30' S (AMP₂). Se simuló vedas en langostino colorado con y sin la presencia de las AMP por periodos de 10, 20 y 27 años, entre 1992 y 2018. En el modelo se consideró las siguientes flotas pesqueras: cerco industrial, cerco artesanal, industrial de crustáceos demersales (langostino colorado, amarillo y camarón) e industrial de merluza común. Se comparó la biomasa final estimada por el modelo en cada escenario con la biomasa inicial de los grupos langostino colorado, langostino amarillo, camarón nailon, y merluza común. Además, se proyectó la biomasa calculada por el modelo entre 1992 y 2018 para revisar el tiempo recuperación del stock de langostino colorado.

Los resultados indicaron que, considerando sólo las vedas temporales y sin AMP, el stock de langostino colorado se recupera entre 7 y 9 años, y luego mantiene su biomasa en el tiempo, alcanzando rangos superiores a las biomásas observadas. En este mismo escenario, el stock de langostino colorado se recupera en 9 años con el cierre de la flota langostinera, y en 7 años si se incluye la flota merlucera durante las vedas biológicas de muda o crecimiento (enero-febrero) y de reproducción (septiembre). Esto supone el cumplimiento riguroso de las normativas durante los tres meses de veda aplicados a ambas flotas.

El cierre a la pesca de la flota merlucera por más de tres meses en los escenarios con AMP, resultó en aumento de la biomasa de merluza común y disminución de la biomasa de langostino colorado asociado al efecto de la mayor depredación por merluza común. El cierre de la actividad pesquera para ambas flotas langostinera y merlucera, durante las vedas reglamentarias, incrementó la biomasa de langostino colorado adulto en 75% en un plazo de 7 años. Además, este escenario favoreció la recuperación de otros crustáceos y peces demersales.

Se concluye de este capítulo que: *i*) las vedas temporales benefician positivamente la recuperación del recurso langostino colorado y también al langostino amarillo, camarón nailon y otros peces demersales (e.g. merluza común); *ii*) la recuperación del langostino colorado depende del cumplimiento estricto de las vedas, logrando una recuperación de su biomasa en 7 a 9 años. Aunque incluir el cierre de ambas flotas langostinera y merluceras permite tiempos similares, el incremento de la biomasa es menor; y, *iii*) el cierre prolongado por más de tres meses de la flota merlucera, favorece el incremento de la biomasa de merluza común y lenguado afectando la biomasa de langostino colorado por efecto de la depredación.

Esta tesis es la primera aplicación en Chile de un modelo de trama trófica que incluye la dinámica espacial y temporal, además de ser el primer estudio para evaluar la implementación de una AMP con el objetivo de proteger recursos pesqueros de interés comercial, esto es, proteger zonas de cría de langostino colorado y crustáceos demersales asociados a su pesquería, aunque incluyendo los criterios ecológicos, ambientales, y pesqueros. Los resultados son de interés para el desarrollo de estrategias adaptativas en la gestión y manejo del recurso langostino colorado y las especies bento-demersales asociadas bajo un enfoque ecosistémico.

Abstract

The carrot prawn (*Grimothea monodon*) is one of the three species that sustain the demersal crustacean fishery in Chile, with landing levels that have shown wide variations and a slow recovery in the last decade. The southern fishery unit was in a state of recovery from 2017 to 2023, following intense overfishing that affected the reproductive potential of the stock and its geographic distribution. Currently, the fishery is in a state of full exploitation, but the biomass of the carrot prawn stock in south-central Chile (33°-37°S) has shown a progressive decline in the last decade. The depletion and subsequent slow recovery of Carrot prawn populations have been mainly attributed to fishing mortality (F). However, predation mortality ($M2$) can become a decisive factor in the dynamics of marine species, especially those that are important prey in the ecosystem, such as Carrot prawn and other demersal crustaceans. However, $M2$ has been less studied and quantified in the fishery resources exploited in Chile.

The management of the carrot prawn fishery in Chile is regulated by the General Law of Fisheries and Aquaculture, which includes several measures. This includes the annual review of the status, the establishment of catch quotas, and the application of biological closures. Despite these and other measures implemented, the recovery of the resource is unclear. The history of the fishery shows discrepancies between cruise estimates of biomass and reported catches. From 2001 onwards, catches did not exceed 7,000 t, and in 2023, the total catch was 5,406 t. Predation by Chilean hake (*Merluccius gayi*) and big eye flounder (*Hippoglossina macrops*) represents an additional forcing factor to the fishery, and sometimes $M2$ exceeds F . Therefore, this thesis proposes as a research hypothesis: the history of the carrot prawn (*G. monodon*) fishery indicates that its abundance, recruitment, reproductive potential and spatial distribution are affected by overfishing. Therefore, the implementation of MPAs for carrot prawn would be a management tool that contributes to the recovery of the reproductive potential and sustainability of the stock. The objectives of this thesis are delineated in three chapters. Each chapter was presented as a published article or an article in preparation.

In Chapter 1 the average density of reproductive potential (DPR) in millions of potential eggs per square kilometer (mhp/km²) was estimated for the female carrot prawn stock in south-central Chile, using data from 14 demersal crustacean stock assessment surveys between 2005 and 2018. The objective of this chapter was to estimate DPR and identify, through geo-referenced maps, the areas of greatest aggregation or foci of abundance of the reproductive potential of the female carrot prawn stock to define protection zones. The mean annual potential eggs for the area and study period study was estimated to be 78,055

million, with an average density of 74.0 mhp/km². The distribution map of the DPR allowed us to recognize two zones of aggregation of reproductive potential, one between 33°30' S and 34°30' S (northern zone) and the other between 35°30' S and 36°30' S (southern zone). The average density of potential eggs was higher in the Northern zone, although in the Southern zone, there were pockets with maximums close to 100 mhp/km², which was not the case in the Northern zone. This reinforces the hypothesis that the *G. monodon* population comes from a single breeding area located in the southern zone. It is concluded that between 2008 and 2012, the female stock experienced a net northward migration of almost 226.4 km (from 36°20'52.5" S to 34°18'39.1" S), but this trend reversed due to fishing pressure.

Chapter 2 estimated and compared predation mortality (M_2) and fishing mortality (F) in carrot prawn and other benthic-demersal species in central Chile. Their individual and combined effects on the dynamics of fish stocks were analyzed. For this purpose, a food web model was built incorporating observed biomass and catch data from 1992 to 2018, using Ecopath with Ecosim (EwE) software. The model considered 29 functional groups, from primary producers to top predators. In addition, the fishing fleets operating in the study area were included namely artisanal and industrial purse seine fleets, artisanal and industrial hake trawl fleets, and demersal shrimp and prawn demersal trawl fleets. The model revealed that Chilean hake was the main predator of adult and juvenile carrot prawn, contributing 84% and 86% of the total mortality (Z), respectively. In comparison, fishing mortality (F) was higher than M_2 in nylon shrimp (*Heteroperca reedi*). It is concluded that the dynamics of carrot prawn and yellow prawn stocks were strongly affected by predation by common hake and big eye sole, respectively. It is recommended to consider M_2 in the evaluations of past and present dynamics of these resources, as well as in future projections to establish biologically acceptable catches.

Chapter 3 analyzed several fishery management options to protect and recover the biomass of carrot prawn and other demersal crustaceans in south-central Chile (33°-39°S). For this purpose, a model with spatio-temporal dynamics was built using the Ecospace module of EwE to simulate temporary closures, Marine Protected Areas (MPAs), for the exploitation of the carrot prawn and their impact on the reproductive potential of the species. Two MPAs were considered, one located between 33.5° S and 34.5° S (MPA₁) and the other located between 35°30' S and 36°30' S (MPA₂). The protection of Carrot prawn was simulated with and without the presence of the MPAs for periods of 10, 20, and 27 years between 1992 and 2018, considering the following fleets: industrial and artisanal purse seine and demersal crustaceans. The results indicated that considering only temporary closures and without AMP, the carrot prawn stock recovers between 7 and 9 years, and then maintains its biomass over time, reaching ranges higher than the observed biomasses.

In this same scenario, the carrot prawn stock recovers in 9 years with the closure of the prawn fleet, and in 7 years if the whiting fleet is included during the biological closures of moulting or growth (January-February) and reproduction (September). This implies strict compliance with the regulations during the three months of closure applied to both fleets. The closure of the whiting fleet to fishing for more than three months in the MPA scenarios resulted in an increase in the biomass of Chilean hake and a decrease in the biomass of carrot prawn associated with the effect of increased predation by Chilean hake. The closure of fishing activity for both the shrimp and whiting fleets during the regulatory closures increased the biomass of adult carrot prawn by 75% over a period of 7 years. In addition, this scenario favored the recovery of other crustaceans and demersal fish. It is concluded from this chapter that, i) temporary closures positively benefit the recovery of the carrot prawn resource and also yellow prawn, nylon shrimp and other demersal fish (e.g. Chilean hake), ii) the recovery of the carrot prawn depends on strict compliance with the closures, achieving a recovery of its biomass in 7 to 9 years. Although including the closure of both prawn and whiting fleets allows similar times, the increase in biomass is lower, iii) the prolonged closure of the whiting fleet for more than three months favors the increase in the biomass of common hake and sole, affecting the biomass of carrot prawn due to the effect of predation.

This thesis is the first application of a trophic model with spatial and temporal dynamics in Chile. It is also the first study carried out in Chile to evaluate the implementation of an MPA with the objective of protecting resources of commercial interest, specifically, to protect breeding areas of carrot prawn and demersal crustaceans associated with its fishery, but addressing ecological, environmental and fishing criteria. The results are of interest for the development of adaptive strategies in the management of the carrot prawn resource and associated benthic-demersal species under an ecosystemic approach.

1. INTRODUCCIÓN

En Chile, el estado de las principales pesquerías no es muy distinto a la situación global. Es así, que 53% de las principales pesquerías están agotadas o sobreexplotadas (SUBPESCA, 2024; www.subpesca.cl). Dentro de los crustáceos demersales, el langostino colorado *Grimothea monodon* (Milne Edwards, 1837) es un recurso que ha estado bajo fuerte presión pesquera desde el comienzo de su pesquería en el año 1970 (Arancibia *et al.* 1986). En el año 2016 la Subsecretaría de Pesca y Acuicultura en su informe anual, reportó que su pesquería estaba en estado de situación crítica debido a que el potencial reproductivo del stock había sido afectado por la sobrepesca, provocado la disminución sostenida de su biomasa y desembarques en los últimos años (Bucarey *et al.* 2016; www.subpesca.cl). La pesquería de langostino colorado entre la Región de Valparaíso y la Región del Biobío, para ese entonces fue declarada en estado de sobreexplotación (www.subpesca.cl), ya que la biomasa desovante se encontró por debajo de la biomasa objetivo que genera el rendimiento máximo sostenido RMS ($BD_{2016}/B_{RMS}=0,63$) y el nivel de mortalidad por pesca (F) se encontraba levemente por debajo del objetivo F_{RMS} ($F_{2016}=0,35$) (Bucarey *et al.* 2016; www.subpesca.cl). La situación del potencial reproductivo del langostino colorado es de cuidado, al considerar que la Región del Biobío posee las condiciones oceanográficas y ecológicas favorables para las agregaciones de *G. monodon*, siendo reconocida como zona principal para el desove y cría de esta especie (Roa *et al.* 1998, Yannicelli *et al.* 2012, Quispe *et al.* 2022). Por otro lado, *G. monodon* respondió positivamente a los cierres temporales de la pesquería asociados a las vedas extractivas realizadas entre los años 1981 y 1993, 1989 y 1991, y 2001 y 2008 (Roa & Bahamonde, 1992; Acuña *et al.* 2005; Riquelme, 2010). Sin embargo, estos cierres temporales no fueron suficientes para lograr que el stock se expandiera hasta alcanzar un tamaño y estructura de edad estables en su rango de distribución geográfico. Riquelme (2010) encontró que los niveles de reclutamientos durante la veda de los años 2001 a 2008 fueron fluctuantes y no dependieron de la presión pesquera, calificando el reclutamiento del 2009 como uno de más bajos del periodo

analizado, a pesar del cierre prolongado de la pesquería. Los reclutamientos de *G. monodon* en los últimos años no han sido exitosos, presentando una tendencia decreciente hasta la fecha (Ibarra & Yáñez, 2022). Más allá del efecto de la sobrepesca (Cavieres *et al.* 2018), existen varios factores que podrían ayudar a explicar esta situación. En primer lugar, el langostino colorado es una especie bentónica de crecimiento moderado ($K=0,22$ año⁻¹; Rodríguez *et al.* 1987), y su hábitat está sometido al impacto de los artes de pesca (Bradshaw *et al.* 2024) y la variabilidad ambiental (Canales *et al.* 2016, Arriagada *et al.* 2024, Bradshaw *et al.* 2024). Por otro lado, *G. monodon* es una especie considerada eslabón esencial entre los sistemas bentónicos y demersal (Espinoza *et al.* 2017; Gallardo *et al.* 1980), y de gran interés para la pesca comercial. La pesquería de este recurso estuvo en riesgo de colapso entre 2015 y 2016, pero en el año 2017, pasó del estado sobreexplotado (Bucarey *et al.* 2016) y con régimen de administración y acceso a la pesquería “en recuperación” a “plena explotación” en el año 2023. Sin embargo, su régimen sigue declarado como en proceso de recuperación (SUBPESCA, 2024).

La disminución global de las capturas en Chile desde los años noventa, evidencia que hay problemas en la gestión pesquera debido a las limitaciones de los modelos predictivos que suelen considerar las poblaciones aisladas de su entorno, impactando la abundancia de los recursos, la biodiversidad, la red trófica y, a su vez genera efectos en cascada en los ecosistemas (FAO, 2024). Hay otros factores que afectan la dinámica poblacional y los hábitats disponibles como son las interacciones tróficas o el cambio climático (Christensen & Walters, 2024). Entonces, es fundamental que la investigación y gestión de recursos acuáticos gire hacia un enfoque basado en las tramas tróficas en lugar del actual enfoque monoespecífico basado en la dinámica de una población. El enfoque ecosistémico para pesquerías propone integrar los aspectos ambientales, ecológicos y socioeconómicos para un manejo más sostenible y efectivo. Para apoyar este enfoque se requiere de modelos que abordan la dinámica espacial, las interacciones bióticas, la influencia antrópica, variabilidad ambiental, interacciones depredador-presa y hábitats. Estos factores son esenciales para comprender los ecosistemas y predecir los efectos naturales (p.e. ambiente) y humanos (p.e. pesca). Este enfoque integrador nos permitirá

avanzar en la sostenibilidad y gestión eficiente de los ecosistemas marinos. Entre los modelos con enfoque ecosistémico más recomendados por FAO, se encuentra Ecopath with Ecosim (EwE; www.ecopath.org), y es el que se usó en la presente tesis.

Los ecosistemas marinos están siendo cada vez más afectados por las actividades humanas y los cambios del ambiente, lo que hace imprescindible comprender y aminorar el impacto individual y combinado de cada uno de estos factores. Actualmente, las entidades encargadas de las políticas y estrategias de gestión pesquera, de conservación de la biodiversidad, y otros, requieren incluir estrategias basadas en el ecosistema incluyendo la componente espacial (Christensen & Walters, 2024). El software Ecopath with Ecosim (EwE; www.ecopath.org) es una de las herramientas más utilizadas para modelar la estructura trófica de un ecosistema y proyectar su dinámica temporal y espacial. El uso creciente de modelos espacialmente explícitos, como el módulo de Ecospace de EwE, contribuye a la incorporación del enfoque ecosistémico (de Mutsert *et al.* 2023, Dahood *et al.* 2020, Coll *et al.* 2019, Alexander *et al.* 2016). Las aplicaciones de Ecospace incluyen desde la evaluación de patrones espaciales de interacción trófica y, la modelación de la distribución de especies basada en la idoneidad del hábitat, hasta la evaluación de la ubicación y la conectividad de Áreas Marinas Protegidas (AMP) (Martell *et al.* 2005, Dahood *et al.* 2020), las asignaciones de capturas y, más recientemente, el análisis del impacto ambiental producido por floraciones algales nocivas de la especie *Karenia brevis*, y la evaluación de episodios de mortalidad de especies de mero como *Epinephelus morio* y *Mycteroperca microlepis* en el Golfo de México (Vilas *et al.* 2023). También se ha evaluado con EwE los efectos de los cambios en los aportes de nutrientes (Stock *et al.* 2023), y los impactos acumulativos ocasionados por el cambio climático, la operación de parques eólicos marinos y la pesca en el ecosistema la Bahía de Sena, Canal de la Mancha oriental (Noges *et al.* 2021). En Chile, son escasos los estudios que han aplicado enfoques de modelación espacio-temporales basados en la trama trófica para evaluar las estrategias de manejo pesquero, de conservación, y ninguna aplicada en el diseño de AMP.

1.1. Características de *Grimothea monodon*

El langostino colorado es un crustáceo marino del Orden Decápoda, Familia Munididae (Poore *et al.* 2011). El tamaño de los adultos varía según el sexo, morfotipo (pelágico y bentónico), la temperatura y hábitat, siendo más grandes en tamaño y peso hacia latitudes más frías (Quispe *et al.* 2024). Para esta especie se ha registrado tallas hasta de 57 mm de longitud cefalotórax, LC (Quispe-Machaca *et al.* 2024) y pesos que superan los 50 g (Acuña *et al.* 2008, Canales *et al.* 2002; Quispe-Machaca *et al.* 2024). Esta especie se distribuye desde la Isla Lobos de Afuera (7°S, Perú), hasta Ancud (41°S, Chile) (Haig, 1955; Arriagada *et al.* 2024). El langostino colorado es una especie bento-demersal que en Chile habita fondos blandos desde la plataforma continental y el borde superior del talud hasta 400 m de profundidad. En su estado larval *G. monodon* es planctónico y en su fase adulta es bentónico (Palma, 1994; Yannicelli *et al.* 2012). Se ha registrado tanto en aguas someras como en regiones abisales, asociado generalmente a fondos anóxicos (Gallardo *et al.* 1993, 1994; Yannicelli & Castro, 2013).

Frente a la costa de Chile central *G. monodon* se encuentra en profundidades que varían entre 50 y 350 m (Palma & Arana, 1990) influenciado por los procesos de surgencias, esto es, agua subantártica en la plataforma continental durante otoño e invierno y agua ecuatorial subsuperficial que asciende a áreas más someras en primavera y verano (Gallardo *et al.* 1993; Yannicelli & Castro, 2013). Sin embargo, su abundancia y distribución estarían afectadas por la dinámica del agua ecuatorial subsuperficial de alta salinidad y bajo contenido de oxígeno disuelto (Bahamonde *et al.* 1986, Yannicelli & Castro, 2013). La distribución batimétrica de *G. monodon* también varía en función de su comportamiento reproductivo (Bustos *et al.* 1982; Yannicelli & Castro, 2013) y alimentación (Palma, 1994; Gallardo *et al.* 1994), es decir, durante otoño, cuando se inicia el período de portación de huevos, las hembras se encuentran a profundidades de 200 a 350 m, el proceso se invierte a fines de invierno, cuando se registra el mayor porcentaje de hembras ovígeras y se detecta la migración hacia aguas más someras entre 70 y 200 m (Palma & Arana, 1990), ocurriendo las mayores biomásas de larvas a mediados de

primavera asociada a aguas neríticas más productivas entre los 25 y 50 m de profundidad (Palma, 1994, Yannicelli & Castro, 2013).

1.2. Potencial reproductivo y fecundidad de *Grimothea monodon*

El potencial reproductivo tiene varias definiciones. Sin embargo, la mayoría apunta a la capacidad de un individuo para aportar descendientes a la población (Gálvez, 1997). Otros autores lo definen como la cantidad total de huevos que la población de hembras de una especie puede producir en cada período de desove (Palma & Arana, 1990). En este estudio se considerará potencial reproductivo al número teórico de huevos potenciales que puede producir una hembra de *G. monodon* en condiciones normales de su hábitat, y que en teoría puede alcanzar esta especie. Por otro lado, para que una población sea sostenible, la supervivencia y la fecundidad deben permitir que los individuos que la componen se reemplacen a sí mismos durante su tiempo de vida. Teóricamente, una población sostenible estaría en equilibrio dinámico y, por tanto, su abundancia no cambiaría significativamente en el tiempo. Pero, la observación de la realidad indica que para cualquier nivel de biomasa de stock parental hay normalmente un amplio rango en el nivel reclutamiento (Wright, 2013). Esta variabilidad se atribuye al efecto ambiental sobre la supervivencia (Yannicelli & Castro, 2013; Guzmán *et al.* 2020). Sin embargo, hay evidencias que factores independientes del ambiente como la estructura de talla y edades, la distribución espacial y la condición fisiológica del stock reproductor también pueden influir en la supervivencia (Wright, 2013). Otro factor importante es la sobreexplotación (Marshall *et al.* 1998).

Desde el año 1970 la sobrepesca de *G. monodon* viene afectando el potencial reproductivo del stock, provocando la disminución sostenida de su biomasa (Arancibia *et al.* 1986; Bucarey *et al.* 2015, SUBPESCA, 2024). Desde inicio de la pesquería, el potencial reproductivo de *G. monodon* presentó valores mínimos, entre los años 1979 y 1980, y entre los años 2000 y 2002. Por otro lado, se observaron máximos en el potencial reproductivo entre los años 1990-1991 (Roa *et al.* 1998), y los años 2008-2009 (Bucarey

et al. 2015). Estos últimos serían resultado de las vedas y el ingreso de clases anuales fuertes, llevando a la recuperación del potencial reproductivo del stock a una condición de biomasa similar a la virginal (Bucarey *et al.* 2015).

En Chile, para la evaluación y manejo de stocks pesqueros explotados se usa la biomasa del stock desovante (SSB, siglas en inglés) como índice del potencial reproductivo, es decir el peso de la fracción adulta de la población. Pero, hay estudios que han manifestado que la SSB es un índice sesgado e impreciso del potencial reproductivo de un stock (Kell *et al.* 2016), particularmente en el caso de especies longevas (Trippel, 1999). Esto explica, parcialmente, por qué en muchos casos las relaciones stock-reclutamiento, que asumen la proporcionalidad entre la SSB y la producción total de huevos, no se ajusten bien a las predicciones teóricas (Marshall *et al.* 1998).

1.3. Reclutamiento de *Grimothea monodon*

El reclutamiento es un proceso de incorporación de individuos a una población adulta y es variable pues su estructura depende de lo sucedido en el primer año de vida, donde la tasa de mortalidad de estos individuos es más elevada (Bakun, 1989). La variabilidad del reclutamiento del langostino colorado se debe a cambios en la fecundidad y, sobrevivencia larval y post-asentamiento de juveniles (Parada *et al.* 2013), los que a su vez son función de la variabilidad ambiental (Sagua *et al.* 2021), la temperatura, el oxígeno disuelto y la producción primaria (Yannicelli & Castro, 2013; Gallardo *et al.* 2017; Guzmán *et al.* 2020; Sagua *et al.* 2021). Estas variables pueden determinar el éxito de la deriva larval y la estructura espacial de la población, como sus cambios de biomasa (Canales *et al.* 2016). El reclutamiento también es afectado principalmente por la remoción de hembras productoras de huevos por pesca y, a condiciones genotípicas de la especie en estado adulto, es pelágica en aguas cálidas y bentónica en aguas frías (Kilada & Acuña, 2015; Yapur-Pancorvo *et al.* 2023).

El reclutamiento histórico del stock de *G. monodon* de la Región de Valparaíso a la Región del Biobío ha presentado fluctuaciones interanuales importantes a lo largo de la

historia de su pesquería (Fig. 1). Se observa periodos de reclutamientos altamente fluctuantes, los que se han asociado a las altas de explotación y las vedas impuestas (Acuña *et al.* 2014; Ibarra & Yáñez, 2022), aunque la principal causa sería la remoción de individuos bajo la talla de madurez (Ibarra & Yáñez, 2022). Sin embargo, también se han establecido asociaciones entre los periodos reproductivos del langostino colorado con la temperatura y la disponibilidad de alimento (Guzmán *et al.* 2020), y la estacionalidad de la zona mínima de oxígeno del mar (Yannicelly & Castro, 2013; Gallardo *et al.* 2017). Otros estudios sugieren la hipótesis que los reclutamientos fuertes que ocurren en marzo y abril están asociados con la estacionalidad y aumento de la bacteria filamentosa *Thioploca spp.* que es una importante fuente de alimento para el langostino colorado (Gallardo *et al.* 1994, 2004; Parada *et al.* 2013).

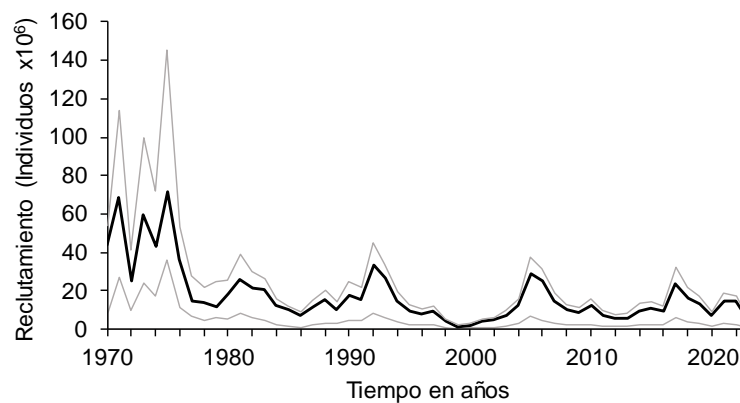


Figura 1. Abundancia de reclutas de *Grimothea monodon* de la Región de Valparaíso a la Región del Biobío, entre los años 1968 a 2023. Las líneas grises indican límites de confianza al 95% superior e inferior. Fuente: Ibarra & Yáñez, 2022; Ibarra *et al.* 2024.

1.4. Historia de la pesquería de *Grimothea monodon*

Las pesquerías de crustáceos bentónicos demersales se han desarrollado en Chile en base a la extracción de tres especies: camarón nailon (*Heterocarpus reedi*), langostino amarillo

(*Grimothea johni*), y langostino colorado (*G. monodon*). Recientemente, se ha incluido a este grupo la gamba (*Haliporoides diomedae*). La explotación de estos recursos se remonta a mediados del Siglo XX (Palma & Arana, 1997), aunque en los últimos 50 años han ocurrido actividades de captura, procesamiento y comercialización de productos derivados de ellos, especialmente en las Regiones de Coquimbo, de Valparaíso y del Biobío (Acuña *et al.* 2009). Esto conllevó a la división administrativa de las pesquerías en 2 unidades: Unidad Norte (Región de Arica/Parinacota a Región de Valparaíso) y Unidad Sur (Región de Valparaíso a Región del Biobío).

Según Canales *et al.* (1997), la pesquería de *G. monodon* tiene varios períodos, a saber:

1º periodo extractivo. Se inicia con un fuerte aumento de los desembarques (Fig. 2), desde 19 mil t (1968) hasta 58 mil t (1976). Luego, decayeron rápidamente hasta las 28 mil t en el año 1979. A finales de esa década la pesquería se desplazó hacia San Antonio, Punta Achira y San Vicente (Golfo de Arauco), por la fuerte disminución de los focos de abundancia de *G. monodon* hacia el norte y caída de los desembarques. Al final del periodo se decretó la primera veda extractiva, la que abarcó desde 1980 hasta 1982.

2º periodo extractivo. Se inicia con la reapertura de la pesquería en 1983 y con un sistema de administración basado en cuotas globales de captura y temporadas de pesca cada vez más cortas hacia finales de la década. Durante ese periodo se observó una caída de los niveles de reclutamiento y fuerte actividad extractiva ilegal. Se decretó una segunda veda total en el área de explotación histórica de *G. monodon* (Región de Valparaíso a Región de Biobío) que abarcó desde 1989 hasta 1991. En el año 1991 se realizó una evaluación directa de *G. monodon* en los focos de abundancia del Biobío (Arana & Arredondo, 1993) y Achira (Bahamonde & Roa, 1992) detectándose una notoria recuperación del recurso, especialmente en Achira, que alcanzó la más alta abundancia estimada desde el año 1980 (39 mil t). Además, el rango latitudinal de distribución de *G. monodon* se expandió cerca de medio grado geográfico hacia el norte de Achira (Roa *et al.* 1998). La pesquería se abrió nuevamente en el año 1992, bajo el régimen de pesquería en recuperación, incluido en la Ley General de Pesca – LGPA y un sistema de administración basado en una cuota global anual, cuotas individuales transferibles y

contemplando vedas temporales en todo el territorio nacional, en los meses de enero a febrero y septiembre, de cada año (www.subpesca.cl).

3° periodo extractivo. Se extendió desde el año 1992 hasta el año 2001, cuando se estableció una nueva veda hasta el 2010, aunque permitiendo cuotas especiales para investigación. En el año 2011 se reabrió la pesquería y en el año 2016, *G. monodon* dejó de ser un recurso en recuperación y fue declarado como sobreexplotado en la Región del Biobío (www.subpesca.cl). Pese a ello, en este periodo las tendencias desembarques y biomasa estimadas disminuyeron (Ibarra *et al.* 2022, Ibarra *et al.* 2024).

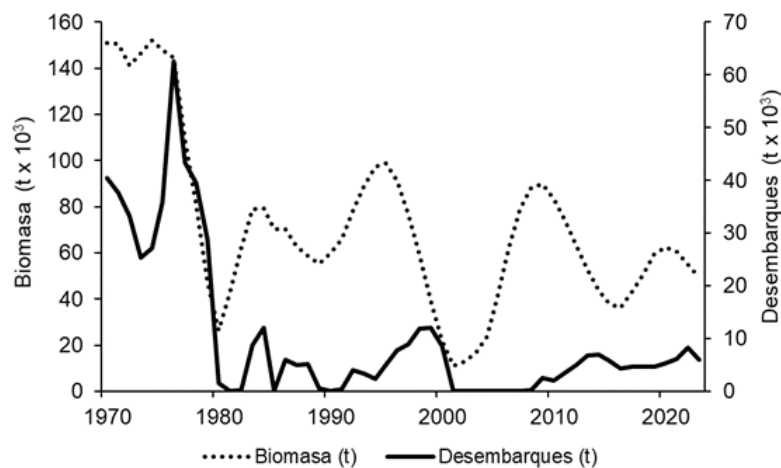


Figura 2. Desembarques y biomasa de cruceros de *Grimothea monodon* entre los años 1970 y 2023 para la pesquería centro-sur de Chile. Fuente: Sernap (1976, 1982), Sernapesca (1983-2023, www.sernapesca.cl) e Ibarra *et al.* (2024).

1.5. Administración y manejo de la pesquería de *Grimothea monodon*

En Chile, el manejo y recuperación del recurso langostino colorado está regulado por la Ley General de Pesca y Acuicultura N°20.925 (LGPA). El objetivo de esta Ley (Arts. 1°B y 1°C) es la conservación y el uso sustentable de los recursos hidrobiológicos mediante la aplicación del enfoque precautorio y de un enfoque ecosistémico (interrelación entre las especies) en la regulación pesquera, y la salvaguarda de los ecosistemas marinos en que existan esos recursos.

Sumado a lo anterior, también se ha adoptado varias medidas de administración y gestión pesquera en la pesquería de langostino colorado a saber: (i) revisión y actualización anual del estatus (Art. 4ºA, LGPA), (ii) Cuota Global Anual de Captura, (iii) Veda biológica y de crecimiento, (iv) asesorías de un comité científico-técnico y de un comité de manejo, y (v) un Plan de Manejo (SUBPESCA, 2023, ver detalles en el Capítulo 3). Actualmente se considera la veda biológica y la veda de crecimiento como mecanismos de protección de los procesos de reproducción y de muda. Sin embargo, estas medidas no han sido suficientes para proteger el potencial reproductivo de la especie. En este sentido, las AMP representarían un enfoque precautorio para la administración pesquera del langostino colorado basada en el ecosistema (Roberts & Hawkins, 2000).

1.6. Rol trófico de *Grimothea monodon* en el ecosistema

El langostino colorado es considerado una especie clave dentro de la trama trófica bentónica y pelágicas del ecosistema del Pacífico Oriental (Gallardo *et al.* 1980, Acuña *et al.* 2021), como depredador y presa de varias especies de interés comercial (Cubillos *et al.* 2007, Yapur-Pancorvo *et al.* 2023, Barros *et al.* 2024). Es presa importante en la dieta de merluza común en Chile centro sur (Cubillos *et al.* 2007, Barros *et al.* 2024), y del lobo marino (*Otaria byronia*) en la zona norte, siendo su segunda presa en la dieta por su aporte en términos energéticos y proteicos (Sielfeld *et al.* 2018). Como depredador se alimenta principalmente de productores primarios, bacterias y detritos entre otros; siendo clasificado como omnívoro oportunista (Lovrich & Thiel, 2011), y de hábitos carroñero y detritívoro (Ponce *et al.* 2021). En la trama trófica ocupa una posición de 2.0 (Neira *et al.* 2004; Neira & Arancibia, 2008; Barros *et al.* 2024), aunque ha sido clasificada en aguas peruanas y chilenas en 3.6 y 3.8 (Espinoza *et al.* 2017; Ponce *et al.* 2021) con un nivel trófico cercano a la merluza común, quizás debido a su alimentación detritívora y carroñera (Ponce *et al.* 2021). Su alimentación tanto en su hábitat pelágico como bentónico, lo hace especie eslabón intermedio importante entre la productividad primaria

y las capas inferiores de la columna de agua (Neira *et al.* 2004; Neira & Arancibia, 2008; Yapur-Pancorvo *et al.* 2023; Barros *et al.* 2024).

1.7. Áreas Marinas Protegidas (AMP): visión general

La Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) define un área protegida como “un espacio geográfico claramente definido, reconocido, dedicado y manejado a través de medios legales u otros medios efectivos, para lograr la conservación de la naturaleza en largo plazo junto con sus servicios ambientales y valores culturales asociados” (Dudley, 2008).

Las AMP han mostrado ser una herramienta útil para reconstruir stocks sobreexplotados, proteger hábitats, mantener el funcionamiento del ecosistema, amortiguar los impactos de la variabilidad ambiental, proteger la diversidad genética, proporcionar puntos de referencia para realizar evaluaciones de las poblaciones, y fijar límites de captura (Roberts & Hawkins, 2000; Laster *et al.* 2009; Machumu & Yakupitiyage, 2013). Además, las AMP producen impactos locales positivos en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas lo que contribuye a alcanzar la pesquerías sustentables (Vilas *et al.* 2020). Sin embargo, el éxito de las AMP depende tanto del cumplimiento de los objetivos de las pesquerías (u otros sectores) como de la gestión y coordinación entre las entidades responsables de la administración pesquera y los usuarios (Day *et al.* 2012; Vilas *et al.* 2020).

Existen estudios que muestran evidencias de recuperación de las poblaciones de especies en reservas marinas, mayormente en arrecifes coralinos. Graham *et al.* (2014), por ejemplo, revisaron 87 reservas marinas alrededor del mundo con presión pesquera limitada (parcial o totalmente) y encontraron que en ellas la abundancia (en término de densidad) se duplicó y la biomasa aumentó 2,5 veces con respecto a las áreas abiertas a la pesca. Además, se observó aumento en la talla de los individuos (33%), en la producción de huevos (240%), y en la riqueza de especies. Actualmente existen más de 11000 AMP en el planeta (www.mpaatlas.org) las que varían dependiendo de los

enfoques sobre su implementación y su efectividad. [Pendleton et al. \(2018\)](#) exploraron este tema con científicos y profesionales con experiencia en AMP y concluyeron que hay un beneficio económico para la pesca en la mayoría de AMP, ya que se incrementa la biomasa y la diversidad de los peces. Además, las AMP promueven la dispersión de larvas y adultos cerca de sus límites, especialmente para las AMP que están fuertemente protegidas (no take). Sin embargo, su implementación debe considerar contextos sociales e institucionales, involucrar a las partes interesadas para lograr mejores resultados, y medir los indicadores claves dentro y fuera de las AMP para ver su desempeño ecológico y social. Todo lo anterior sugiere que las AMP podrían ser una alternativa para recuperar tanto la estructura de tamaños, como el potencial reproductivo y la abundancia de *G. monodon* en Chile centro sur.

En Chile, [Tognelli et al. \(2009\)](#) evaluaron el rendimiento de las redes de AMP propuestas para conservar la biodiversidad marina y estimaron que éstas protegen el 82,2% de las especies. Sin embargo, en las últimas décadas se han establecido AMP con niveles de protección poco fiables por falta de financiamiento para su vigilancia y control ([Fernández & Castilla, 2005](#)). Por otro lado, los avances logrados en los últimos años para conservar la biodiversidad marina a lo largo de la costa de Chile no se han basado en datos científicos y análisis sistemáticos para proporcionar soluciones eficaces a los problemas de asignación espacial, existiendo, por ejemplo, una baja representación de AMP en Chile central ([Tognelli et al. 2009](#)).

1.8. Visión y reglamentación en Chile

El reglamento sobre parques y reservas marinas de la LGPA de Chile usa el término **área protegida** para referirse tanto a parques marinos como a reservas marinas. Así mismo se define **parque marino** (o parque), como el área específica y delimitada destinada a preservar unidades ecológicas de interés para la ciencia y cautelar las áreas que aseguren la mantención y diversidad de especies hidrobiológicas, como también aquellas asociadas a su hábitat. Por su parte, se define **reserva marina** (o reserva) como área de resguardo

de los recursos hidrobiológicos, con el objeto de proteger zonas de reproducción, caladeros de pesca y áreas de repoblamiento por manejo (D.S. N°238, Título I, Art. 2°, incisos b, i, l). Los parques marinos se establecerán en las áreas de pesca, independientemente del régimen de acceso a que se encuentren sometidas. Las reservas marinas se podrán establecer en la franja del mar territorial de cinco millas marinas medidas desde las líneas de base normales a partir del límite norte de la República y hasta el paralelo 41°28,6' de Latitud Sur y alrededor de las islas oceánicas, en las aguas situadas al interior de la línea de base del mar territorial y en aguas terrestres. Ambas se establecerán mediante Decreto Supremo del Ministerio Medio Ambiente, previo informe técnico de la Subsecretaría y del Consejo Zonal de Pesca respectivo (D.S. N°238, Título II, Art. 3°).

En Chile existen los siguientes tipos de AMP: i) los parques marinos, ii) las reservas marinas, que son esencialmente acuáticas; iii) los santuarios de la naturaleza, y iv) las áreas marinas y costeras protegidas de múltiples usos, que pueden contener porciones de tierra (<http://www.subpesca.cl/portal/>). Sin embargo, [Sierralta et al. \(2011\)](#) bajo la definición de AMP del Convenio sobre Diversidad Biológica (CBN) y de la UICN, clasificó las 32 modalidades de protección oficial del patrimonio ambiental en Chile y listó aquellas categorías destinadas preferentemente a alcanzar objetivos de conservación de la biodiversidad. Estas categorías van desde aquellas que restringen todas las actividades, como las reservas y parques marinos, a las que permiten múltiples usos, como las Áreas Marinas Costeras de Múltiples Usos (AMCP-MU) ([Allison et al. 1998](#); [Rovira, 2008](#)). Las reservas o parques marinos son considerados áreas sin pesca (“no-take”) porque la mayoría o todas las actividades humanas están restringidas y el cumplimiento de estas restricciones es alto. Por lo tanto, el grado de protección debería ser más alto y se las debería destinar a "refugios de la pesca" ([Allisson et al. 1998](#)). El establecimiento de AMP en cualquiera de sus categorías de conservación puede iniciar la recuperación de un ecosistema al proporcionar refugio para las poblaciones sobreexplotadas, restaurar la estructura comunitaria y la biodiversidad, proteger las características importantes del hábitat, y aumentar la resiliencia general ([Worm et al. 2006](#)). Por estas razones, las AMP

son cada vez más frecuentes y necesarias.

Entonces cabe preguntarse ¿Por qué proponer la creación de áreas marinas protegidas para el stock *G. monodon*? La respuesta debe considerar que la actividad pesquera sobre este recurso ha ocasionado el agotamiento de su biomasa y abundancia (Bucarey *et al.* 2015; SUBPESCA, 2024), disminución en los niveles poblacionales (Bucarey *et al.* 2016; SUBPESCA, 2024), la perturbación de su hábitat, y desplazamientos de sus focos de abundancia (Roa *et al.* 1998, Acuña *et al.* 2008). Actualmente, existen muy pocos lugares donde el recurso pueda refugiarse de la pesca debido a los adelantos tecnológicos para su localización, navegación y captura, junto con el crecimiento de la demanda.

1.9. Enfoque metodológico

Hasta la fecha, en Chile centro sur no se han decretado AMPs de ningún tipo. Esto parece contra intuitivo considerando que esta zona fue clasificada como área prioritaria para la conservación de la biodiversidad marina (Tognelli *et al.* 2009). Si bien las AMP son una herramienta de gestión basada en los ecosistemas, aún no se ha evaluado cómo afecta la protección de áreas al funcionamiento del ecosistema de Chile centro sur. Entonces en esta tesis se propone evaluar el impacto de AMP sobre la recuperación y conservación del stock de *G. monodon* en la zona centro-sur (33°S-37°S) a través del análisis de cambios espaciales y temporales de su abundancia, distribución y potencial reproductivo. También se evaluará cómo responden las otras especies que comparten el hábitat con el langostino colorado y que se relacionan tróficamente con esta especie. El enfoque de esta tesis es ecosistémico y se aplicará el enfoque de modelación Ecopath with Ecosim, EwE (Walters *et al.* 1999; de Mutsert *et al.* 2023). La ventaja de EwE, es que permite realizar representaciones estáticas y también dinámicas (en espacio y tiempo) y se ha convertido en una de las herramienta más utilizada para contribuir al manejo pesquero basado en el ecosistema (Alexander *et al.* 2016, Coll *et al.* 2019, Dahood *et al.* 2020, Vilas *et al.* 2020, Mutsert *et al.* 2023), sus aplicaciones incluyen la modelación y evaluación de los patrones espacio-temporales de las interacciones tróficas, la distribución de las especies

considerando la idoneidad de hábitat, la evaluación de AMP, la estimación de la mortalidad por pesca y depredación, y el efecto de los factores ambientales sobre la dinámica de recursos marinos, entre otros. Es la primera vez que se aplica en Chile este tipo de enfoque para evaluar la propuesta de un AMP para recuperar un recurso pesquero, basado en el ecosistema.

1.10. Preguntas de investigación

De acuerdo con los antecedentes expuestos en la presente tesis, se plantearon las siguientes preguntas de investigación:

1. ¿Existen agregaciones de abundancia (focos) característicos del potencial reproductivo (tamaño y persistencia en el tiempo) en la distribución espacio-temporal del stock de *G. monodon* de Chile centro sur?
2. ¿Cómo inciden la pesca, la depredación y las condiciones del hábitat en los cambios espacio-temporales del potencial reproductivo de *G. monodon* de Chile centro sur?
3. ¿Cuáles son los efectos de una o más AMP para la recuperación y sostenibilidad del stock de *G. monodon*, así como de la trama trófica en la que interactúa esta especie en Chile centro sur?

2. HIPÓTESIS

A lo largo de la historia de la pesquería de langostino colorado (*Grimothea monodon*) en la zona centro sur de Chile se ha observado que su abundancia, reclutamiento, potencial reproductivo y distribución espacial son afectados negativamente por la sobrepesca (e.g., disminución de abundancia, potencial reproductivo, tiempo de recuperación y distribución espacial). Entonces, en la presente tesis se planteó la siguiente hipótesis de investigación para resolver las preguntas surgidas:

La implementación de áreas marinas protegidas en las zonas de mayor potencial reproductivo de *G. monodon* en Chile central afecta positivamente a su stock, lo que se verifica a través de mayor potencial reproductivo, menor tiempo de recuperación y mayor distribución espacial.

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo General

Evaluar el impacto de áreas marinas protegidas sobre la recuperación y conservación del stock de *G. monodon* de Chile centro-sur (33-37°S) a través del análisis de la abundancia, distribución y potencial reproductivo en el periodo de 1992 a 2019.

3.2. Objetivos Específicos

1. Estimar el potencial reproductivo del stock de hembras de *G. monodon* en Chile centro-sur y analizar su distribución espacio-temporal desde 1992 hasta 2018.
2. Cuantificar el impacto de la mortalidad por pesca, la depredación y las condiciones del hábitat sobre la distribución espacio-temporal de la abundancia y el potencial reproductivo del stock de *G. monodon* en Chile centro-sur desde 1992 hasta 2018.
3. Simular el efecto de las áreas marinas protegidas sobre la abundancia, la distribución y el potencial reproductivo del stock de *G. monodon* en Chile centro-sur desde 1992 hasta 2018.

4. Estructura de la Tesis

Los resultados de esta tesis son presentados en tres capítulos, correspondiendo cada uno de ellos a un objetivo específico planteado. A continuación, se describe brevemente los tres capítulos.

Capítulo 1:

Se aborda el primer objetivo específico de la tesis. Se estima el potencial reproductivo del stock de hembras *G. monodon* a partir de los focos de abundancia y se genera mapas de distribución para alimentar un modelo espacio temporal (objetivo específico 3). Los resultados de este capítulo fueron publicados en la revista Ciencias Marinas de México (WOS) en el año 2023.

Capítulo 2:

Se aborda parte del segundo objetivo específico. Se utilizó un modelo ecotrófico (trama trófica) existente para la zona centro sur de Chile para estimar cambios temporales en la mortalidad por predación y mortalidad por pesca para *G. monodon* y otros recursos demersales. Los resultados fueron publicados en la revista Ecological Modelling (WOS) en el año 2024.

Capítulo 3:

Se aborda los objetivos específicos segundo y tercero. Se construye un modelo ecotrófico (trama trófica) con dinámica espacio-temporal para evaluar mediante simulaciones el impacto de AMP sobre la biomasa de *G. monodon* y especies asociadas con la situación actual y con la implementación o no de AMP.

5. RESULTADOS

5.1. Capítulo 1: Distribución espacio-temporal del potencial reproductivo del stock de hembras de *G. monodon* en Chile centro sur.

Capítulo publicado en

Mónica E. Barros, Rubén Alarcón, Hugo Arancibia. Spatiotemporal distribution of the reproductive potential of the female squat lobster (*Pleuroncodes monodon*) stock in central and southern Chile. *Ciencias Marinas* (2023), 49:e3321

Mónica E. Barros, Rubén Alarcón, Hugo Arancibia. Distribución espaciotemporal del potencial reproductivo del stock de hembras de langostino colorado (*Pleuroncodes monodon*) en la zona centro-sur de Chile. *Ciencias Marinas* (2023), 49:e3321

<https://doi.org/10.7773/cm.y2023.3321>

Spatiotemporal distribution of the reproductive potential of the female squat lobster (*Pleuroncodes monodon*) stock in central and southern Chile

Distribución espaciotemporal del potencial reproductivo del stock de hembras de langostino colorado (*Pleuroncodes monodon*) en la zona centro-sur de Chile

Mónica E Barros^{1*}, Rubén Alarcón^{1,2}, Hugo Arancibia³

¹ Programa de Doctorado en Ciencias con mención en Manejo de Recursos Acuáticos Renovables, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, 4030000 Concepción, Chile.

² Centro de Investigación en Ecosistemas de la Patagonia, 5950000 Coyhaique, Chile.

³ Asesorías Ocean Technology and Aquaculture Chile, 4030000 Concepción, Chile.

* Corresponding author. E-mail: mobarros@udec.cl

ABSTRACT. *Pleuroncodes monodon* is 1 of the 3 species sustaining the demersal crustacean fisheries in Chile, with landings that have had strong variations and a very slow recovery in the past decade. The southern fishing unit has been in the recovery status since 2017, following several years of intense overfishing, which affected the reproductive potential and the geographical distribution of the stock. In this study, fishing haul information from 14 direct evaluation surveys of *P. monodon* were used to estimate, by using geostatistics, the density of the reproductive potential of the female stock in central and southern Chile (32.0° S to 37.0° S) from 2005 to 2018. The annual mean potential eggs was estimated at 78,055.0 million potential eggs, with a mean density of 74.0 million eggs per square kilometer. Two areas of aggregation of the reproductive potential are recognized, one between 33.5° S and 34.5° S (northern zone) and the other between 35.5° S and 36.5° S (southern zone). The mean density of potential eggs was higher in the northern zone than in the southern zone, although in the southern zone there were foci with values close to 100 million eggs per square kilometer, which was not the case for the northern zone. The *P. monodon* population comes from a single breeding area located in the southern zone. In the 2008–2012 period, the female stock showed a net migration of 226.4 km northward (from 36°20'52.5" S to 34°18'39.1" S), although it was later reduced southward by the fishing pressure.

Key words: *Pleuroncodes monodon*, potential egg density, geostatistical analysis, central and southern Chile.

RESUMEN. *Pleuroncodes monodon* es 1 de las 3 especies que sustentan las pesquerías demersales de crustáceos en Chile, con niveles de desembarque que han mostrado amplias variaciones y una muy lenta recuperación en la última década. La unidad de pesquería sur se encuentra en estado de recuperación desde 2017, después de una intensa sobrepesca, la que afectó tanto al potencial reproductivo como a la distribución geográfica del stock. En el presente estudio, se usó información de lances de pesca de 14 campañas de evaluación directa de *P. monodon* para estimar la densidad del potencial reproductivo del stock de hembras en el periodo 2005-2018 en la zona centro-sur (32.0° S a 37.0° S) de Chile mediante un análisis geoestadístico. El promedio anual de huevos potenciales se estimó en 78,055.0 millones de huevos potenciales, con una densidad promedio de 74.0 millones de huevos por kilómetro cuadrado. Se reconocieron 2 zonas de agregación del potencial reproductivo, una entre 33.5° S y 34.5° S (zona norte) y otra entre 35.5° S y 36.5° S (zona sur). La densidad promedio de huevos potenciales fue mayor en la zona norte que en la zona sur, aunque en la zona sur se localizaron focos con máximos cercanos a 100 millones de huevos por kilómetro cuadrado, lo que no ocurrió en la zona norte. La población de *P. monodon* proviene de una sola área de cría, ubicada en la zona sur. En el periodo de 2008 a 2012, el stock de hembras presentó una migración neta con rumbo norte de casi 226.4 km (desde 36°20'52.5" S hasta 34°18'39.1" S), aunque posteriormente se redujo con rumbo norte-sur por la presión pesquera.

Palabras clave: *Pleuroncodes monodon*, densidad potencial de huevos, geoestadística, zona centro-sur de Chile.



INTRODUCTION

The red squat lobster, *Pleuroncodes monodon*, belongs to the Munididae family (Poore et al. 2011) and is distributed from southern Mexico (16°00'N) to an area off Peru (6°25'S) and Chile (41°00'S) (Flores et al. 2020). In Chile, *P. monodon* inhabits muddy and hard bottoms on the continental shelf, from the upper edge of the slope to 450 m depth (Bahamonde et al. 2002), and has been recorded both in shallow waters and in abyssal sectors associated with anoxic bottoms (Gallardo et al. 2017). *Pleuroncodes monodon* has a long reproductive period, with the presence of ovigerous females from February to December (Palma and Arana 1997) and multiple spawnings in synchrony between embryonic development and gonadal development (Flores et al. 2020).

Pleuroncodes monodon is of commercial importance in the demersal crustacean fishery of central Chile. The *P. monodon* fishery is administratively composed of the Northern Fishery Unit (NFU), from 23°21'00"S to 32°10'23"S, and the Southern Fishery Unit (SFU), from 32°10'23"S to 38°28'35"S (Cavieres et al. 2018). Since the early 1970s, this fishery has exerted strong pressure on the stock of *P. monodon* (Cavieres 2017, Zilleruelo et al. 2020). Their fishing has been regulated through the implementation of annual global quotas, individual fishing quotas per shipowner, and maximum catch limits per shipowner (Canales et al. 1997, Párraga et al. 2012), but the main regulatory measure has been the prolonged extractive bans; in particular, those in the years from 1980 to 1982, 1989 to 1991, and 2001 to 2005 (Acuña et al. 2005). Furthermore, since 1997, there have been biological closure seasons in January–February, to protect the individual growth of *P. monodon* specimens, and reproductive bans in September (Cavieres 2017). However, the set of regulatory measures for the exploitation and conservation of *P. monodon* has been insufficient to allow a clear recovery (Ibarra and Yáñez 2021). At present, the NFU is in a state of overexploitation, and the SFU, in a recovery regime, after being overfished from 2000 to 2017, although with a reduction of the indicator of the reproductive potential levels from 55% (2019) to 48% (Ibarra and Yáñez 2021).

The reproductive potential is defined as the ability of a population to produce viable eggs and larvae that can then be incorporated into the fishery or stock as recruits (Trippel 1999). Therefore, it is related to maturity, fecundity, egg quality, and spawning time (Wright 2013). Nevertheless, the use of this index instead of the spawning stock biomass in stock assessments has been questioned (Marshall et al. 2006, Cerviño et al. 2013); Kell et al. (2016) demonstrated that both parameters describe different dynamics. The inclusion of the reproductive potential improves the perception of productivity. Kell et al. (2016) based their conclusion on the comparative analysis of time series of 3 North Sea stocks (*Gadus morhua* cod, *Clupea harengus* herring, and *Pleuronectes platessa* plaice). Therefore, we consider

INTRODUCCIÓN

El langostino colorado, *Pleuroncodes monodon*, pertenece a la familia Munididae (Poore et al. 2011) y se distribuye desde el sur de México (16°00'N) hasta la zona frente a Perú (6°25'S) y Chile (41°00'S) (Flores et al. 2020). En Chile, *P. monodon* habita fondos fangosos y duros sobre la plataforma continental, desde el borde superior del talud hasta 450 m de profundidad (Bahamonde et al. 2002), y ha sido registrada tanto en aguas someras como en sectores abisales asociados a fondos anóxicos (Gallardo et al. 2017). El periodo reproductivo de *P. monodon* es prolongado, con la presencia de hembras ovígeras de febrero a diciembre (Palma y Arana 1997) y desoves múltiples en sincronía entre el desarrollo embrionario y el desarrollo gonadal (Flores et al. 2020).

Pleuroncodes monodon es de importancia comercial en la pesquería de crustáceos demersales de la zona central de Chile. La pesquería de *P. monodon*, administrativamente está compuesta por la unidad de pesquería norte (UPN), desde 23°21'00"S hasta 32°10'23"S, y la unidad de pesquería sur (UPS), desde 32°10'23"S hasta 38°28'35"S (Cavieres et al. 2018). Desde el inicio de la década de 1970, esta pesquería ha ejercido fuerte presión sobre el stock de *P. monodon* (Cavieres 2017, Zilleruelo et al. 2020). Su pesca ha sido regulada a través de la aplicación de cuotas globales anuales, cuotas individuales de pesca por armador y límites máximos de captura por armador (Canales et al. 1997, Párraga et al. 2012), pero la principal medida reguladora ha correspondido a vedas extractivas prolongadas, particularmente en los años de 1980 a 1982, 1989 a 1991 y 2001 a 2005 (Acuña et al. 2005). Además, desde 1997, se han aplicado vedas biológicas para proteger el crecimiento individual de los ejemplares de *P. monodon*, entre enero y febrero, así como vedas reproductivas durante septiembre (Cavieres 2017). Sin embargo, el conjunto de medidas de regulación para la explotación y la conservación de *P. monodon* ha sido insuficiente para permitir una clara recuperación (Ibarra y Yáñez 2021). Actualmente, la UPN se encuentra en estado de sobreexplotación, y la UPS, en régimen de recuperación, después de mantenerse en sobrepesca desde 2000 hasta 2017, aunque con reducción del indicador de los niveles del potencial reproductivo del 55% (2019) al 48% (Ibarra y Yáñez 2021).

El potencial reproductivo es definido como la capacidad de una población para producir huevos y larvas viables que luego podrán incorporarse a la pesquería o al stock como reclutas (Trippel 1999). Por lo tanto, está relacionado con la madurez, la fecundidad, la calidad del huevo y el tiempo del desove (Wright 2013). Aunque se ha cuestionado el uso de este índice en lugar de la biomasa del stock desovante en las evaluaciones de stocks (Marshall et al. 2006, Cerviño et al. 2013), Kell et al. (2016) demostraron que ambos parámetros describen dinámicas diferentes. La inclusión del potencial reproductivo mejora la percepción de la productividad. Kell et al. (2016) basaron su conclusión en el análisis comparativo de series de tiempo de 3 poblaciones del mar del Norte

it important to monitor the reproductive potential of the *P. monodon* female stock and, thus, analyze their behavior in space and time.

This study includes the spatial component in the functioning and structure of marine populations, an aspect that has been emphasized in recent decades (Cressie et al. 1993, McKinley and Atkinson 2020). This provides a better understanding of population dynamics than only including the temporal view of the population (Dunning et al. 1995). Ignoring spatial structure leads to biases in stock assessment and fishery management, which can lead to overfishing, imbalances in the stock size structure, and population collapse and/or failure in stock reconstruction (Cadrin 2020), especially if there is overfishing in areas recognized as renewal or breeding areas for a resource.

Roa et al. (1995) identified a *P. monodon* breeding area, which was made up of 2 interconnected adult populations, an extensive one located between 35°10'S and 36°15'S (Achira population) and a smaller one located between 36°35'S and 36°50'S (Biobío population) (Roa and Bahamonde 1993, Roa and Tapia 2000). From there, the distribution of *P. monodon* extends north and south over the continental shelf of central Chile, from 34.0°S to 37.0°S. The breeding area is responsible for recruit turnover. This area is important for the recovery of the stock of *P. monodon* and could potentially be affected by fishing pressure, as has occurred with the reproductive potential.

This work aimed to estimate the reproductive potential of the *P. monodon* female stock in the central-southern zone of Chile (32.0°S–37.0°S) and to evaluate, through maps, its spatial and temporal distribution from 2005 to 2018.

MATERIALS AND METHODS

Data source

For this study, we used the database of fishing sets of direct evaluation surveys from 2005 to 2018 of red squat lobster (*P. monodon*) and yellow squat lobster (*Cervimunida johni*). Between 1993 and 2004, the direct evaluations done used various methodological criteria, both to obtain and to process the data, which was standardized from the year 2005; therefore, those years were excluded in this work.

The surveys were carried out in commercial squat lobster trawling vessels that operate with scientific personnel on board. Within the 5 nautical miles of the Area Reserved for Small-scale Fishing (ARPA, for its acronym in Spanish), motor boats with average characteristics of 17-m length, 41-t gross register tonnage, and 53-m³ hold capacity were used. Outside the ARPA, high seas fishing vessels with average characteristics of 21-m length, 84-t gross register tonnage, and 116-m³ hold capacity were used (Párraga et al. 2012). In both cases, the actual fishing sets lasted approximately 15 min, depending on the environmental conditions and bottom topography.

(bacalao *Gadus morhua*, arenque *Clupea harengus* y platija *Pleuronectes platessa*). Por lo tanto, consideramos importante hacer el seguimiento del potencial reproductivo del stock de hembras de *P. monodon* y, así, analizar su comportamiento en el espacio y el tiempo.

En este estudio se incluye el componente espacial en el funcionamiento y la estructura de las poblaciones marinas, aspecto que se ha enfatizado en las últimas décadas (Cressie et al. 1993, McKinley y Atkinson 2020). Esto permite una mejor comprensión de la dinámica de la población que si solo se tomara en cuenta la visión temporal de la población (Dunning et al. 1995). Ignorar la estructura espacial conduce a sesgos en la evaluación y la ordenación pesquera de las poblaciones, lo que puede llevar al recurso a la sobrepesca, a desequilibrios en la estructura de tallas del stock, así como al colapso de la población y/o fracaso en la reconstrucción de los stocks (Cadrin 2020), especialmente si hay sobrepesca en áreas reconocidas como de renovación o cría de un recurso.

Roa et al. (1995) identificaron un área de cría de *P. monodon*, la cual estuvo conformada por 2 poblaciones adultas interconectadas, una extensa ubicada entre 35°10'S y 36°15'S (población de Achira) y otra más pequeña localizada entre 36°35'S y 36°50'S (población del Biobío) (Roa y Bahamonde 1993, Roa y Tapia 2000). De allí, la distribución de *P. monodon* se extiende hacia el norte y el sur sobre la plataforma continental de Chile central, desde 34.0°S hasta 37.0°S. La zona de cría es la responsable de la renovación de reclutas. Esta zona es importante para la recuperación del stock de *P. monodon*, y puede llegar a ser afectada por la presión pesquera, como ha ocurrido con el potencial reproductivo.

Los objetivos de este trabajo fueron estimar el potencial reproductivo del stock de hembras de *P. monodon* en la zona centro-sur de Chile (32.0°S–37.0°S) y evaluar, a través de mapas, su distribución espacial y temporal desde 2005 hasta 2018.

MATERIALES Y MÉTODOS

Fuente de datos

Se utilizó la base de datos de lances de pesca de las campañas de evaluación directa de langostino colorado (*P. monodon*) y langostino amarillo (*Cervimunida johni*), desde 2005 hasta 2018. Las evaluaciones directas realizadas entre 1993 y 2004 emplearon distintos criterios metodológicos tanto en la obtención como en el procesamiento de los datos, lo que se estandarizó a partir del año 2005, razón por la cual en este trabajo se excluyeron esos años.

Las campañas fueron realizadas en naves comerciales de pesca de arrastre langostinera que operan con personal científico abordo. Se utilizaron lanchas a motor dentro de las 5 millas náuticas o Área de Reserva para la Pesca Artesanal (ARPA), con características promedio de eslora de 17 m, toneladas de

This work analyzes information and data from 14 evaluation campaigns and 9,601 fishing sets, which contained georeferenced information by administrative region, depth (m), catch (kg) by species, and other data for each set. The size distribution (cephalothorax length [CL], in millimeters) of *P. monodon* was obtained from survey reports (Acuña et al. 2006). Stratified sampling by cell was applied in the surveys; this was intensified in the historically successful fishing areas to evaluate the abundance and density of the foci in the fishing grounds. The catch per set was recorded and standardized (Acuña et al. 2006).

Study area

The study area covers the central-southern zone of Chile from 32.0° S to 37.0° S, which covers 556 linear kilometers (Fig. 1). The area was divided into a northern zone (32.5° S–35.5° S) and a southern zone (35.5° S–37.0° S). The criterion applied was the distribution of the foci of abundance of *P. monodon* (Acuña et al. 2012, 2014).

Estimation of reproductive potential

The distribution of *P. monodon* is clumped and highly aggregated (Acuña et al. 2008, Queirolo et al. 2017) and is made up of abundance aggregations of variable size (Ahumada et al. 2013). A focus of abundance was defined as the aggregation of ovigerous females of *P. monodon* that meet the following characteristics: (1) greater number of potential eggs per unit area and (2) persistence of at least 7 years. This period was considered because it is the time in which the stock of *P. monodon* reaches the complete size structure, which is necessary for the population to expand its geographical distribution (Roa and Bahamonde 1993). The 30% percentile ($P = 30$) was chosen, that is, 70% of aggregations that reached densities ≥ 44.7 million potential eggs per square kilometer. Spearman's rank test (Sokal and Rolf 2012) was applied to test the relationship between the size and density of aggregations for each year. To estimate the reproductive potential of *P. monodon*, the weight (g), CL (mm), and maturity status of 452,087 specimens were used; of these, only ovigerous females (133,440) were considered, particularly the mature ones, according to Palma and Arana (1997).

The reproductive potential was estimated for foci (individually) from 2005 to 2018 with the spatial position indexing model (Kell et al. 2016), whose expression is as follows:

$$E_{(x,y)} = Z_{f(x,y)} P_{(x,y)} G_{(x,y)} \quad , \quad (1)$$

where E is the number of eggs per area unit for each year, $Z_{f(x,y)}$ is the number density of females at position (x, y) , $P(x, y)$ is the fraction of females that carry eggs at position (x, y) , and $G(x, y)$ is the number of eggs per female at position (x, y) , expressed as millions of potential eggs per square kilometer (referred to in this work as $\text{mpe} \cdot \text{km}^{-2}$).

registro grueso de 41 t y capacidad de bodega de 53 m³. Fuera del ARPA, se utilizaron naves pesqueras de altamar con características promedio de eslora de 21 m, toneladas de registro grueso de 84 t y capacidad de bodega de 116 m³ (Párraga et al. 2012). En ambos casos, los lances efectivos de pesca tuvieron una duración aproximada de 15 min dependiendo de las condiciones ambientales y la topografía del fondo.

En este trabajo se analizan información y datos de 14 campañas de evaluación y 9,601 lances de pesca, los que contenían información georreferenciada por región administrativa, profundidad (m), captura (kg) por especie y otros datos de cada lance. La distribución de tamaños (longitud de cefalotórax [LC], en milímetros) de *P. monodon* se obtuvo de los informes de campañas (Acuña et al. 2006). En las campañas se aplicó muestreo estratificado por celdas, con intensificación en las áreas de pesca históricamente exitosas, para evaluar la abundancia y la densidad de los focos en los caladeros. Se registró y estandarizó la captura por lance (Acuña et al. 2006).

Área de estudio

El área de estudio abarca la zona centro-sur de Chile desde 32.0° S hasta 37.0° S, lo que cubre 556 km lineales (Fig. 1). El área fue dividida en una zona norte (32.5° S–35.5° S) y una zona sur (35.5° S–37.0° S). El criterio aplicado fue la distribución de los focos de abundancia de *P. monodon* (Acuña et al. 2012, 2014).

Estimación del potencial reproductivo

La distribución de *P. monodon* es de tipo contagiosa y altamente agregada (Acuña et al. 2008, Queirolo et al. 2017) y está conformada por agregaciones de abundancia de tamaño variable (Ahumada et al. 2013). Se define como foco de abundancia a la agregación de hembras ovígeras de *P. monodon* que cumplen con las siguientes características: (1) mayor número de huevos potenciales por unidad de área y (2) persistencia de al menos 7 años. Se consideró este periodo por ser el tiempo en el que el *stock* de *P. monodon* alcanza la estructura de tallas completa, la adecuada para que la población amplíe su distribución geográfica (Roa and Bahamonde 1993). Se eligió el percentil del 30% ($P = 30$), es decir, el 70% de las agregaciones que alcanzaron densidades ≥ 44.7 millones de huevos potenciales por kilómetro cuadrado. Se aplicó la prueba de rangos de Spearman (Sokal and Rolf 2012) para probar la relación entre el tamaño y la densidad de las agregaciones para cada año. Para la estimación del potencial reproductivo de *P. monodon*, se utilizó el peso (g), la LC (mm) y el estado de madurez de 452,087 ejemplares; de estos, solo se consideraron las hembras ovígeras (133,440), particularmente las maduras, de acuerdo con Palma and Arana (1997).

El potencial reproductivo se estimó para cada foco desde el año 2005 hasta el año 2018 usando el modelo indexado

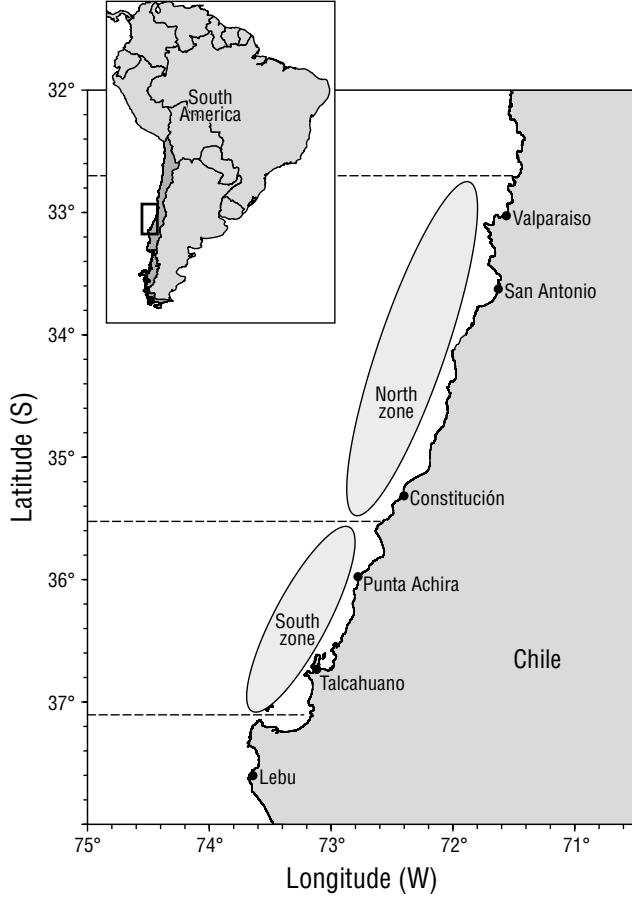


Figure 1. Study area.

Figura 1. Área de estudio.

The number of eggs per female was estimated with different methods, depending on the work group that carried out the evaluation; thus, Acuña et al. (2004, 2008, 2010, 2012) and Queirolo et al. (2015, 2016) used the gravimetric method, whereas Queirolo et al. (2017) used the autodiagnostic method. Several evaluations reported the estimation of the fecundity-length or fecundity-weight function that was used in those years. In the cases where fecundity was not determined, the closest year was used because the size composition of the stock and the proportion of mature females were not available for all years.

The density in number of females was calculated with the following expression:

$$Z_f(x,y) = \frac{Z_{Wf}(x,y)}{\bar{W}_f(x,y)} \quad , \quad (2)$$

where Z_{Wf} is the weight density ($t \cdot km^{-2}$) of females at point (x, y) and $\bar{W}_f(x, y)$ is the mean weight of females at position (x, y) . Z_{Wf} at each position was estimated as:

$$Z_{Wf}(x,y) = Z_{tot}(x,y) \left[\frac{\bar{W}_f N_f}{\bar{W}_f N_f + \bar{W}_m N_m} \right] \quad , \quad (3)$$

por posición espacial (Kell et al. 2016), cuya expresión es la siguiente:

$$E_{(x,y)} = Z_{h(x,y)} P_{(x,y)} G_{(x,y)} \quad , \quad (1)$$

donde E es el número de huevos por unidad de área para cada año, $Z_{h(x,y)}$ es la densidad numérica de hembras en la posición (x, y) , $P_{(x,y)}$ es la fracción de hembras que portan huevos en la posición (x, y) , y $G_{(x,y)}$ es el número de huevos por hembra en la posición (x, y) , expresado como millones de huevos potenciales por kilómetro cuadrado (referido en este trabajo como $mhp \cdot km^{-2}$). El número de huevos por hembra fue estimado por distintos métodos, según el grupo de trabajo que realizó la evaluación; así, Acuña et al. (2004, 2008, 2010, 2012) y Queirolo et al. (2015, 2016) utilizaron el método gravimétrico, mientras que Queirolo et al. (2017) utilizaron el método autodiagnostic. Varias de las evaluaciones reportaron la estimación de una función de fecundidad-talla o fecundidad-peso, que se utilizó en aquellos años. En los casos en que no se determinó la fecundidad, se utilizó el año más cercano, dado que para todos los años no se dispuso de la composición de tamaños del stock ni de la proporción de hembras maduras.

La densidad en número de hembras se calculó con la siguiente expresión:

$$Z_h(x,y) = \frac{Z_{Ph}(x,y)}{\bar{P}_h(x,y)} \quad , \quad (2)$$

donde Z_{Ph} es la densidad en peso ($t \cdot km^{-2}$) de las hembras en el punto (x, y) y $\bar{P}_h(x, y)$ es el peso medio de las hembras en la posición (x, y) . Z_{Ph} en cada posición se estimó como:

$$Z_{Ph}(x,y) = Z_{tot}(x,y) \left[\frac{\bar{P}_h N_h}{\bar{P}_h N_h + \bar{P}_m N_m} \right] \quad , \quad (3)$$

donde $Z_{tot}(x, y)$ es la densidad total (machos y hembras); \bar{P}_h y \bar{P}_m son los pesos medios de hembras y machos, respectivamente; y N_h y N_m son el número de hembras y machos en la muestra de la posición (x, y) para cada año, respectivamente.

Distribución espacial del potencial reproductivo

Se aplicó un análisis geoestadístico (Petitgas 1993, Rivoirard et al. 2000). Esta metodología es utilizada en Chile desde 1993 para el estudio de la distribución espacial de la densidad poblacional de langostinos (Roa y Tapia 1998, Acuña et al. 2012, Queirolo et al. 2018, Ossa et al. 2019). Se fundamenta en 2 aspectos: (1) la densidad de huevos potenciales por unidad de superficie medida localmente, que es la realización de una variable aleatoria que explica rigurosamente el error en su determinación, y (2) el promedio del proceso aleatorio del potencial reproductivo es constante en el área de estudio y la covarianza entre 2 puntos de muestreo depende solo de sus distancias relativas (Isaaks y Srivastava 1989). El análisis se basó en un modelo de covarianza espacial o semivariograma

where $Z_{tot}(x, y)$ is the total density (males and females); \overline{W}_f and \overline{W}_m are the mean weights of females and males, respectively; and N_f and N_m are the number of females and males in the sample at position (x, y) for each year, respectively.

Spatial distribution of reproductive potential

A geostatistical analysis was applied (Petitgas 1993, Rivoirard et al. 2000). This methodology has been used in Chile since 1993 to study the spatial distribution of squat lobster population density (Roa and Tapia 1998, Acuña et al. 2012, Queirolo et al. 2018, Ossa et al. 2019). It is based on 2 aspects: (1) the density of potential eggs per surface unit measured locally, which is the execution of a random variable that rigorously explains the error in its determination, and (2) the average of the random process of the reproductive potential is constant in the study area and the covariance between 2 sampling points depends only on their relative distances (Isaaks and Srivastava 1989). The analysis was based on a spatial covariance model or semivariogram (Journel and Huijbregts 1978). Therefore, for each year the standardized experimental semivariogram was estimated, and it was used in all the analyses to obtain a more efficient model. It was calculated in 2 directions, north–south (90°) and east–west (0°), to observe the directional differences in the structure of the process, i.e., anisotropy. Models were fitted using the least squares method (Cressie 1993), and the observed structure was related to the assumed generating process. The models considered for the densities were the following: Matérn, spherical, exponential, and Gaussian (Matérn 1987).

Ordinary point kriging was used as the interpolation method to estimate the mean density of the reproductive potential of *P. monodon* over each distribution area of the population abundance. The average minimum distance between sampling stations was considered as the internodal distance of the interpolation grid. Annual distribution maps of the mean densities of the reproductive potential were made with PBSmapping (Schnute et al. 2010; www.r-project.org, accessed January 31, 2020) and Surfer v-9.9.

Spatiotemporal analysis of the distribution of the reproductive potential

The spatial variation of the reproductive potential of *P. monodon* females was determined with 2 indices as follows:

(1) center of gravity (CG): indicates the dispersion of the annual foci of reproductive potential ($\text{egg}\cdot\text{km}^{-2}$), and was located as follows:

$$\text{CG} = \frac{\int x \times z(x) dx}{\int Z(x) dx}, \quad (4)$$

(Journel y Huijbregts 1978). Por lo tanto, para cada año se estimó el semivariograma experimental estandarizado, y se usó en todos los análisis para obtener un modelo más eficiente. Se calculó en 2 direcciones, norte-sur (90°) y este-oeste (0°), para observar las diferencias direccionales en la estructura del proceso, i.e., anisotropía. Los modelos se ajustaron mediante el método de mínimos cuadrados (Cressie 1993), y se relacionó la estructura observada con el supuesto proceso generador. Los modelos considerados para las densidades fueron los siguientes: Matérn, esférico, exponencial y gaussiano (Matérn 1987).

El método de interpolación usado para estimar la densidad media del potencial reproductivo de *P. monodon* sobre cada área de distribución de la abundancia poblacional fue el kriging puntual ordinario. Se consideró la distancia mínima promedio entre las estaciones de muestreo como la distancia internodal de la cuadrícula de interpolación. Los mapas anuales de distribución de la densidad media del potencial reproductivo fueron elaborados con PBSmapping (Schnute et al. 2010; www.r-project.org, accedida el 31 de enero de 2020) y Surfer v-9.9.

Análisis espaciotemporal de la distribución del potencial reproductivo

Se determinó la variación espacial del potencial reproductivo de hembras de *P. monodon* a partir de 2 índices como sigue:

(1) centro de gravedad (CG): indica la dispersión de los focos anuales del potencial reproductivo ($\text{huevo}\cdot\text{km}^{-2}$), y se localizó de la siguiente manera:

$$\text{CG} = \frac{\int x \times z(x) dx}{\int Z(x) dx}, \quad (4)$$

(2) inercia del centro de gravedad (*I*): determina el rango de variación espaciotemporal de la densidad del potencial reproductivo, y se obtuvo de la siguiente manera:

$$I = \frac{\int (x - \text{CG})^2 \times z(x) dx}{\int Z(x) dx}. \quad (5)$$

CG e *I* fueron usados para analizar la evolución y el desplazamiento de los focos reproductivos de *P. monodon*.

RESULTADOS

Proporción sexual y fracción de hembras maduras de *Pleuroncodes monodon*

La proporción de hembras para toda el área de estudio fue menor que el 50% entre 2004 y 2014 (Fig. 2a), con incremento importante en su proporción (>50%) entre 2015 y 2018. Este incremento coincidió con la mayor proporción de hembras ovígeras (78%; Fig. 2b).

(2) inertia of the center of gravity (I): determines the spatio-temporal variation range of the reproductive potential density, and was obtained as follows:

$$I = \frac{\int (x - CG)^2 \times z(x) dx}{\int z(x) dx} \quad (5)$$

CG and I were used to analyze the evolution and displacement of the reproductive foci of *P. monodon*.

RESULTS

Sex ratio and fraction of mature females of *Pleuroncodes monodon*

The proportion of females for the entire study area was less than 50% between 2004 and 2014 (Fig. 2a), with a significant increase in their proportion (>50%) between 2015 and 2018. This increase coincided with the highest proportion of ovigerous females (78%; Fig. 2b).

Reproductive potential and reproductive potential density

The average annual reproductive potential of *P. monodon* females from 2005 to 2018 was 78,055.0 million potential eggs and the estimated average density was 74.0 mpe·km⁻² (standard deviation = 47.4).

Potential egg density differed between zones (Fig. 2). The northern zone had densities between 195.0 mpe·km⁻² in 2012 and 33.0 mpe·km⁻² in 2014. The southern zone had lower densities, between 12.0 mpe·km⁻² in 2006 and 141.0 mpe·km⁻² in 2011.

In general, the average area covered by the density of the reproductive potential differed between the northern and southern zones. A greater area was covered in the southern zone (1,045 km²) than in the northern zone (754 km²) (Fig. 3). In addition, in the southern zone, a positive and moderately strong association was observed between the area covered and the density of the reproductive potential, whereas in the

Potencial reproductivo y densidad del potencial reproductivo

El potencial reproductivo promedio anual de hembras de *P. monodon* de 2005 a 2018 fue de 78,055.0 millones de huevos potenciales y la densidad promedio estimada fue de 74.0 mhp·km⁻² (desviación estándar = 47.4).

La densidad de huevos potenciales fue diferente entre las zonas (Fig. 2). En la zona norte, varió entre 195.0 mhp·km⁻² en 2012 y 33.0 mhp·km⁻² en 2014. Para la zona sur, las densidades fueron menores, entre 12.0 mhp·km⁻² en 2006 y 141.0 mhp·km⁻² en 2011.

En general, el área promedio cubierta por la densidad del potencial reproductivo fue diferente entre las zonas norte y sur. Se observó una mayor superficie cubierta en la zona sur (1,045 km²) que en la zona norte (754 km²) (Fig. 3). Además, en la zona sur se observó una asociación positiva y moderadamente fuerte entre el área cubierta y la densidad del potencial reproductivo, mientras que en la zona norte, la relación fue débil o inexistente (prueba de correlación de rangos de Spearman estimada, respectivamente, para cada zona: $r_{sZS} = 0.79$, $P = 0.05$; $r_{sZN} = 0.31$, $P = 0.05$).

Identificación de focos

Para las zonas norte y sur, se observaron agregaciones anuales de la densidad del potencial reproductivo, con un mayor número en la zona norte, de 3 (en 2017) a 14 (en 2008) agregaciones, que en la zona sur, de 3 (en 2005) a 8 (en 2012) agregaciones (Fig. 4). Solo se reconocieron como focos del potencial reproductivo de hembras de langostino colorado a las agregaciones ubicadas entre 35°00'S y 36°20'S. En ese sector se estimaron promedios de densidades del potencial reproductivo cercanos a 100.0 mhp·km⁻². Estos valores fueron superiores al percentil del 30%; además, fueron persistentes de 2006 a 2018.

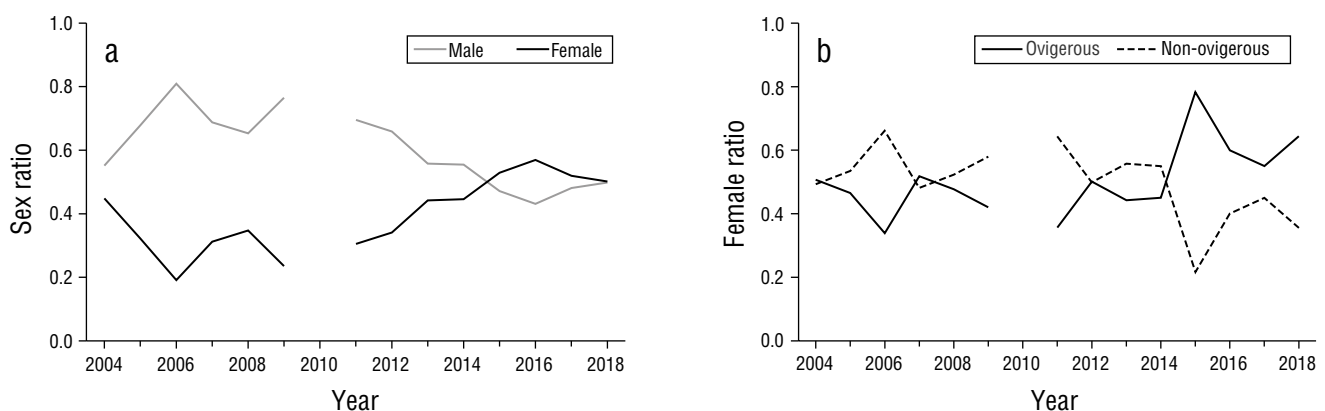


Figure 2. Proportion by sex (a) and proportion of ovigerous females (b).

Figura 2. Proporción por sexo (a) y proporción de hembras ovígeras (b).

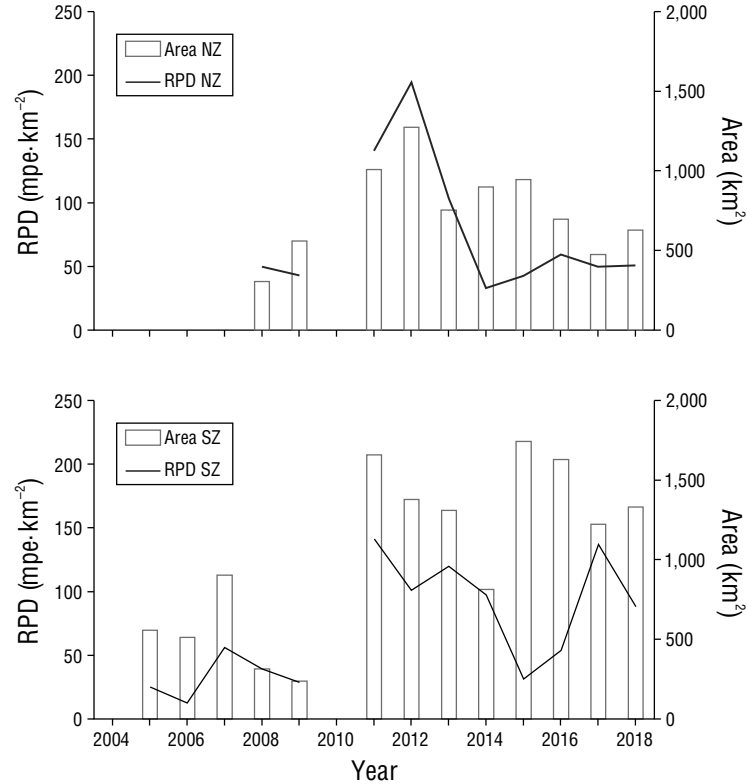


Figure 3. Reproductive potential density (RPD) of *Pleuroncodes monodon* (in millions of potential eggs per square kilometer, $\text{mpe}\cdot\text{km}^{-2}$) by distribution area and zone (north [NZ] and south [SZ]) between 2005 and 2018.

Figura 3. Densidad del potencial reproductivo (RPD) de *Pleuroncodes monodon* (en millones de huevos potenciales por kilómetro cuadrado, $\text{mpe}\cdot\text{km}^{-2}$) por área de distribución y zona (norte [NZ] y sur [SZ]) entre los años de 2005 a 2018.

northern zone, the relationship was weak or non-existent (estimated Spearman's rank correlation test, respectively, for each zone: $r_{sSZ} = 0.79$, $P = 0.05$; $r_{sNZ} = 0.31$, $P = 0.05$).

Foci identification

For the northern and southern zones, annual aggregations of the reproductive potential density were observed. The number of aggregations was greater in the northern zone, from 3 (in 2017) to 14 (in 2008) aggregations, than in the southern zone, from 3 (in 2005) to 8 (in 2012) aggregations (Fig. 4). Only aggregations located between $35^{\circ}00'S$ and $36^{\circ}20'S$ were recognized as foci of reproductive potential of red squat lobster females. In this sector, we estimated average reproductive potential densities close to $100.0 \text{ mpe}\cdot\text{km}^{-2}$. These values were above the 30% percentile; furthermore, they were persistent from 2006 to 2018.

Spatial distribution of female *Pleuroncodes monodon*

Geostatistical analysis

The calculation of the unidirectional standardized experimental semivariograms revealed the absence of an anisotropic effect in the spatial distribution of the aggregations for each year and for each zone (Table 1).

Distribución espacial de hembras de *Pleuroncodes monodon*

Análisis geoestadístico

El cálculo de los semivariogramas experimentales estandarizados unidireccionales reveló la ausencia de efecto anisotrópico en la distribución espacial de las agregaciones para cada año y para cada zona (Tabla 1).

El 39% de los 15 años analizados indicó presencia de anisotropía en dirección noroeste-sureste (NW-SE, 45°) con respecto al área de estudio y la orientación de la costa. En esos casos, se escogió el modelo de semivariograma teórico que obtuvo la menor suma de cuadrado residual. Cuando hubo ausencia del efecto anisotrópico, el 60% de la distribución de los parches se ajustó al modelo esférico, y variaron los rangos de distancias entre parches por zona. En la Tabla 1 se presentan los ajustes y la varianza no explicada (VNE) de los parámetros del variograma teórico. En la zona norte, el rango de la distancia entre parches se presentó entre 10 km (VNE = 17.3%) y 203 km (VNE = 25.6%), y para la zona sur, el rango fue de 2 km (VNE = 34.6%) hasta 161 km (VNE = 3.6%), lo que indica que las agregaciones de la zona norte fueron más independientes entre sí que en la zona sur (Fig. 5).

Of the 15 years analyzed, 39% indicated the presence of anisotropy in a northwest–southeast direction (NW–SE, 45°) with respect to the study area and coast orientation. In those cases, the theoretical semivariogram model that obtained the smallest residual sum of squares was chosen. When there was no anisotropic effect, 60% of the distribution of the patches conformed to the spherical model, and the range of distances between patches per zone varied. Table 1 shows the fits and the unexplained variance (UEV) of the parameters of the theoretical variogram. In the northern zone, the range of the distance between patches was between 10 km (UEV = 17.3%) and 203 km (UEV = 25.6%); for the southern zone, the range was between 2 km (UEV = 34.6%) and 161 km (UEV = 3.6%), which indicated that the aggregations in the northern zone were more independent among themselves than in the southern zone (Fig. 5).

Spatial analysis

The analyses of the CG and the *I* suggest that the displacement of the densities of the reproductive potential was from 36°20'52" S (in 2005) to 34°18'39" S (in 2012), that is, a displacement greater than 2° toward the north, which is

Análisis espacial

Los análisis del CG y la *I* sugieren que el desplazamiento de las densidades del potencial reproductivo fue desde 36°20'52" S (en 2005) hasta 34°18'39" S (en 2012), es decir, un desplazamiento superior a 2° con rumbo norte, que equivale a 120 millas náuticas, con un recorrido promedio de 16 km·año⁻¹. Sin embargo, de 2005 a 2007, el CG se mantuvo cercano de 36.0° S, con un rango de dispersión promedio de 0.08° (~3 km·año⁻¹). A partir del año 2008, el rango de dispersión aumentó a valores sobre 13 km·año⁻¹ (Fig. 6).

Mapeo de la distribución del potencial reproductivo de *Pleuroncodes monodon*

En el mapa de distribución anual de las densidades del potencial reproductivo de hembras de *P. monodon* (Fig. 7), se identificaron 2 sectores bien marcados con altos valores, uno frente a San Antonio (33°30' S a 34°00' S) y el otro entre punta Achira y Biobío (34°40' S a 36°20' S), los cuales estuvieron presentes 6 años o más. Para el sector frente a San Antonio, entre los años 2005 y 2009, hubo predominio de ejemplares machos en el área de estudio y la proporción

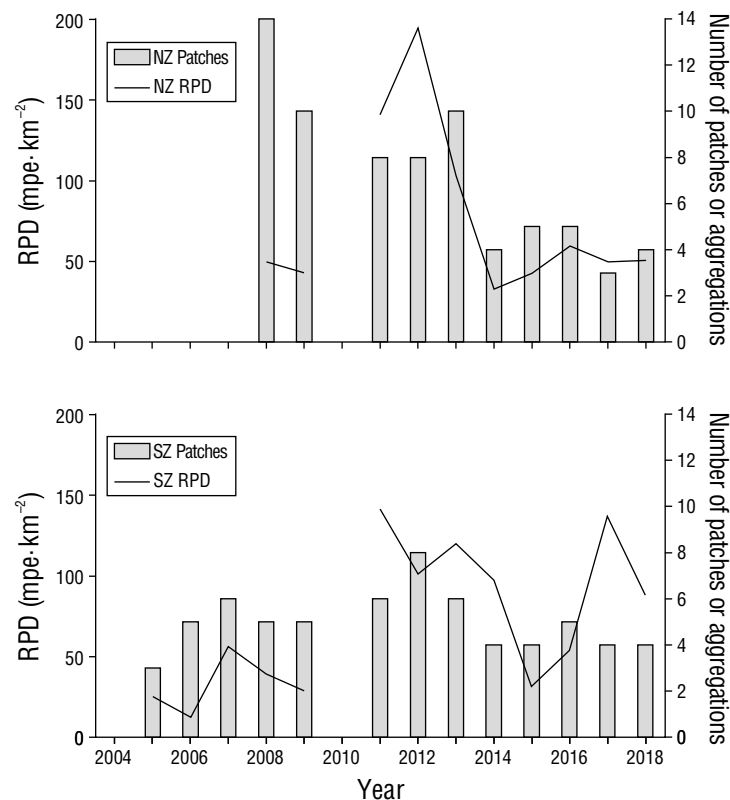


Figure 4. Number of patches vs. reproductive potential density (RPD; million potential eggs per square kilometer, mpe·km⁻²) by zone (north [NZ] and south [SZ]) from 2005 to 2018.

Figura 4. Número de parches vs. densidad del potencial reproductivo (RPD; millones de huevos potenciales por kilómetro cuadrado, mpe·km⁻²) por zona (norte [NZ] y sur [SZ]) de 2005 a 2018.

Table 1. Parameters of the theoretical variogram adjusted to the density of the reproductive potential of *Pleuroncodes monodon*. S, south; N, north; Gaus, Gaussian; Sphe, spherical; Mat, Matérn.

Tabla 1. Parámetros del variograma teórico ajustado a la densidad del potencial reproductivo de *Pleuroncodes monodon*. S, sur; N, norte; Gaus, gaussiano; Sphe, esférico; Mat, Matérn.

Year	Zone	Model	Nugget	Sill	Range (km)	Unexplained variance (%)	Anisotropy
2005	S	Gaus	56.9	362.5	26.8	13.6	0; 30
2006	S	Sphe	57.3	96.7	11.3	37.2	No
2007	S	Gaus	94.0	2,130.8	28.0	4.2	No
2008	N	Sphe	344.8	419.7	138.8	45.1	No
	S	Gaus	1,735.3	4,758.4	28.2	26.7	45; 30
2009	N	Gaus	290.8	138.1	111.1	67.8	No
	S	Sphe	0.0	9,190.7	10.8	0.0	45; 30
2011	N	Gaus	2,246.3	6,542.8	71.4	25.6	No
	S	Mat	913.7	13,932.3	60.7	6.2	45; 30
2012	N	Mat	5,076.3	24,230.0	9.9	17.3	45; 30
	S	Sphe	3,941.1	18,020.7	107.3	18.0	45; 30
2013	N	Mat	1,341.7	5,130.4	13.7	20.7	0; 30
	S	Sphe	3,204.0	9,508.5	18.0	25.2	No
2014	N	Sphe	78.9	229.8	203.4	25.6	No
	S	Gaus	1,626.4	569.4	26.6	74.1	No
2015	N	Sphe	142.5	491.7	89.2	22.5	45; 30
	S	All	149.7	283.3	2.0	34.6	No
2016	N	Sphe	592.4	518.0	109.0	53.4	No
	S	Sphe	1,916.9	1,219.9	33.9	61.1	No
2017	N	Gaus	412.9	770.6	76.9	34.9	45; 30
	S	Sphe	5,708.1	5,201.0	49.1	52.3	No
2018	N	Sphe	279.0	406.4	100.8	40.7	No
	S	Gaus	63.2	1,716.1	161.4	3.6	No

equivalent to 120 nautical miles, with an average distance of $16 \text{ km}\cdot\text{yr}^{-1}$. However, from 2005 to 2007, the CG remained close to 36.0°S , with an average dispersal range of 0.08° ($\sim 3 \text{ km}\cdot\text{yr}^{-1}$). Starting in 2008, the dispersal range increased to values over $13 \text{ km}\cdot\text{yr}^{-1}$ (Fig. 6).

Mapping the distribution of the reproductive potential of Pleuroncodes monodon

In the annual distribution map of the reproductive potential densities of *P. monodon* females (Fig. 7), 2 well-marked

de hembras alcanzó su menor valor en toda la serie ($\sim 20\%$ en 2006). A partir de 2008, se observó un incremento en la proporción de hembras y, con ello, el potencial reproductivo, que alcanzó valores promedio de $194.5 \text{ mhp}\cdot\text{km}^{-2}$ entre los años 2011 y 2013; luego, el potencial reproductivo disminuyó drásticamente y se mantuvo en valores promedio de $47.0 \text{ mhp}\cdot\text{km}^{-2}$ durante los últimos años. En el sector entre punta Achira y Biobío se observó mayor concentración de hembras maduras durante todo el periodo de estudio, con la presencia de 2 máximos importantes del potencial reproductivo con promedios de $115.0 \text{ mhp}\cdot\text{km}^{-2}$ entre 2011 y 2014.

sectors with high values were identified, one off San Antonio (33°30'S to 34°00'S) and the other between Point Achira and Biobío (34°40'S to 36°20'S), which were present for 6 years or more. For the sector off San Antonio, between 2005 and 2009, male specimens predominated in the study area and the proportion of females reached its lowest value in the entire series (~20% in 2006). Starting in 2008, the proportion of females increased and, with it, the reproductive potential, which reached average values of 194.5 mpe·km⁻² between 2011 and 2013; then, the reproductive potential decreased drastically and remained at average values of 47.0 mpe·km⁻² during the last few years. In the sector between Point Achira and Biobío, mature females showed higher concentrations throughout the study period, with the presence of 2 important maximums of reproductive potential with averages of 115.0 mpe·km⁻² between 2011 and 2014. The reproductive potential decreased in 2015, but it picked up again with a third maximum in 2017 with averages close to 140.0 mpe·km⁻².

DISCUSSION

In this work, the annual average of potential eggs of *P. monodon* for the central-southern zone of Chile in the period 2005–2018 was estimated at 78,055 million and the annual average density at 73.7 mpe·km⁻². The density levels estimated here are within the intervals reported by Palma and Arana (1997) for fishing foci between 36.0°S and 37.0°S (Point Achira and north of the Biobío Canyon), which were estimated from samples obtained during 15 monitoring surveys of *P. monodon* between August 1988 and October 1989. Palma and Arana (1997) indicated reproductive potential values between 1,808 and 33,966 eggs from ovigerous females of *P. monodon* of 22.0 to 43.9 mm CL. The present study used new estimates of annual areas using only ovigerous females for each year, and estimated densities between 8.5 and 159.0 mpe·km⁻². These estimates are below the 9,000 million eggs per square kilometer reported by Tapia (1999) for the same area (34.0°S–37.0°S), with the same methodology. Their study was based on an evaluation survey done in “non-trawlable” bottoms in November 1996, which focused on areas close to the hard bottoms of the platform. According to Cadrin (2020), there can be a sequential expansion of resources to new areas, but a wrong specification of the spatial structure of a resource can play an important role in the decline of fisheries because it results in an overestimation of productivity in the stock assessment. In this sense, it is possible that the study by Tapia (1999) overestimated the reproductive potential of *P. monodon*. Furthermore, in 1996 the biomass of *P. monodon* was estimated at 122,000 and 132,000 t with direct and indirect methods, respectively (Roa et al. 1997); almost a decade later, these figures were analyzed by Acuña et al. (2005), who found that the biomass of *P. monodon* for that year did not exceed 98,000 t. Although, after closed seasons, the total biomass and the exploitable biomass increase, specifically in the

En 2015 el potencial reproductivo disminuyó, pero volvió a repuntar con un tercer máximo en 2017 con promedios cercanos a los 140.0 mhp·km⁻².

DISCUSIÓN

En este trabajo, el promedio anual de huevos potenciales de *P. monodon* para la zona centro-sur de Chile en el periodo 2005-2018 se estimó en 78,055 millones y la densidad promedio anual en 73.7 mhp·km⁻². Los niveles de densidad estimados aquí están dentro de los intervalos reportados por Palma y Arana (1997) para los focos de pesca entre 36.0°S y 37.0°S (punta Achira y norte del cañón del Biobío), que fueron estimados a partir de muestras obtenidas de 15 campañas de monitoreo de *P. monodon* entre agosto de 1988 y octubre de 1989. Palma y Arana (1997) indicaron valores del potencial reproductivo de entre 1,808 y 33,966 huevos a

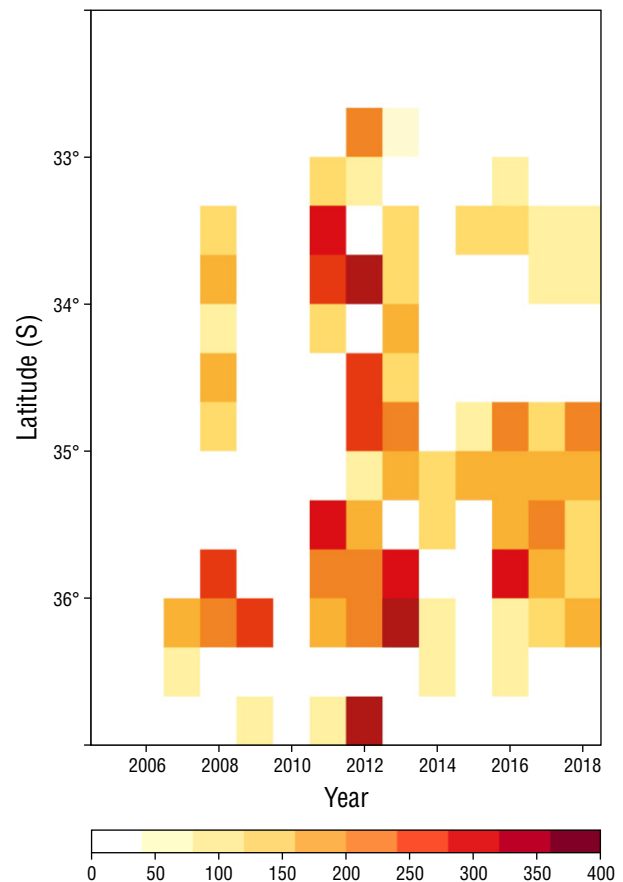


Figure 5. Spatiotemporal distribution of the reproductive potential of *Pleuroncodes monodon* (millions of potential eggs, mpe). Scale on the right: dark red, highest value of the abundance of potential eggs, expressed in mpe.

Figura 5. Distribución espaciotemporal del potencial reproductivo de *Pleuroncodes monodon* (millones de huevos potenciales, mpe). Escala a la derecha: rojo oscuro, mayor valor de la abundancia de huevos potenciales, expresada en mpe.

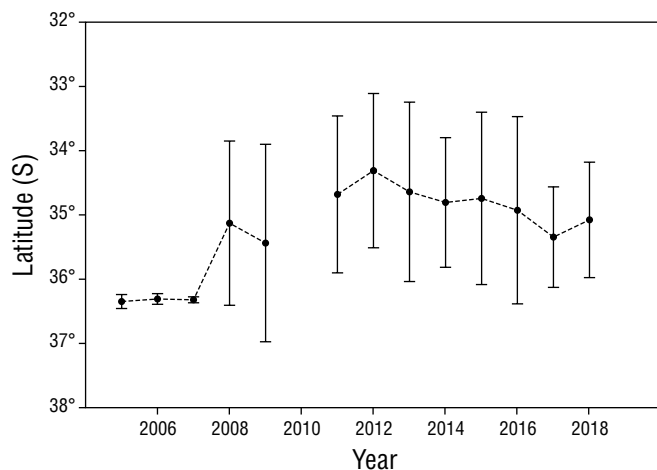


Figure 6. Center of gravity (CG) and inertia (I) of the density of the reproductive potential of *Pleuroncodes monodon* (millions of potential eggs per square kilometer, $mpe \cdot km^{-2}$) for the central-southern zone of Chile between 2005 and 2018. Dashed lines represent CG and bars represent I .

Figura 6. Centro de gravedad (CG) e inercia (I) de la densidad del potencial reproductivo de *Pleuroncodes monodon* (millones de huevos potenciales por kilómetro cuadrado, $mpe \cdot km^{-2}$) para la zona centro-sur de Chile entre los años de 2005 a 2018. Línea discontinua representan CG y las barras la I .

central-southern zone of Chile, the estimated biomasses from the surveys do not exceed 90,000 t (Ibarra and Yáñez 2021), nor the landings, the 8,000 t.

In addition, observations indicate that, after a prolonged closed season of *P. monodon*, an expansion and recovery of the resource occurs as a result of the important income of the recruited year class (Roa et al. 1997, Cavieres et al. 2018), as it occurred after the closed seasons from 1989 to 1991 (Roa and Bahamonde 1993) and from 2001 to 2005 (Acuña et al. 2005). In both cases, good recruitment and an increase in total biomass and exploitable biomass were reported (Acuña et al. 2012, Cavieres et al. 2018).

In our geostatistical analysis for the years 2005–2007, male specimens predominated in the study area, and the proportion of females reached its lowest value in the entire series (~20% in 2006), which was reflected in the absence of the reproductive potential of *P. monodon* in the distribution map for that period. These results are consistent with the reports of Acuña et al. (2010) for the period from 2005 to 2007, who observed the entry of abundant recruitments that allowed a significant recovery of the biomass from 2006 to 2009, which was favored by the closed season implemented for the extraction of the resource between 2001 and 2005 (Acuña et al. 2005, Cavieres et al. 2018). This is how the cruise biomass went from 10,000 t in 2005 to 70,000 t in 2007. However, the catches showed an increase in the proportion of males and the predominance of females carrying eggs in the initial state of development (Acuña et al. 2010). Acuña et al. (2009) also reported male predominance in the captures for the year 2007.

partir de hembras ovígeras de *P. monodon* de 22.0 a 43.9 mm LC. En el presente estudio se hizo el ejercicio con nuevas estimaciones de áreas anuales utilizando solo las hembras ovígeras para cada año, y se estimaron densidades de entre 8.5 y 159.0 $mhp \cdot km^{-2}$. Estas estimaciones están por debajo de los 9,000 millones de huevos por kilómetro cuadrado reportados por Tapia (1999) para la misma zona (34.0° S–37.0° S) y con la misma metodología. Su estudio estuvo basado en una campaña de evaluación realizada en fondos “no arrasables” en noviembre de 1996 y centrada en áreas cercanas a los fondos duros de la plataforma. Según Cadriñ (2020), puede darse una expansión secuencial de recursos a nuevas áreas, pero una especificación errada de la estructura espacial de un recurso puede jugar un papel importante en el declive de las pesquerías, ya que produce una sobreestimación de la productividad en la evaluación del stock. En este sentido, es posible que en el estudio de Tapia (1999) hubiese una sobreestimación del potencial reproductivo de *P. monodon*. Además, en 1996 la biomasa de *P. monodon* fue estimada en 122,000 y 132,000 t con métodos directos e indirectos, respectivamente (Roa et al. 1997); casi una década después, estas cifras fueron analizadas por Acuña et al. (2005), quienes encontraron que la biomasa de *P. monodon* para ese año no sobrepasó las 98,000 t. Si bien, después de las vedas, hay incremento en la biomasa total y la biomasa explotable, principalmente en la zona centro sur de Chile, las biomásas estimadas a partir de las campañas no sobrepasan las 90,000 t (Ibarra y Yáñez 2021), ni los desembarques, las 8,000 t.

También, se ha observado que, después de una veda prolongada de *P. monodon*, ocurre una expansión y recuperación del recurso, producto del ingreso importante de la clase anual recluta (Roa et al. 1997, Cavieres et al. 2018), tal como ocurrió después de las vedas de 1989 a 1991 (Roa and Bahamonde 1993) y de 2001 a 2005 (Acuña et al. 2005). En ambos casos se reportó un buen reclutamiento y el incremento en la biomasa total y la biomasa explotable (Acuña et al. 2012, Cavieres et al. 2018).

En nuestro análisis geoestadístico para los años entre 2005 y 2007 se observó el predominio de ejemplares machos en el área de estudio, y la proporción de hembras alcanzó su menor valor en toda la serie (~20% en 2006), lo cual se reflejó en la ausencia del potencial reproductivo de *P. monodon* en el mapa de distribución para ese periodo. Estos resultados son concordantes con lo señalado por Acuña et al. (2010) para el periodo de 2005 a 2007, quienes observaron el ingreso de reclutamientos abundantes que permitieron una recuperación importante de la biomasa desde 2006 hasta 2009, lo cual fue favorecido por la veda extractiva aplicada al recurso entre 2001 y 2005 (Acuña et al. 2005, Cavieres et al. 2018). Es así como la biomasa de crucero pasó de 10,000 t en 2005 a 70,000 t en 2007. Sin embargo, en las capturas se registró un incremento en la proporción de machos y el predominio de hembras portadoras de huevos en estado de desarrollo inicial (Acuña et al. 2010). El predominio de los machos en las capturas también fue reportado para el año 2007 por

Although the observed changes in the sex ratio of *P. monodon* were not clear, Acuña et al. (2009) indicated that the predominance of males could have been associated with the dates on which the study was done, as it corresponded to the end of the reproductive period of this species.

In the present work, no seasonal analysis was done because the information came from research surveys done to estimate the standing stock of *P. monodon* and 2 other species of crustaceans that applied the swept area method, which uses the quantitative records of catches for each fishing haul. The Chilean Fund for Fisheries Research (www.fip.cl/proyectos) finances this type of project quasi-annually through public tenders, which are carried out exclusively for a few weeks in the winter months. However, the existence of seasonal variations in some population indicators is recognized, such as the extensive reproductive period (February to December) and the fraction of ovigerous females and their eggs, as reported by Bascur et al. (2017) for *P. monodon* in the central zone of Chile.

The comparison of the reproductive potential series of *P. monodon* females with the recruitment estimated by Cavieres et al. (2018) seems to indicate that the trend of good recruitment, like the one that occurred in 2004, is reflected in the trend of reproductive potential 6 years later (Fig. 8). However, it is a short period and, due to differences in methodological criteria, it was not possible to include information from the 1990s.

Regarding the expansion of the resource, this study revealed an interesting finding, with the latitudinal displacement of the distribution of reproductive potential from 36°20'52.5"S to 34°18'39.1"S between 2005 and 2012, with an expansion of 226.4 km, which explains the existence of the northern sector of high reproductive potential mentioned above (Fig. 7). For *P. monodon*, Roa and Bahamonde (1993) recorded 60 km as their largest expansion interval between 1989 and 1991.

The center of gravity of the reproductive potential remained close to 36°19'S between 2005 and 2007, with an average dispersal interval of 3 km·yr⁻¹ ($I = 0.08^\circ\text{S}$). However, starting in 2008, the interval increased to 13 km·yr⁻¹ ($I = 1.28^\circ\text{S}$) until reaching 34°18'S in 2012 (see Fig. 5). These results are consistent with what was reported by Acuña et al. (2009), who indicated a concentration of red squat lobster population density near 36°19'S, between 1999 and 2006, with little latitudinal dispersion ($I < 0.17^\circ\text{S}$). It is possible that, after intense fishing pressure, this resource retreats from north to south, as fishing leads to sharp declines in egg production from the stock as older age classes are removed. After closed seasons, it slowly recovers and expands from the foci of the reproductive potential stock of ovigerous females found between 35°00' and 36°50'S. These foci with densities of reproductive potential close to 100 mpe·km⁻² are the ones that expand to the north and south of the Chilean coast, which reinforces the hypothesis that the population of *P. monodon* comes from a single breeding area located between 35.5° and 36.5° S (Roa and Bahamonde 1993).

Acuña et al. (2009). Aunque no fueron claros los cambios observados en la proporción sexual de *P. monodon*, Acuña et al. (2009) indicaron que el predominio de machos pudo haber estado relacionado con las fechas en las que se realizó el estudio, correspondiente al final del periodo reproductivo de esta especie.

En el presente trabajo no se realizó ningún análisis estacional debido a que el origen de la información provino de campañas de investigación para la estimación de la biomasa presente (*standing stock*) de *P. monodon* y otras 2 especies de crustáceos aplicando el método del área barrida, lo que necesita registros cuantitativos de capturas por cada lance de pesca. El Fondo de Investigación Pesquera de Chile (www.fip.cl/proyectos) financia cuasianualmente ese tipo de proyectos a través de concursos públicos, los cuales se realizan durante unas pocas semanas en meses de invierno, exclusivamente. Sin embargo, se reconoce la existencia de variaciones estacionales en algunos indicadores poblacionales, como el extenso periodo reproductivo (de febrero a diciembre) y la fracción de hembras ovígeras y sus huevos, tal como lo reportaron Bascur et al. (2017) para *P. monodon* en la zona central de Chile.

La comparación de la serie del potencial reproductivo de hembras de *P. monodon* con la del reclutamiento estimado por Cavieres et al. (2018) parece indicar que la tendencia de un buen reclutamiento, como el ocurrido en 2004, se refleja en la tendencia del potencial reproductivo 6 años después (Fig. 8). Sin embargo, es un periodo corto y, por diferencias en los criterios metodológicos, no se pudo incluir información desde la década de 1990.

En cuanto a la expansión del recurso, en este estudio se encontró un hallazgo interesante, y fue el desplazamiento latitudinal de la distribución del potencial reproductivo desde 36°20'52.5"S hasta 34°18'39.1"S entre 2005 y 2012, con una expansión de 226.4 km, que explica la existencia del sector norte de alto potencial reproductivo mencionado anteriormente (Fig. 7). Para *P. monodon*, Roa y Bahamonde (1993) registraron 60 km como su mayor intervalo de expansión entre 1989 y 1991.

El centro de gravedad del potencial reproductivo se mantuvo cercano a los 36°19' S entre los años 2005 y 2007, con un intervalo de dispersión promedio de 3 km·año⁻¹ ($I = 0.08^\circ\text{S}$). Sin embargo, a partir de 2008, el intervalo se incrementó a 13 km·año⁻¹ ($I = 1.28^\circ\text{S}$) hasta alcanzar los 34°18'S en 2012 (ver Fig. 5). Estos resultados son coherentes con lo reportado por Acuña et al. (2009), quienes indicaron concentración de la densidad poblacional de langostino colorado cerca a los 36°19'S, entre 1999 y 2006, con poca dispersión latitudinal ($I < 0.17^\circ\text{S}$). Es posible que, después de una intensa presión pesquera, este recurso se contrae de norte a sur, debido a que la pesca conduce a fuertes disminuciones en la producción de huevos del *stock* a medida que se eliminan las clases de mayor edad. Después de las vedas, se recupera lentamente y se va expandiendo a partir de los focos del *stock* del potencial reproductivo de hembras ovígeras encontrados

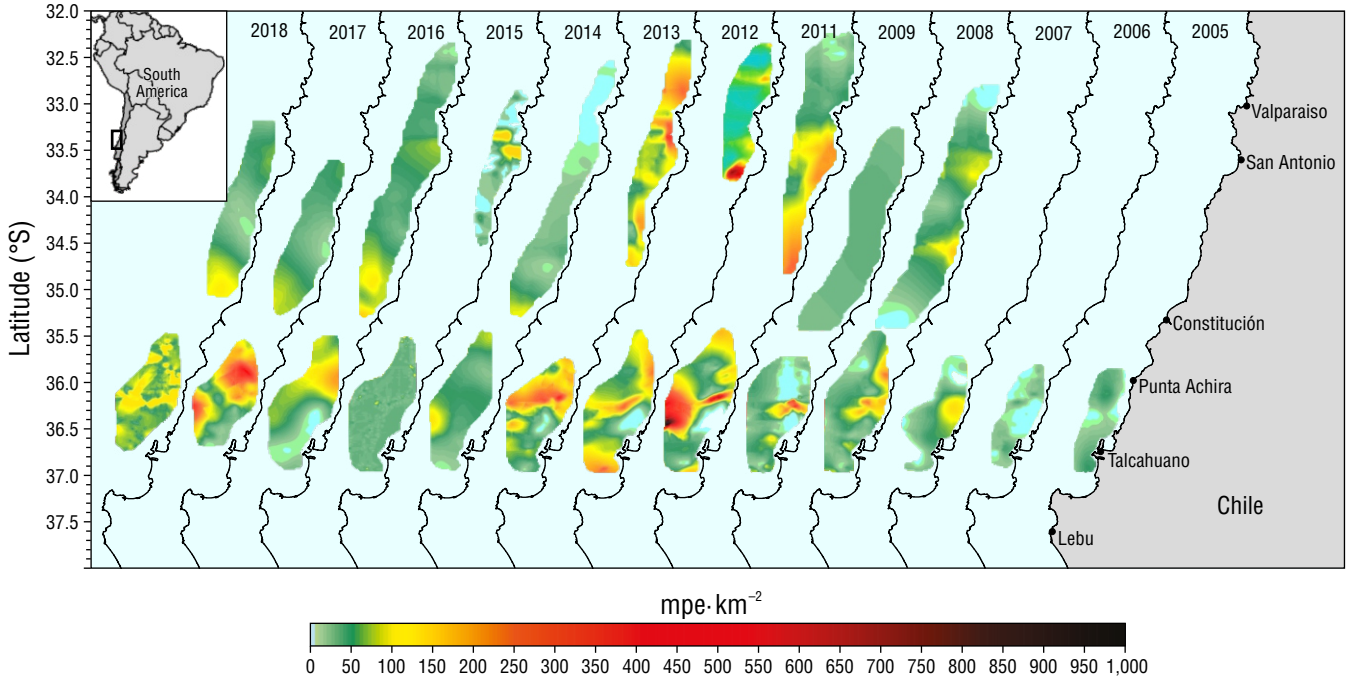


Figure 7. Distribution of the reproductive potential of the stock of *Pleuroncodes monodon* females in the central-southern zone of Chile between the years 2005 and 2018. Units: millions of potential eggs per square kilometer ($\text{mpe} \cdot \text{km}^{-2}$).

Figura 7. Distribución del potencial reproductivo del stock de hembras de *Pleuroncodes monodon* en la zona centro-sur de Chile entre los años de 2005 a 2018. Unidades: millones de huevos potenciales por kilómetro cuadrado ($\text{mpe} \cdot \text{km}^{-2}$).

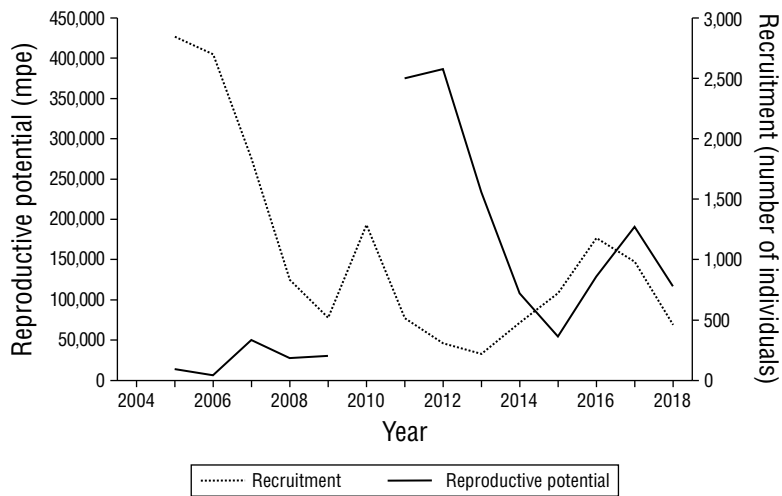


Figure 8. Recruitment (thousands of individuals) vs. reproductive potential (millions of potential eggs, mpe) for *Pleuroncodes monodon* from 2005 to 2018 in the central-southern zone of Chile.

Figura 8. Reclutamiento (miles de individuos) vs. potencial reproductivo (millones de huevos potenciales, mpe) para *Pleuroncodes monodon* de 2005 a 2018 en la zona centro-sur de Chile.

The use of the reproductive potential in the stock assessment of fishing resources has been controversial due to how it is estimated. However, it is important to include it because it allows building key spatiotemporal models to address conservation problems in the aggregation or breeding areas of this species. Through this approach, it was possible to identify and delimit the essential habitats for ovigerous females and breeding, which made it possible to design and prioritize marine protected areas with the aim of achieving responsible fishing capable of maintaining the renewal of not only *P. monodon*, but also of the species associated with its ecosystem.

Finally, geostatistics has been widely applied since the 1960s both in the estimation of mineral reserves and the characterization of oil deposits, and in the analysis of environmental problems of hydrology, ecology, climatology, and oceanography (McKinley and Atkinson 2020). Recently, in the study and management of fisheries, it is used to map essential habitats for fishes to monitor the conservation of ecosystems, specifically, to assess the variability of their distribution over time (Le Pape et al. 2014; Petitgas et al. 2018, 2020). In Chile, this methodology has been used since 1992 to assess crustacean populations, but little has been published on it. The growth and population expansion of *P. monodon* was analyzed after a 3-year closed season (Roa and Bahamonde 1993), and spatial differences in growth and maturity were observed (Roa and Tapia 2000). These studies supported the use of geostatistics and methodological standardization in the evaluation of crustaceans in Chile (Acuña et al. 2004, 2005; Queirolo et al. 2018). However, this is the first time that it was used to estimate the reproductive potential of *P. monodon* and observe its distribution over time.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the Dirección de Postgrado of the Universidad de Concepción and the Agencia Nacional de Investigación y Desarrollo de Chile for their financial support through the national doctoral scholarship F21160713. We also thank the Fondo de Investigación Pesquera y Acuicultura (www.subpesca.cl) and the Ministerio de Economía through the Instituto de Fomento Pesquero (www.ifop.cl), who financed the evaluation campaigns for demersal crustaceans from 1993 to 2013 and from 2014 to 2018, respectively, and provided the information. The authors of this work declare that there is no conflict of interest.

English translation by Claudia Mitchel-Villalobos.

REFERENCES

Acuña E, Alarcón R, Arancibia H, Cid L, Cortes A, Cubillos L. 2010. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII Regiones, año 2009. Informes Técnicos FIP. FIP/IT N° 2009-15. Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Pesca y Acuicultura. 366 p.

entre los 35°00' y 36°50' S. Estos focos con densidades del potencial reproductivo cercanas a 100 mhp·km⁻² son los que se expanden hacia el norte y sur de la costa chilena, lo que refuerza la hipótesis de que la población de *P. monodon* proviene desde una sola área de cría ubicada entre los 35.5° y 36.5° S (Roa y Bahamonde 1993).

El uso del potencial reproductivo en la evaluación de *stock* de los recursos pesqueros ha sido polémico por su forma de estimación. Sin embargo, es importante incluirlo porque permite construir modelos espaciotemporales clave para abordar problemas de conservación en zonas de agregación o cría de esta especie. A través de este enfoque, se pudieron identificar y delimitar los hábitats esenciales tanto de hembras ovígeras como de cría, lo que permitió diseñar y priorizar áreas marinas protegidas con el objetivo de alcanzar una pesca responsable capaz de mantener la renovación no solo de *P. monodon*, sino también de las especies asociadas a su ecosistema.

Por último, la geoestadística ha sido aplicada ampliamente desde 1960 tanto en la estimación de reservas minerales y la caracterización de yacimientos petroleros como en el análisis de problemas ambientales de hidrología, ecología, climatología y oceanografía (McKinley y Atkinson 2020). Recientemente, en el estudio y la gestión de pesquerías, es usada para mapear hábitats esenciales de peces con la finalidad de vigilar la conservación de los ecosistemas, específicamente, para evaluar la variabilidad de su distribución a lo largo del tiempo (Le Pape et al. 2014; Petitgas et al. 2018, 2020). En Chile, se usa esta metodología desde 1992 para evaluar las poblaciones de crustáceos, pero se ha publicado poco al respecto. Se analizó el crecimiento y la expansión poblacional de *P. monodon*, después de una veda de 3 años (Roa y Bahamonde 1993), y se observaron las diferencias espaciales en el crecimiento y la madurez (Roa y Tapia 2000). Estos estudios fueron soporte para el uso de la geoestadística y la estandarización metodológica en la evaluación de los crustáceos en Chile (Acuña et al. 2004, 2005; Queirolo et al. 2018). Sin embargo, es la primera vez que es utilizada para estimar el potencial reproductivo de *P. monodon* y observar su distribución en el tiempo.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Dirección de Postgrado de la Universidad de Concepción y a la Agencia Nacional de Investigación y Desarrollo de Chile su apoyo financiero a través de la beca de doctorado nacional F21160713. También, agradecemos al Fondo de Investigación Pesquera y Acuicultura (www.subpesca.cl) y al Ministerio de Economía a través del Instituto de Fomento Pesquero (www.ifop.cl), quienes financiaron las campañas de evaluación de los crustáceos demersales de 1993 a 2013 y de 2014 a 2018, respectivamente, y proporcionaron la información. Los autores del presente trabajo declaran que no existe ningún conflicto de interés.

- Acuña E, Alarcón R, Arancibia H, Cid L, Cortés A, Cubillos L, Haye P, León R, Martínez G, Neira S. 2004. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII regiones, año 2004. Informe Final. Proyecto FIP N°. 2004-11. Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Pesca y Acuicultura. 405 p.
- Acuña E, Alarcón R, Arancibia H, Cid L, Cortés A, Cubillos L, León R. 2006. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII Regiones, año 2006. Informe Final Proyecto FIP N° 2006-04. Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Pesca y Acuicultura. 424 p.
- Acuña E, Alarcón R, Arancibia H, Cid L, Cortés A, Cubillos L, León R. 2009. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII Regiones, año 2007. Informe Final. Proyecto FIP N° 2007-19. Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Pesca y Acuicultura. 418 p.
- Acuña E, Alarcón R, Arancibia H, Cortés A, Cubillos L, Cid L. 2014. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII Regiones, año 2013. Informe Final Proyecto FIP 2013-02. Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Pesca y Acuicultura. 384 p.
- Acuña E, Alarcón R, Cid L, Arancibia H, Cubillos L, Cortés A. 2005. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII Regiones, año 2005. Informe Final Proyecto FIP N° 2005-09. Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Pesca y Acuicultura. 349 p.
- Acuña E, Alarcón R, Cid L, Cortés A, Cubillos L, Godó O, León R, López V, Pérez E, Rodríguez P. 2008. Estandarización de procedimientos metodológicos para la evaluación de crustáceos demersales a través del método de área barrida. Informes Técnicos FIP/IT N° 2006-19. Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Pesca y Acuicultura. 326 p.
- Acuña E, Alarcón R, Cortés A, Cid L, Arancibia H, Cubillos L. 2012. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII Regiones, año 2011. Informe Final Proyecto FIP I/T N° 2011-01. Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Pesca y Acuicultura. 457 p.
- Ahumada M, Queirolo D, Acuña E, Gaete E. 2013. Caracterización de agregaciones de langostino colorado (*Pleuroncodes monodon*) y langostino amarillo (*Cervimunida johni*) mediante un sistema de filmación remolcado = Characterization of red squat lobster (*Pleuroncodes monodon*) and yellow squat lobster (*Cervimunida johni*) aggregations using a towed video system. *Lat Am J Aquat Res.* 41(1):199-208. <https://doi.org/103856/vol41-issuel-fulltext-20>
- Bahamonde R, Canales C, Barbieri MA, Leiva B, Arana P, Palma S, Melo T. 2002. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII Regiones, año 2001. Informe Final Proyecto FIP 2001-06. Valparaíso (Chile): Instituto de Fomento Pesquero. 202 p.
- Bascur M, Guzmán F, Mora S, Urzúa A. 2017. Seasonal changes in the biochemical composition of females and offspring of red squat lobster, *Pleuroncodes monodon* (Decapoda, Munididae), from the Southeastern Pacific. *Mar Ecol.* 38(2):e12419. <https://doi.org/10.1111/maec.12419>
- Cadrin SX. 2020. Defining spatial structure for fishery stock assessment. *Fish Res.* 221:105397. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2019.105397>
- Canales C, Montenegro C, Pool H, Peñailillo T, Díaz C. 1997. Análisis y evaluación directa de la pesquería de langostino colorado en la zona centro-sur. Informe Final Proyecto FIP 96-20. Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Pesca y Acuicultura. 49 p.
- Cavieres J. 2017. Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales año 2018: Langostino colorado, 2018. Informe 2. Convenio Desempeño 2017. Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Economía and EMT/IFOP. 132 p.
- Cavieres G, Yáñez A, Zilleruelo M, Bravo C. 2018. Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales, año 2018: Langostino colorado, 2018. Informe 3 consolidado. Valparaíso (Chile): IFOP. 87 p.
- Cerviño S, Domínguez-Petit R, Jardim E, Mehault S, Piñeiro C, Saborido-Rey, F. 2013. Impact of egg production and stock structure on MSY reference points and its management implications for southern hake *Merluccius merluccius*. *Fish Res.* 138:168-178. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2012.07.016>
- Cressie NAC. 1993. Statistics for spatial data. New York (NY): Wiley. 900 p.
- Dunning JB, Stewart DJ, Danielson BJ, Noon BR, Root TL, Lamberson RH, Stevens EE. 1995. Spatially explicit population model: current forms and future uses. *Ecol Appl.* 5:3-11.
- Flores A, Brown DI, Queirolo D, Ahumada M. 2020. Gonadal development of female red squat lobsters (*Pleuroncodes monodon*, H Milne Edwards, 1837). *Fish Res.* 225:105508. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105508>
- Gallardo MÁ, González-López AE, Ramos M, Mujica A, Muñoz P, Sellanes J, Yannicelli B. 2017. Reproductive patterns in demersal crustaceans from the upper boundary of the OMZ off north-central Chile. *Cont Shelf Res.* 141:26-37. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2017.04.011>
- Ibarra M, Yáñez A. 2021. Estatus y posibilidades de explotación para langostino amarillo, langostino colorado y camarón nailon. Convenio de Desempeño 2020. Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales, año 2021: Crustáceos demersales. Informe Consolidado. Valparaíso (Chile): Instituto de Fomento Pesquero (IFOP). 322 p.
- Isaaks EH, Srivastava RM. 1989. An Introduction to Applied Geostatistics. New York (NY): Oxford University Press. 561 p.
- Journel AG, Huijbregts CJ. 1978. Mining geostatistics. London (United Kingdom): Academic Press. 600 p.
- Kell LT, Nash RDM, Dickey-Collas M, Mosqueira I, Szuwalski C. 2016. Is spawning stock biomass a robust proxy for reproductive potential? *Fish Fish.* 17(3):596-616. <https://doi.org/10.1111/faf.12131>
- Le Pape O, Delavenne J, Vaz S. 2014. Quantitative mapping of fish habitat: A useful tool to design spatialised management measures and marine protected area with fishery objectives. *Ocean Coastal Manage.* 87:8-19. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2013.10.018>
- Marshall CT, Needle CL, Thorsen A, Kjesbu OS, Yaragina NA. 2006. Systematic bias in estimates of reproductive potential of an atlantic cod (*Gadus morhua*) stock: implications for stock recruit theory and management. *Can J Fish Aquat Sci.* 63(5):980-994.
- Matérn B. 1987. Spatial Variation. 2nd ed. Lecture Notes in Statistics. Berlin (Germany): Springer. 151 p.
- McKinley JM, Atkinson PM. 2020. A special issue on the importance of geostatistics in the era of data science. *Math Geosci.* 52:311-315. <https://doi.org/10.1007/s11004-020-09858-1>
- Ossa L, Henríquez S, Vega R. 2019. Programa de investigación del descarte y captura de pesca incidental en pesquerías pelágicas - programa de monitoreo y evaluación de los planes de reducción del descarte y de la pesca incidental 2018-2019 Regiones. Informe Final. Instituto de Fomento Pesquero Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Economía and EMT. 20 p.
- Palma SG, Arana PE. 1997. Aspectos reproductivos del langostino colorado (*Pleuroncodes monodon* H. Milne Edwards, 1837), frente a la costa de Concepción, Chile = Reproductive aspects of the squat lobster (*Pleuroncodes monodon* H. Milne Edward, 1837), off Concepción, Chile.

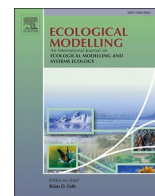
- Investig Mar [online]. 25:203-221.
<https://dx.doi.org/10.4067/S0717-71781997002500015>
- Párraga D, Wiff R, Quiroz JC, Zilleruelo M, Bernal C, Azócar J. 2012. Caracterización de las tácticas de pesca en la pesquería multiespecífica de crustáceos demersales en Chile = Caracterización de las tácticas de pesca en la pesquería multiespecífica de crustáceos demersales en Chile. *Lat Am J Aquat Res.* 40(1):30-41; accessed 14 April 2020. https://scielo.conicyt.cl/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S071860X2012000100004&lng=es&tlng=es.
- Petitgas P. 1993. Geostatistics for fish stock assessments: a review and an acoustic application. *ICES J Mar Sci.* 50(3):285-298. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1993.1031>
- Petitgas P, Huret M, Dupuy C, Spitz J, Authier M, Romagnan JB, Doray M. 2018. Ecosystem spatial structure revealed by integrated survey data. *Prog Oceanogr.* 166:189-198. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2017.09.012>
- Petitgas P, Renard D, Desassis N, Huret M, Romagnan J-P, Doray M, Woillez M, Rivoirard J. 2020. Analysing temporal variability in spatial distributions using min-max autocorrelation factors: Sardine eggs in the Bay of Biscay. *Math Geosci Special Issue.* 52:337-354. <https://doi.org/10.1007/s11004-019-09845-1>
- Poore GCB, Ah Yong ST, Taylor J (eds). 2011. *The biology of squat lobsters.* Australia: CSIRO Publishing. 363 p. <https://doi.org/10.1017/9780643104341>
- Queirolo D, Ahumada M, Apablaza P, Wiff R, Páramo J, Lima M, Montero J, Canales M, Flores A, López F. 2017. Evaluación directa de langostino amarillo y langostino colorado entre la II y VIII Regiones, año 2016. Informe Final. Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Economía and EMT. 70 p.
- Queirolo D, Ahumada M, Wiff R, Apablaza P, Lima M, Flores A. 2018. Evaluación directa de langostino amarillo y langostino colorado entre la II y VIII Regiones, año 2017. Informe Final. Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Economía and EMT. 70 p.
- Queirolo D, Ahumada M, Wiff R, Páramo J, Apablaza P, Lima M, Montero J, Flores A, Canales M. 2016. Evaluación directa de langostino amarillo y langostino colorado entre la II y VIII Regiones, año 2015. Informe Final: Subsecretaría de Economía and EMT. 259 p.
- Queirolo D, Ahumada M, Wiff R, Páramo J, Arana P, Sergio P, Lima M, Flores A. 2015. Evaluación directa de langostino amarillo y langostino colorado entre la II y VIII Regiones, año 2014. Informe Final. Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Economía and EMT. 259 p.
- Rivoirard J, Simmonds J, Foote KG, Fernandes P, Bez N. 2000. *Geostatistics for estimating fish abundance.* Oxford (United Kingdom): Blackwell Sciences. 216 p. <https://doi.org/10.1002/9780470757123>
- Roa R, Bahamonde R. 1993. Growth and expansion of an exploited population of the squat lobster (*Pleuroncodes monodon*) after 3 years without harvesting. *Fish Res.* 18(3-4):305-319. [https://doi.org/10.1016/0165-7836\(93\)90159-5](https://doi.org/10.1016/0165-7836(93)90159-5)
- Roa R, Gallardo VA, Ernst B, Baltazar M, Cañete JJ, Enríquez-Briones S. 1995. Nursery ground, age structure and abundance of juvenile squat lobster *Pleuroncodes monodon* on the continental shelf off central Chile. *Mar Ecol Prog Ser.* 116:47-54. <https://doi.org/10.3354/meps116047>
- Roa R, Tapia F. 1998. Spatial differences in growth and sexual maturity between branches of a large population of the squat lobster *Pleuroncodes monodon*. *Mar Ecol Prog Ser.* 167:185-196. <https://doi.org/10.3354/meps167185>
- Roa R, Tapia F. 2000. Cohorts in space: geostatistical mapping of the age structure of the squat lobster *Pleuroncodes monodon* population off central Chile. *Mar Ecol Prog Ser.* 196:239-251. <https://doi.org/10.3354/meps196239>
- Roa R, Tapia F, Cid L, Quiñones R, Ernst B, Figueroa D, Arancibia H, Galleguillo R, Retamal M. 1997. Evaluación directa del stock de langostino colorado en la zona centro-sur. Informe Final Proyecto Fondo de Investigación Pesquera (FIP), 96-23. Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Pesca y Acuicultura. 131 p.
- Schnute JT, Boers N, Haigh R, Couture-Beil A. 2010. *PBSmapping: Mapping Fisheries Data and Spatial Analysis Tools.* British Columbia (Canada): R project; accessed 19 November 2020. <http://cran.r-project.org/package=PBSmapping>.
- Sokal R, Rohlf FJ. 2012. *Biometry.* 4th ed. New York (NY): W. H. Freeman. 960 p.
- Tapia F. 1999. Distribución espacial del potencial reproductivo de la población de langostino colorado (*Pleuroncodes monodon*) de Chile centro-sur [MSc thesis]. Concepción (Chile): Universidad de Concepción. 58 p.
- Trippel EA. 1999. Estimation of stock reproductive potential: history and challenges for Canadian Atlantic gadoid stock assessments. *J Northw Atl Fish Sci.* 25:61-81. <https://doi.org/10.2960/j.v25.a6>
- Wright PJ. 2013. Methodological challenges to examining the causes of variation in stock reproductive potential. *Fish Res.* 138:14-22 p. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2012.06.002>
- Zilleruelo M, Bravo C, Párraga D. 2020. Programa de Seguimiento de las Pesquerías de Crustáceos Demersales 2019: Crustáceos Demersales. Informe Técnico IFOP-Convenio de Desempeño 2019. Valparaíso (Chile): Instituto de Fomento Pesquero. 147 p.

5.2. Capítulo 2: Modelar cambios espacio-temporales en el potencial reproductivo del stock de *G. monodon* en respuesta a la mortalidad por pesca.

Capítulo publicado en

Mónica E. Barros, Ana Arriagada, Hugo Arancibia, Sergio Neira. 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>



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

Mónica E. Barros^a, Ana Arriagada^{a,b}, Hugo Arancibia^c, Sergio Neira^{a,d,e,*}

^a Programa de Doctorado en Ciencias con mención en Manejo de Recursos Acuáticos Renovables (MaReA), Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile

^b Universidad Andrés Bello. Departamento Ecología y Biodiversidad, Facultad de Ciencias de la Vida, Dirección postal Autopista 7100, Concepción, Chile

^c Centro de Investigación Aplicada del Mar (CIAM Chile), Iquique, Chile

^d Departamento de Oceanografía, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile

^e Center COPAS Coastal ANID FB 210021, Universidad de Concepción, Chile

ARTICLE INFO

Keywords:

Predation mortality
Carrot prawn (*Pleuroncodes monodon*)
Benthic and demersal stocks
Trophic web
EwE
South-central Chile

ABSTRACT

The stock biomass of the carrot prawn (*Pleuroncodes monodon*) in the south-central area of Chile (33°–39°S) has decreased progressively in the last 12 years. The depletion and lack of recovery of carrot prawn and other fish and crustacean stocks has been attributed mostly to fishing mortality (F). Predation can be also an important factor for the dynamics of marine species, especially those that are important prey in the ecosystem, like the carrot prawn and other demersal crustaceans. However, predation mortality ($M2$) has been less studied and quantified in Chile and elsewhere. Therefore, it is important to estimate and compare predation ($M2$) and fishing (F) mortality to understand their individual and combined effects on the dynamics of fishing stocks. In this study, we analyzed the biomass changes of carrot prawn and other components of the marine food web in south-central Chile from 1992 to 2018. For this, we built a food web model that was later fit to time series of observed biomass and catch data, using observed fishing mortality as forcing factor. We used the Ecopath with Ecosim software as modeling platform. This model provided $M2$ and F series for carrot prawn and other demersal crustaceans, which were compared to evaluate their relative contribution to total mortality (Z) from 1992 to 2018. The quantitative model considered 29 functional groups, from primary producers to top predators, and the following fishing fleets operating in the study area: artisanal and industrial purse seine fleets, artisanal and industrial hake trawling fleet and demersal prawn trawling fleet. The results indicated that $M2$ was the main component of Z in adults and juveniles carrot prawns, with Chilean hake as the main predator in both cases. $M2$ was responsible for 84 % and 86 % of Z of adults and juveniles of carrot prawns, respectively. $M2$ was also greater than F in yellow prawns (*Cervimunida johni*), whose main predator was big eye flounder (*Hippoglossina macrops*). In contrast, F was greater than $M2$ for the nylon shrimp (*Heterocarpus reedi*). We conclude that the stock dynamics of the carrot and yellow prawns has been strongly influenced in recent decades by the predation by Chilean hake on pre-recruits of carrot prawn as prey and bigeye flounder on yellow prawn as prey. We recommend that $M2$ should be considered both in evaluating the past dynamics of these stocks used to establish their status and in future projections used to establish biologically acceptable catch.

1. Introduction

Marine systems have been altered due to the accumulated impact of anthropogenic activities such as overexploitation, loss of habitat and native species, contamination and species introduction, among others (Halpern et al., 2015; Narvarte et al., 2021). Overexploitation affects

biodiversity and degrades habitats, depleting ecosystem services (Pauly et al., 1998; Worm et al., 2006). Fishing has direct and indirect effects on marine ecosystems (Crowder et al., 2008), reducing the abundance of commercial and bycatch species (Pauly et al., 2002; Worm et al., 2009), as well as causing loss of genetic diversity (Allendorf et al., 2008; Pinsky and Palumbi, 2014), which produces changes in the structure and

* Corresponding author.

E-mail address: seneira@udec.cl (S. Neira).

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

Received 14 June 2023; Received in revised form 20 October 2023; Accepted 23 October 2023

0304-3800/© 2023 Published by Elsevier B.V.

distribution of the exploited populations (Robinson et al., 2017; Barros et al., 2023) and changes in the functioning of marine ecosystems (Dias et al., 2021).

In Chile, 28 fisheries are managed by fishing quotas using single-species stock assessment models. Three fisheries have been declared under-exploited, while ten are overexploited, six depleted or collapsed, and nine fully exploited (Subsecretaría de Pesca y Acuicultura, 2023). The causes of the collapse and slow recovery of these stocks are unclear and has mostly been attributed to fishing pressure (Urrutia et al., 2015). However, predation cannot be discounted. For example, predation exerted by Chilean hake (*Merluccius gayi*) and bigeye flounder (*Hippoglossina macrops*) on juveniles of carrot prawn and yellow prawn (*Cervimunida johni*) has been shown important (Arancibia, 1991; Arancibia et al., 2006). Another example of possible impacts of predators on prey which are themselves fishing resources is the predation by Jumbo squid (*Dosicidus gigas*) on juveniles of *M. gayi*, which would have been similar to the removal by both fishing industrial trawling fleet and artisanal longlines in the year 2000 (Arancibia et al., 2016). An emergent pattern is that predation mortality (M_2 , which is part of the natural mortality M) is more important in juvenile stages, while fishing mortality (F) is more important in adults stages (Neira et al., 2004). The Neira et al. (2004) model, e.g., was subsequently used to evaluate the effect of jumbo squid predation on Chilean hake biomass dynamics (Arancibia & Neira, 2008) and currently the Chilean hake stock assessment model considers the relative abundance of jumbo squid to condition the natural mortality of Chilean hake to account for a possible trophic interaction between jumbo squid and Chilean hake populations.

The carrot prawn, also called red squat lobster, belongs to the Munididae Family and is distributed from southern Mexico to southern Peru and central Chile. In Chile, carrot prawn inhabits muddy and hard bottoms on the continental shelf, from the upper edge of the slope to 450 m depth. This species has been recorded in both shallow waters and abyssal zones associated with anoxic bottoms (Barros et al., 2023).

Carrot prawn is a commercially important species targeted by the demersal crustacean fishery of central Chile. This fishery is managed considering two fishery units: The Northern Fishery Unit (NFU) extending from 23°21'00" S to 32°10'23" S, and the Southern Fishery Unit (SFU) extending from 32°10'23" S to 38°28'35" S (Cavieres et al., 2018).

Even though the biomass of carrot prawn is reduced (Queirolo et al., 2015, 2016; Ossa et al., 2019), this fishery is economically and socially important in south-central Chile. It generates over 2000 direct jobs and provides profits of nearly 20 million dollars annually through exports of frozen products (Zilleruelo et al., 2022; Camanchaca, 2022; Servicio Nacional de Pesca y Acuicultura, 2022). Since the early 1970s to date, this fishery has had four extractive periods and three prolonged ban periods; in particular, those in the years from 1980 to 1982, 1989 to 1991, and 2001 to 2005 (Barros et al., 2023). The status of carrot prawn is fully exploited, although currently in a recovery regime since 2017 (Subsecretaría de Pesca y Acuicultura, 2023). Carrot prawn plays an important role in the demersal benthic environment in Chile, since it is the main prey of other fishing resources such as Chilean hake and big eye flounder, among others. The impacts of carrot prawn as predator are likely low in the ecosystem, since this is mainly a detritivorous species (Ahumada et al., 2021; Lovrich and Thiel, 2011).

The goal of the General Fishing and Aquaculture Law of Chile (N° 18.892 of 1991) and its over two decades later modification (Article 1B of Law N° 20.657 of 2013) is “the conservation and sustainable use of the resource species through the application of both the precautionary approach and the ecosystem approach in the fishing regulation and the safeguarding of the marine ecosystems where these species exist”. However, the ecosystem approach has not yet been fully applied in the management of Chilean fisheries. Currently, single-species models continue to be the dominant tactical tool for assessing and managing marine resources in Chile. These models do not consider crucial ecosystem components such as environmental changes, predator-prey

relationships of exploited species, and operational interactions between fishing fleets, which impacts ecosystem dynamics. They also consider that natural mortality in each stock is constant between years and ages, limiting the real understanding of ecosystem dynamics (Yáñez et al., 2022).

One alternative to advance in the implementation of the ecosystem approach in Chile is to model the ecological interactions among species simultaneously, using predation mortality (M_2) and the technical interactions among fisheries using fishing mortality (F). This analysis can be conducted using the Ecopath with Ecosim (EwE) approach (Christensen and Pauly, 1992; Walters et al., 1997; Pauly et al., 2000; Walters et al., 2000), which has been applied in several marines systems, including the marine ecosystem of south-central Chile (Neira et al., 2004; Neira and Arancibia, 2008). The objective of this study is to estimate and compare predation mortality and fishing mortality of different demersal (Chilean hake) and benthic (carrot and yellow prawns, nylon shrimp) fishing resource species of south-central Chile from 1992 to 2018.

2. Methods

2.1. Study area and period

The study area extends from 33°S to 39°S on the continental shelf of south-central Chile (Fig. 1) from the coast to 60 nm west. This zone is characterized by the presence of intense upwelling events with high concentrations of chlorophyll *a* (23.53 and 39.9 mg/m³), which intensify in spring-summer and the coastal zone is influenced by sources of fresh water with salinities lower than 33.8 g/kg, which extend to more than 30 km, mainly in winter (Jorquera, 2017). This area includes the operation and fishing grounds of the main fishing fleets in south central Chile (Bahamonde et al., 2004), but also contains the breeding areas and the greatest densities of the reproductive potential of carrot prawn (Roa et al., 1995; Barros et al., 2023). For the initial period of modeling, we selected the year 1992, since an Ecopath with Ecosim model was available (Neira et al., 2004); during this period the carrot prawn was fully exploited after the first closed season in 1989 (Roa et al., 1997).

2.2. Mathematical model and functional groups

This study modified and updated the model built by Neira et al. (2004) in the following ways: i) we included orcas, dolphins, marine birds, jumbo squid (*D. gigas*), horse mackerel (*Trachurus murphyi*) and hoki (*Macruronus magellanicus*); ii) we included the age groups or “stanzas” in functional groups that directly or indirectly affect M_2 in carrot prawn, such as Chilean hake (adults and juveniles). In the Ecopath model we included from primary and intermediate producers to top predators (29 functional groups, Table 1). Functional groups are species or groups of species which have a similar function in the ecosystem. Following Heymans et al. (2016), it is assumed that the individuals of a functional group have the same rates of production, consumption and diets, and are consumed by the same predators.

The model included the following fleets that operate in south-central Chile: i) The industrial purse seine fleet that captures horse mackerel, anchovy and common sardine; ii) The industrial trawling fleet and artisanal gillnet fleet, which captures Chilean hake as target species and prawns, shrimp and black cusk-eel among others in the bycatch; iii) the shrimp-prawn trawling fleet that captures yellow prawn, carrot prawn and nylon shrimp as target species and Chilean hake, and big eye flounder mainly among others in the bycatch; and iv) the artisanal purse seine fleet targeting common sardine and anchovy. The distribution of the fishing quota for small pelagic fish (anchovy and common sardine) corresponds to 80 % of the catch for the artisanal fleet and 20 % for the industrial fleet. The opposite is true for medium pelagic species such as horse mackerel, where the industrial fleet accounts for the largest percentage (89 %). In the case of prawns, the quota is assigned 100 % to the

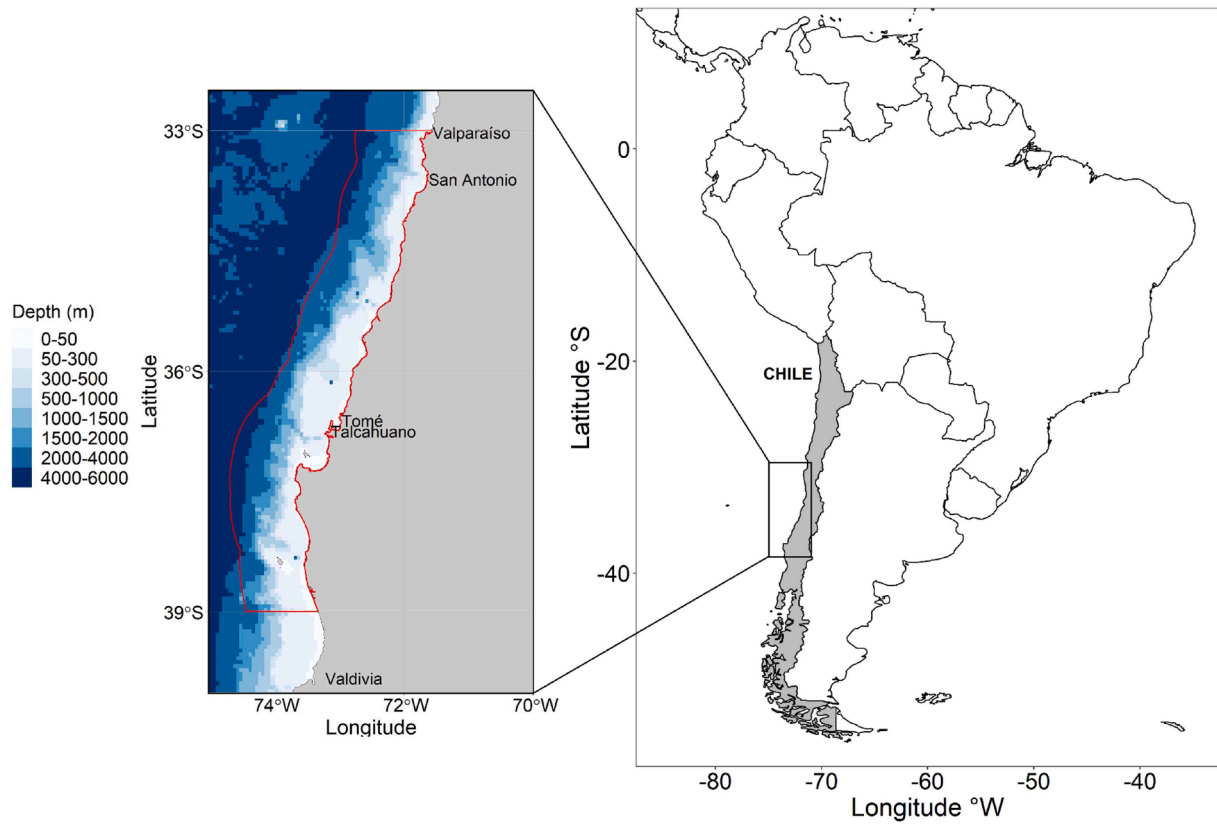


Fig. 1. Study area: south-central zone of Chile, extending from 33°S to 39°S and from the coast to 60 nm, covering a total surface area of 99,388 km² (red polygon). The main fishing ports are shown, including those with higher landings of prawns San Antonio and Tomé.

industrial trawling fleet.

We used the Ecopath with Ecosim software (EwE, Polovina and Ow, 1985; Christensen and Pauly, 1992; Walters et al., 1997; Pauly et al., 2000; Walters et al., 2000) as the platform for ecosystem modeling. EwE has two main modeling modules named Ecopath and Ecosim. The Ecopath module is a snapshot of the system and has two basic assumptions: i) mass-balance condition for each functional group, and ii) the production of each group is balanced by predation, exportation and mortality. The mass balance for each group is given by:

$$Q = P + R + U \tag{1}$$

where Q is consumption, P is production, R is respiration and U is food not assimilated.

The production of each group is

$$P_i = Y_i + B_i M2_i + E_i + BA_i + M0_i \tag{2}$$

where: P_i is the total production rate of group i ; Y_i is the catch of i ; $M2_i$ is the predation mortality of i ; B_i is the total biomass of i ; E_i is the net migration rate; BA_i is the accumulation of biomass of group i ; $M0_i = P_i(1 - EE_i)$ is the rate of other mortality, independent of predation and fishing. Eq. (1) may be written as:

$$B_i \left(\frac{P}{B} \right)_i - \sum_{j=1}^n B_j \left(\frac{Q}{B} \right)_i DC_{ji} - \left(\frac{P}{B} \right)_i B_i (1 - EE_i) - Y_i - E_i - BA_i = 0 \tag{3}$$

where $\left(\frac{P}{B} \right)_i$ is the biomass production ratio; $\left(\frac{Q}{B} \right)_i$ is the biomass consumption ratio, and DC_{ji} is the fraction of prey i in the diet of predator j . When information (production, consumption or other) was not available for functional groups of the study ecosystem, we used information on similar functional groups of comparable ecosystems. The quality of the information used in the EwE model was evaluated with the Pedigree Index (Funtowicz and Ravetz, 1990; Christensen and Walters, 2004). In

Table 1 we list the input parameters of the EwE model for each functional group, while in Table 2 we present the diet matrix for functional groups. The diet matrix indicates the fraction in weight of each prey (rows) in the diet of predators (columns) (see Table 1). Multi-stanza parameters are in Appendix 1; the transition age of the stanzas was defined by the age of mean maturity size reported for each stock during the study period (see Appendix 1). The source of the data inputs and parameters are shown in Appendix 2. When parameters were unknown, they were calculated by solving Eqs. (1) and (2) under the assumption that $EE_i = 0.950$. The above implies that EwE calculates the unknown parameter (e.g., B_i , P/B_i , Q/B_i) for each i assuming that $M0$ for that group is 0.050.

The Ecosim module in EwE is a time-dynamic model that represents the time-varying biomass of each group by the following equation:

$$\frac{dB_i}{dt} = g_i \sum_{j=1}^n c_{ji}(B_i, B_j) - M0_i B_i - F_i B_i - \sum_{j=1}^n c_{ij}(B_i, B_j) \tag{6}$$

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

Consumption $c_{ji}(B_i, B_j)$ is calculated by applying the concept of foraging arena (Walters et al., 1997); B_i is split into vulnerable to predation (V_{ij}) and invulnerable to predation ($B_i - V_{ij}$) fractions. The rate of transference (v_{ij}) between the vulnerable and invulnerable fractions is the maximal instantaneous mortality rate that consumer j can exert on prey i . The expression is:

$$\frac{dV_{ij}}{dt} = v_{ij}(B_i - V_{ij}) - v_{ij}V_{ij} - a_{ij}V_{ij}B_j \tag{7}$$

Table 1

Inputs and outputs (bold) of the south-central Chile marine ecosystem model, 1992. Nomenclature: *a* = adults; *j* = juveniles; *B* = biomass (wet weight); P/B = production/biomass ratio; Q/B = consumption/biomass ratio; EE = ecotrophic efficiency; P/Q = production/consumption; *Y* = total landings; *F* = fishing mortality *Y*/*B*; *M2* = predation mortality; *MO* = other mortality.

N°	Group name	Description	TL	<i>B</i> (t/ km ²)	P/B (/year)	Q/B (/year)	EE	P/Q (/year)	<i>Y</i> (t/ km ²)	<i>F</i> (/year)	<i>M2</i> (/year)	<i>MO</i> (/year)
1	Orcas	<i>Orcinus orca</i>	4.5	0.0006	0.05	11.58		0.004				0.050
2	Dolphin	Odontocetes. Small Cetaceans	5.0	0.01	0.15	10		0.015				0.150
3	Sea birds	Guanay cormorant (<i>Leucocarbo bougainvillii</i>). Peruvian booby (<i>Sula variegata</i>) and pelicans (<i>Pelecanus thagus</i>)	4.2	0.065	0.50	20	0.002	0.025			0.0011	0.499
4	Sea lions	<i>Otaria flavescens</i>	4.8	0.022	0.20	14.36	0.016	0.014			0.0032	0.197
5	Chilean hake (a)	<i>Merluccius gayi</i> adults ≥ 3 years	4.4	4.20	0.55	2.80	0.325	0.196	0.620	0.148	0.0311	0.371
6	Chilean hake (j)	<i>M. gayi</i> juveniles < 3 years	3.8	7.83	2.10	8.18	0.837	0.257	0.005	0.001	1.7576	0.342
7	Black cusk-eel	<i>Genypterus maculatus</i>	3.7	0.18	0.31	3.00	0.791	0.103	0.018	0.101	0.1447	0.065
8	Big eye flounder	<i>Hippoglossina macrops</i>	3.1	0.25	0.37	3.20	0.534	0.116	0.037	0.147	0.0503	0.173
9	Cardinal fish	<i>Epigonus crassicaudus</i>	3.7	0.38	0.32	4.50	0.659	0.071	0.011	0.029	0.1819	0.109
10	Pacific sandperch	<i>Prolatilus jugularis</i>	3.8	0.25	0.50	7.00	0.956	0.071	0.116	0.464	0.0138	0.022
11	Rattail fish	<i>Coelorinchus aconagua</i>	3.0	0.59	0.29	4.00	0.311	0.072	0.032	0.054	0.0351	0.198
12	Skates	<i>Zearaja chilensis</i>	3.0	0.22	0.36	3.50	0.851	0.103	0.068	0.307	0.0013	0.054
13	Jumbo squid	<i>Dosidicus gigas</i>	4.7	0.08	3.10	8.64	0.808	0.359	0.050	0.625	1.8798	0.595
14	Hoki	<i>Macruronotus magellanicus</i>	3.9	6.74	0.44	4.40	0.356	0.100			0.1566	0.283
15	Horse mackerel	<i>Trachurus murphyi</i>	3.7	114	0.95	14.20	0.320	0.067	34.390	0.302	0.0028	0.646
16	Mesopelagic fish	Myctophidae	3.6	10.99	1.20	12.00	0.950	0.100			1.1400	0.060
17	Common sardine (a)	<i>Strangomera bentincki</i> adults ≥ 1 year	2.6	8.04	1.35	13.20	0.561	0.102	4.510	0.561	0.1961	0.593
18	Common sardine (j)	<i>S. bentincki</i> juveniles < 1 year	2.6	2.04	1.80	26.16	0.276	0.069	0.660	0.324	0.1738	1.302
19	Anchovy (a)	<i>Engraulis ringens</i> adults ≥ 1 year	3.3	8.75	1.40	13.12	0.304	0.107	2.610	0.298	0.1276	0.974
20	Anchovy (j)	<i>E. ringens</i> juvenile < 1 year	3.3	2.12	1.30	24.58	0.134	0.053	0.030	0.014	0.1605	1.125
21	Carrot prawn (a)	<i>Pleuroncodes monodon</i> adults ≥ 2 year	2.0	0.65	1.40	12.50	0.847	0.112	0.042	0.065	1.3199	0.015
22	Carrot prawn (j)	<i>P. monodon</i> juvenile < 2 year	2.0	1.43	2.50	29.20	0.916	0.086	0.001		2.2084	0.291
23	Yellow prawn	<i>Cervimunida johni</i>	2.0	0.51	2.18	11.60	0.144	0.188	0.030	0.058	0.2554	1.870
24	Nylon shrimp	<i>Heterocarpus reedi</i>	2.0	0.18	2.57	12.00	0.033	0.214	0.255	0.0837	2.486	
25	Macrozooplankton	Mainly Euphausiacea	2.7	680.82	2.96	16.20	0.950	0.183	0	0	2.812	0.148
26	Mesozooplankton	Mainly copepods	2.3	2.84	35.00	154.52	0.950	0.227	0	0	33.25	1.750
27	Microzooplankton	Small zooplankton (< 5 mm) Ciliophora, Copepoda, nauplii etc.	2.1	20.13	482.00	862.00	0.950	0.559	0	0	457.9	24.100
28	Phytoplankton	Phytoplankton community	1.0	216.34	120.00		0.700			0	84.000	36.000
29	Detritus	All organic material not included in another functional group	1.0				0.004					

a_{ij} is the effective search rate of predator *j* for prey *i*, and v_{ij} is the vulnerability that represents the degree to which the predation mortality of a prey is explained by the increase in the biomass of the predator.

2.3. Fitting the model to time series

Predator-prey interactions are modeled in EwE by the behavior of the prey to limit exposure to predation, thus biomass flow patterns may have bottom-up or top-down control (Walters et al., 2000). Repeated simulations allow EwE to fit the biomasses predicted by the model to time series of observed data of a functional group by estimating the vulnerability parameters and/or an anomaly of primary production, minimizing the difference between model predictions and observations.

According to Heymans et al. (2016), the best way to fit an EwE model to time series data of functional groups is to use the statistical hypothesis testing method of Mackinson et al. (2009), refined by Tomczak et al. (2012), Mackinson (2014) and Alexander et al. (2015). This procedure, automated by Scott et al. (2016) and integrated in the EwE software as a complement, is based on estimating sums of squares (SS) and the Akaike Information Criterion AIC (Akaike, 1974), including eight hypotheses (Alexander et al., 2015).

2.4. Data used to calibrate the EwE model

Our calibration of the Ecosim model used 11 time series of fishing mortality (*F*) to force the model and fit the vulnerabilities. The SS were estimated using three yield time series, eight catch time series, twelve series of relative biomasses, one series of reproductive potential, and six

series of average weight (Appendices 1 and 2). These data correspond to official statistics on stock biomass estimated by using direct (i.e., survey) or indirect (i.e. single-species stock assessment models) assessment methods and landings. With this procedure a maximum of 29 parameters may be calculated, which may be vulnerabilities or spline points anomaly of primary production (*PP*).

2.5. Relative importance of predation mortality (*M2*) and fishing mortality (*F*) of carrot prawn and other crustaceans

We compared the estimations of *M2* over time of each predator for carrot prawn and other crustaceans along with fishing mortality (*F*) and mortality due to other causes (*MO*), using the following expressions:

$$M2_i = \sum_{j=1}^n Q_j DC_{ji} \tag{10}$$

where: Q_j is the total consumption rate of group *j*; DC_{ji} is the fraction of the diet of predator *j* provided by prey *i*. Q_j is calculated as the product of B_j , the biomass of group *j* and Q_j/B_j , the consumption/biomass ratio of group *j*. The expression for *MO* is:

$$MO_i = P/B_i(1 - EE_i) \tag{11}$$

P/B_i is the production/biomass ratio; $(1 - EE_i)$ is the proportion of the production of *i* that is not used in the system. Also,

$$F = Y/B \tag{13}$$

F is the yearly mortality due to fishing (year⁻¹); *Y* is yield (t/km²)

Table 2
Diet matrix for each functional group entered (fraction in wet weight) in the Ecopath model that represents the marine ecosystem of the south-central zone. Year 1992. Nomenclature: *a* = adults; *j* = juveniles.

N°	Prey \ predator	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	
1	Orcas																												
2	Dolphin																												
3	Sea birds	0.010																											
4	Sea lions	0.010																											
5	Chilean hake (a)		0.075	0.020	0.180			0.036						0.030															
6	Chilean hake (j)		0.063	0.172	0.020	0.480	0.120	0.013	0.020		0.065			0.080															
7	Black cusk-eel	0.110			0.080	0.000																							
8	Big eye flounder				0.010	0.001																							
9	Cardinal fish													0.100															
10	Pacific sandperch													0.005															
11	Rattail fish													0.030															
12	Skates	0.040																											
13	Jumbo squid	0.040	0.326											0.170															
14	Hoki				0.300	0.064								0.300															
15	Horse mackerel	0.080	0.114		0.070	0.024								0.005															
16	Mesopelagic fish		0.098	0.126		0.050	0.100							0.181															
17	Common sardine (a)	0.090	0.060	0.280	0.060	0.024	0.014							0.010															
18	Common sardine (j)		0.042	0.067		0.006	0.003																						
19	Anchovy (a)	0.157	0.074	0.200	0.050	0.005	0.012							0.008															
20	Anchovy (j)	0.043		0.051		0.002	0.004																						
21	Carrot prawn (a)						0.010		0.110																				
22	Carrot prawn (j)					0.040	0.030	0.111	0.420			0.139	0.212																
23	Yellow prawn					0.001		0.002	0.120				0.002	0.023															
24	Nylon shrimp					0.000		0.003	0.005				0.004																
25	Macrozooplankton					0.210	0.450		0.001	0.500	0.679	0.004		0.750	0.983	0.600	0.141	0.141	0.730	0.730							0.004		
26	Mesozooplankton														0.400	0.201	0.201	0.057	0.057										
27	Microzooplankton											0.030					0.097	0.097	0.003	0.003							0.646	0.300	0.112
28	Phytoplankton																0.561	0.561	0.210	0.210	0.050	0.050	0.050	0.050	0.350	0.700	0.800		
29	Detritus																				0.950	0.950	0.950	0.950					
Import		0.420	0.148	0.084	0.230	0.094	0.257	0.835	0.324	0.500	0.256	0.821	0.765	0.262	0.069	0.017												0.088	
Sum		1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	

5

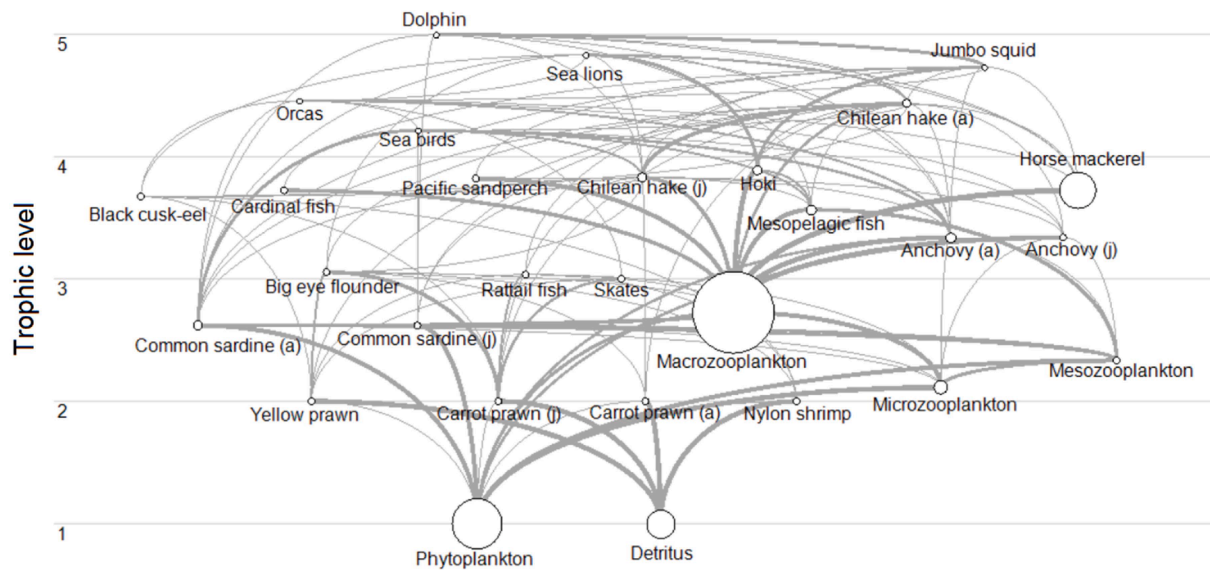


Fig. 2. Flow diagram of the south-central Chilean marine ecosystem (33°–39°S), 1992. Nodes represent functional groups and size is logarithmically proportional to biomass. The thickness of the lines are proportional to the magnitude of the flux. The light grey horizontal lines indicate trophic levels of the groups.

year⁻¹) in the case of hake, anchovy and sardine, and Y is landings in the other functional groups; B is the biomass ($t/km^2 \text{ year}^{-1}$).

$M2$ allows quantifying the direct interactions between the species resources and their predators and prey. However, indirect interactions can also be magnified by cascading effects and therefore need to be taken into account (Libralato et al., 2006). Ecopath provides various indices to quantify the impact that a functional group has on the rest of the trophic web considering both direct and indirect interactions. We selected the mixed trophic impacts (MTI) proposed by Ulanowicz and Puccia (1990), the keystoneity (KS) of functional groups and the total effect of a functional group on the others of the model (ϵ_i). Keystone species are those with the largest values of KS and ϵ_i , thus changes in their biomass could produce important impacts on the other functional groups of the ecosystem (Libralato et al., 2006).

3. Results

3.1. Ecopath results for the 1992 trophic web in south-central Chile

The input and output data for each functional group included in the model are shown in Table 1. Once the model is balanced, it represents the demersal trophic web in the ecosystem of south-central Chile (Fig. 2) over the continental shelf in year 1992. In general, the flow diagram shows the predation of hake on itself, carrot prawn, and yellow prawn. Pelagic species such as anchovy, common sardine, and horse mackerel feed on plankton (micro, meso, and macrozooplankton), while prawns and nylon shrimp are mainly detritivorous. Prawns are also preyed on by big eye flounder, rattail fish, skates, and black cusk-eel. The cardinal fish, Pacific sandperch, and other species that appear as bycatch of the Chilean hake trawling fishery prey on the benthos. As the model concentrated on commercial target species, the benthos group was not considered in the model because they are not target species, but are part of the by-catch and are not of economic importance. Therefore, this part of the diet was modeled as import.

The ecotrophic efficiency (EE) and the ratio of production to consumption (P/Q , year⁻¹) are in the range reported for coastal upwelling

marine ecosystems, i.e. $0 < EE < 1$ and $0.1 < P/Q < 0.35$. All functional groups included in our model were mass-balanced. EE in carrot prawn were 0.847 (adults) and 0.916 (juveniles), thus $M2$ was high 1.320 y^{-1} and 2.208 y^{-1} adults and juveniles, respectively (Table 1). P/Q was greater than 0.3 year^{-1} in microzooplankton and jumbo squid, which is consistent with organisms with rapid individual growth. The origin and uncertainty of the data used in the Ecopath model for south-central Chile in 1992 was moderate (Pedigree Index = 0.385) with respect to the average (0.472) published by Colléter et al. (2015).

The mixed trophic impacts (MTI) indicate direct negative impacts of predators such as Chilean hake on several prey species, especially on anchovy (juveniles), carrot prawn (adults and juveniles), and cannibalism; big eye flounder impacts on prawns, and orcas impacts on birds and sea lions (Fig. 3). There were also direct positive impacts of prey on their predators, especially phytoplankton on fishing resources like anchovy, common sardine, horse mackerel, and mesopelagic fish. The group that had the greatest negative impact on carrot prawns was Chilean hake. The MTI in Fig. 3, includes the impacts produced by the industrial and artisanal fishing fleets that operated in the area. The negative impacts produced by the trawling fishing fleets on carrot prawn is lower than that produced by predation of Chilean hake.

There was a negative trophic impact of big eye flounder on yellow prawn and a moderate one on nylon shrimp. As well as the negative impact of predation and cannibalism of some species, there was also a negative impact of each species on itself, because the analysis calculates the impacts of each group on itself as if it were another functional group. In addition to the trophic impacts of prey and predators, the fishing fleets had direct negative impacts on target and bycatch species (Fig. 3). For example, the industrial purse seine fleet had a direct negative effect on its target species horse mackerel. The artisanal purse seine fleet had direct negative effect on its two main target species (anchovy and common sardine), although it also had an indirect negative effect on marine birds, dolphins, and orcas since that kind of fleets remove species that are important in their diets. The shrimp/prawn trawling fleet had direct negative effects on carrot prawn, yellow prawn, and nylon shrimp, and indirect effects on big eye flounder due to bycatch, and

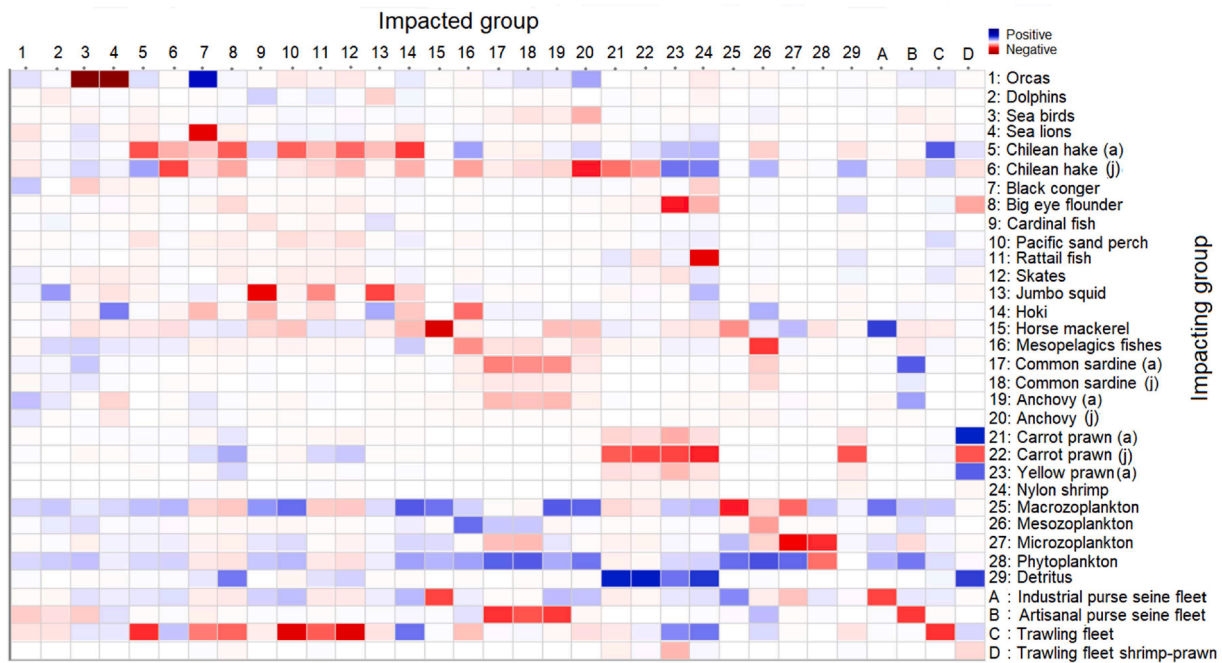


Fig. 3. Mixed trophic impacts. The X-axis is the impacted groups; the Y-axis is the impacting groups. Negative impacts in red and positive impacts in blue. Nomenclature: (a) = adults stage; (j) = juveniles stage.

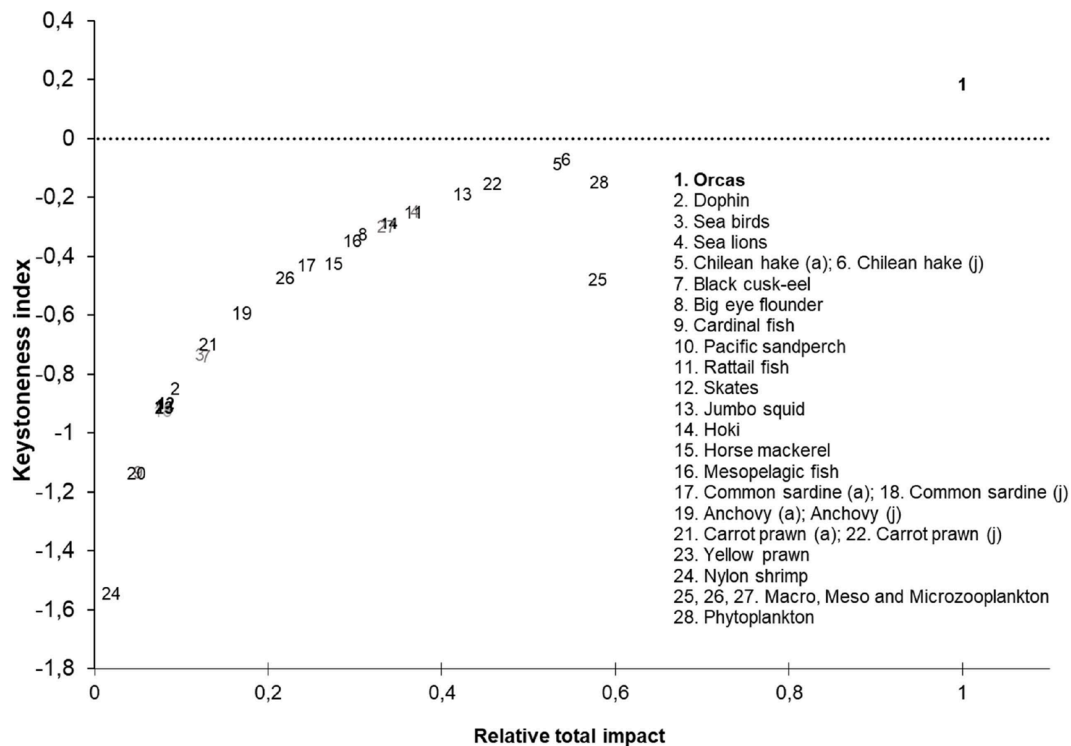


Fig. 4. Keystoneness index (Libralato et al., 2006) for the functional groups of the model that represents the marine ecosystem of south-central Chile in the year 1992. The X-axis shows the relative impact; the Y-axis indicates keystoneity. The numbers indicate the species or groups. Nomenclature: (a) = adults stage; (j) = juveniles stage.

because two of these three crustaceans are important components of its diet. There was also a direct negative impact among fleets due to competition in the removal of different target species. There was a positive effect of the trawling fleet on hoki, nylon shrimp, and yellow prawn, and, to a lesser degree, on juveniles of Chilean hake, since the

trawling fleet removed its main predator.

The Keystoneness index (Fig. 4) indicated $k > 0$ only for orcas, which is interpreted as a species of ecological importance due to its trophic impacts in the system, in spite of its low biomass. Adults and juveniles of Chilean hake had ϵ_i values around 0.5 (Fig. 4), but k values were below

Table 3

Comparison across selected stepwise fitting interactions and the model baseline. K is the number of parameters, ν is the number of vulnerability parameters, PP is the number of spline points, min SS is the minimum sum of squares obtained, AIC is akaike information criterion, AICc is corrected akaike information criterion.

Model	K	ν	PP	Min SS	AIC	AICc	% improved fit
1. Baseline	0	0	0	708.10	-36.80	-36.80	
2. Baseline + ν	1	1	0	702.71	-40.48	-40.48	0.76
3. Baseline + PP	7	0	7	683.66	-48.78	-48.67	3.45
4. Baseline + ν + PP	7	1	6	682.17	-50.40	-50.29	3.66
5. Fishing	0	0	0	560.59	-210.58	-210.58	20.83
6. Fishing + ν	22	22	0	429.01	-364.21	-362.93	39.41
7. Fishing + PP	10	0	10	510.66	-259.69	-259.45	27.88
8. Fishing + ν + PP	25	13	12	394.88	-419.48	-417.81	44.23

0 indicating functional groups of moderate trophic impact and ecological importance for the south-central Chilean ecosystem.

3.2. Ecosim model fitting

The best model (lowest AICc) included the series of fishing mortality, vulnerability parameters and hypothetical anomalies in the model's primary production (model 8, Table 3). The selected model exhibited the best fit to observed biomasses and a reduction of 44.23 % in the SS compared to the baseline model. The software estimated 25 parameters: 13 vulnerabilities (Appendix 4) and 12 spline points of primary production.

The predicted biomass and catches fit well the observations for most functional groups (Fig. 5). The best fit was obtained for adults Chilean hake, while the best fit among demersal crustaceans was obtained for the yellow prawn, followed by nylon shrimp. The best fit for carrot prawn biomass was in juveniles, but if we consider the fit of both biomass and catches, then the best fit occurs in the adult group of carrot prawn. The fit for anchovy and common sardine was poor in adults and juveniles. The sea lion also did not have a good fit, although there were few observations.

Anomalies in primary productivity estimated by EwE from 1992 to 2018 indicated that there were two large negative anomalies (1997–2004 and 2010–2014) and two large positive ones (1992–1996 and 2004–2010). The greatest biomasses of nylon shrimp and yellow prawn were observed during the greatest positive anomalies in primary productivity (Fig. 5).

$M2$ in Chilean hake juveniles was constant along the series (from 1992 to 1998) and carrot prawn adults after 2004, maintained similar trends (Fig. 6). $M2$ tended to sharply decline from 1998 to 2004, reaching the lowest value in 2004 for yellow prawn, nylon shrimp, and Chilean hake (adults). During this period, $M2$ in carrot prawn (juveniles and adults) was one order of magnitude higher than $M2$ in yellow prawn, nylon shrimp, and Chilean hake (adults). $M2$ was higher in juvenile carrot prawn compared to adults of the same species, and in both cases the main source of $M2$ was predation by Chilean hake.

$M2$ in adults of Chilean hake was high in late 1990s – early 2000s, explained mainly by sea birds and sea lions, and to a lesser extent by black cusk-eel and jumbo squid. $M2$ in Chilean hake juvenile was explained almost exclusively by cannibalism, with oscillating values from 2010 to 2017. The main sources of $M2$ for carrot prawn and yellow prawn were Chilean hake and big eye flounder, while black cusk-eel and big eye flounder were responsible for $M2$ in nylon shrimp (Fig. 6).

In Fig. 7 we compare the magnitude (average values from 1992 to

2017) of fishing mortality (F), predation mortality ($M2$), and total mortality (Z) in carrot prawn (juveniles and adults), Chilean hake (juveniles and adults), nylon shrimp, and yellow prawn (Fig. 7). $M2$ was higher than F in juveniles and adults of carrot prawn, Chilean hake juveniles, and yellow prawn. In contrast, F was greater than $M2$ in Chilean hake adults and nylon shrimp. In nylon shrimp and Chilean hake adults, F and $M2$ comprised the most of Z , while “other” natural mortality ($M0$, not shown) was responsible for most of Z in nylon shrimp and yellow prawn.

4. Discussion

4.1. Mortalities

In this study we estimated and compared predation mortality ($M2$) and fishing mortality (F) in the most important demersal (Chilean hake) and benthic (carrot and yellow prawns, nylon shrimp) fishing resource species from south-central Chile. We found that predation mortality ($M2$) might not be constant in time and among age/size classes, and $M2$ was higher than fishing mortality (F) in carrot prawn (juveniles and adults) and Chilean hake (juveniles). In these stocks $M2$ and F explained the most of total mortality (Z), while other mortalities ($M0$) might explain Z in yellow prawn and nylon shrimp.

The results indicate that $M2$ was an important factor in the biomass dynamics of both species of prawns in the analyzed period, with Chilean hake being the main predator, followed by bigeye flounder. $M2$ exerted by Chilean hake adults on carrot prawn and yellow prawn was greater than the fishing mortality in the same functional group of prawns. These results agree with those of Arancibia et al. (2006) for the same area, who reported that $M2$ was the main source of biomass decline in both species of prawns at the end of the 1990s. The same authors indicated the Chilean hake was the main predator of prawns, given the significant increase in the biomass of these species between 1996 and 2002, after which it remained relatively constant (Molina et al., 2018). In this study, we observed that at the end of the 1990s (Fig. 6), $M2$ increased in Chilean hake adults and decreased notably in carrot prawn adults, from 1.8 to 0.4 year⁻¹ respectively. However, $M2$ increased in carrot prawn juveniles (> 4 year⁻¹), perhaps due to one or two yearly good recruitments at the beginning of 2004 (Bahamonde et al., 2004). The series of $M2$ in carrot prawn adults oscillated in antiphase with $M2$ in Chilean hake adults/juveniles, i.e., low $M2$ in prawns were associated with high $M2$ in Chilean hake. Although the biomass of Chilean hake adults/juveniles decreased since early 2000s, the predators continued to consume the same amount of prawns, and thus $M2$ in carrot prawn also decreased. The magnitude of $M2$ and F in that group coincided at the end of the 1990s. But, according to our estimations for 1998 and 2000, the average F in carrot prawn adults was five times higher than the average F estimated between 1992 and 2017 (Appendix 3). During this period the highest values of $M2$ were also observed (Fig. 5). The simultaneous effect (increase in F and $M2$) may have affected the biomass of juveniles of carrot prawn from 2000 to 2010, and caused both the decrease in adult biomass and slow recovery of the stock.

This type of top-down predator-prey interaction has been observed in systems such as the northwest Atlantic between Flemish cap cod (*Gadus morhua*), redfish (*Sebastes spp.*), and shrimp (*Pandalus borealis*). The predation mortality ($M2$) on shrimp by cod and redfish was higher than fishing mortality (F) between 1988 and 2016 (Pérez-Rodríguez et al., 2022). The stock of the shrimp has not been historically abundant in the Flemish cap as well as in other areas in the Northwest Atlantic. The reduction in the biomass of cod and redfish in the Flemish cap around 1990 was followed by a marked increase in the abundance of shrimp, which resulted in the onset of a fishery targeting this group. Later, the recovery in cod and redfish biomass was associated with a decline in the abundance of shrimp (Pérez-Rodríguez et al., 2017, 2022). The relationships between the abundance of cod and redfish and the dynamics of shrimp populations in the Northwest Atlantic has been studied

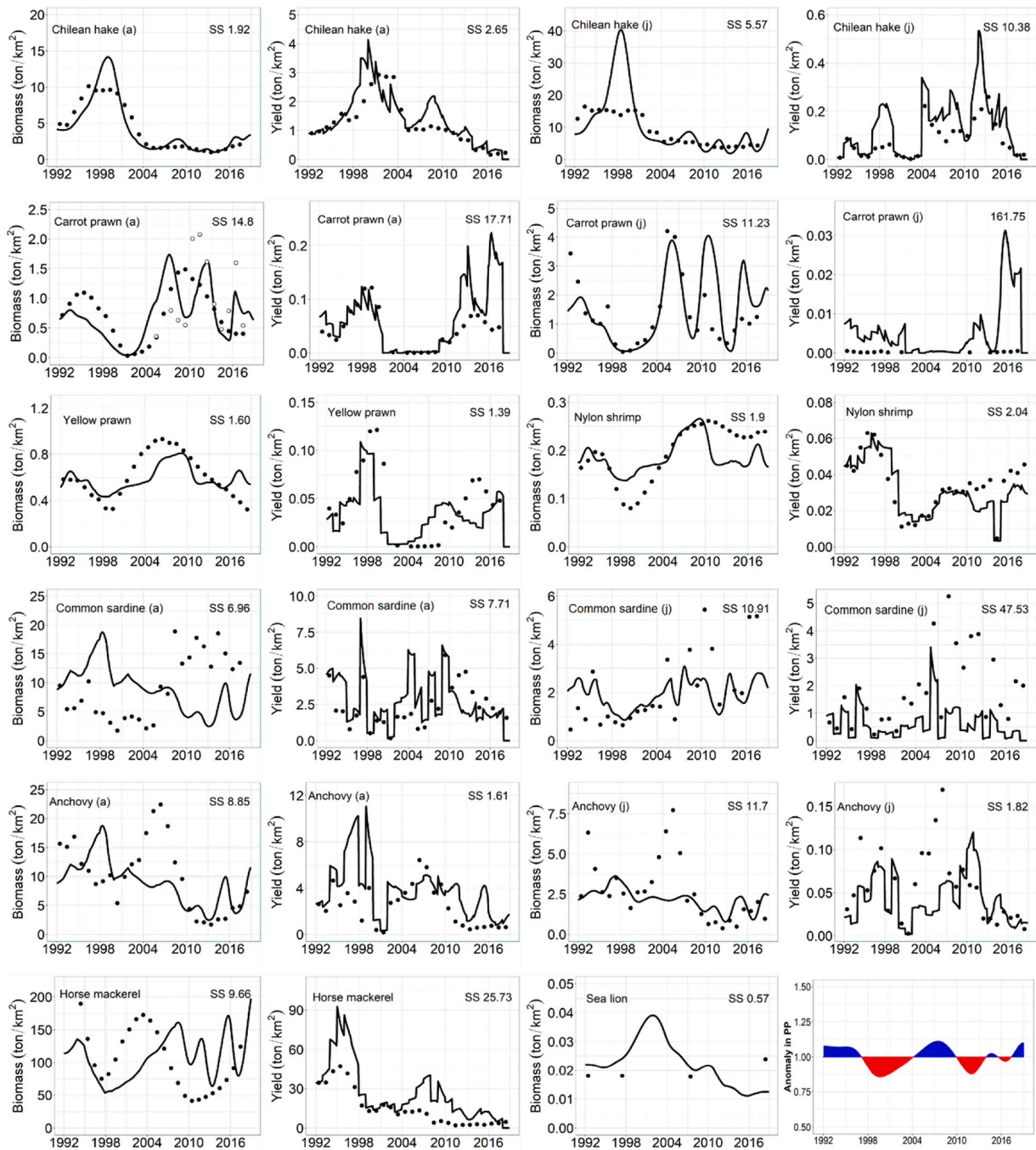


Fig. 5. Time series fits for biomass (ton/km^2), annual yield (ton/km^2) in hake, anchovy and sardine, and annual landings in the other functional groups (ton/km^2) for the marine ecosystem of south-central Chile ($33^\circ\text{S} - 39^\circ\text{S}$) from 1997 to 2018. The species is indicated in each panel. Nomenclature: *a* = adults; *j* = juveniles; black dots = observations; continuous line = Ecosim prediction; white dots = reproductive potential estimated by Barros et al. (2023). Primary production (*PP*) for south-central Chile from 1992 to 2018. Blue indicates positive anomalies in *PP*; red indicates negative anomalies in *PP*.

extensively. Based on these studies, Pérez-Rodríguez et al. (2022) simulated the trophic interactions among the three species and their fisheries into the model GadCap, using Gadget, which is a model of intermediate complexity for an ecosystem approach for practical advice in fisheries management). The operating model GadCap was applied in a management strategy evaluation framework to test the performance of multiple combinations of harvest control rules for the three stocks when recruitment uncertainty and assessment error are accounted for. In this case, predation exerted by cod and redfish was revealed as an important driver for shrimp dynamics and productivity. In addition, different management strategies for cod and redfish can indirectly determine the

status of shrimp and its fishery. Therefore, species interactions should be accounted for when designing management strategies for a group of commercial stocks with strong trophic links.

In the present study, *MO* in yellow prawn and nylon shrimp was estimated to be the main source of *Z*, while *M2* and *F* values were lower than expected. However, this may be a result of a rather high *P/B* value used for 1992 instead. In addition, the model is likely underestimating the magnitude of *F* in these groups since we used landings instead of total catch as input. Although not fully comparable, the Secretary of Fisheries (Subsecretaría de Pesca y Acuicultura, 2023) reported and *F* value of 0.25 year^{-1} for the stock of yellow prawn in the same area

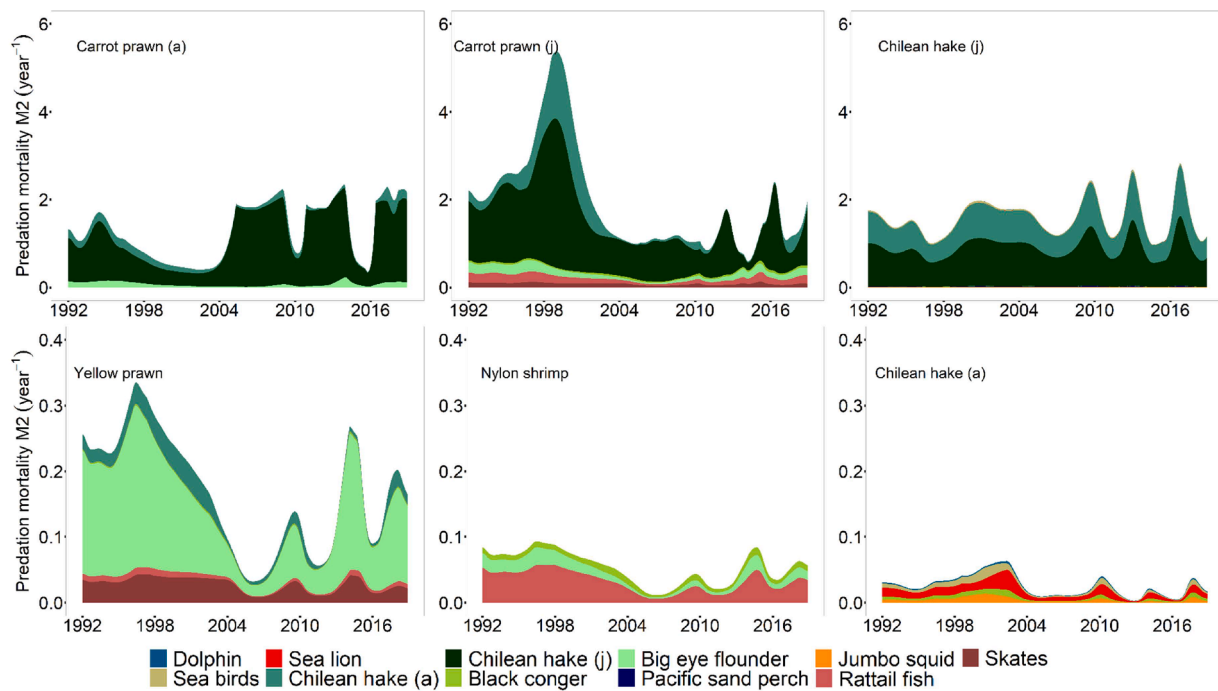


Fig. 6. Mortality due to predation ($M2$) in carrot prawn, Chilean hake, yellow prawn and nylon shrimp in the study zone from 1992 to 2018. Nomenclature: a = adults; j = juveniles.

during 1992. The dynamics of the nylon shrimp is influenced by other factors beyond predation and fishing, such as the environment variability and habitat attributes (Canales et al., 2016a). For example, individuals with better condition and bigger size at maturity have been sampled in favorable habitats characterized by high levels of chlorophyll- a and dissolved organic matter from rivers and coastal upwelling. Most of the adult population of nylon shrimp concentrates in this habitat, while the other fractions of the population have smaller individuals due to larval transport/dispersal (Canales et al., 2016a, 2016b, 2016c). In addition, Sagua et al. (2021) concluded that recruitment on nylon shrimp is influenced by $M2$ due to predation by Chilean hake as well as the environmental variability, which may be considered as the effect of factors causing other mortalities ($M0$) e.g., those different e independent from predation and fishing.

At the beginning of 2004 the biomass of Chilean hake decreased from ~ 2 t/km² to 0.5 t/km² and was stable with no recovery until the present (Fig. 4). It was expected that the prolonged decrease in Chilean hake biomass for more than two decades, would produce a sustained increase in the biomass of the carrot prawn. However, this did not happen and although F was lower than $M2$ in carrot prawn, it is clear that fishing exerts an important role in the recovery of the adult biomass in this target fishing resource.

After the ban periods in the fishery of carrot prawn (1989–1991 and 2001–2005), there were strong recruitments from 2004 to 2006, which produced a later increase in adult biomass, and an increase in the reproductive potential (Barros et al., 2023). Adult carrot prawn biomass declined after fishing was allowed, and with it, the reproductive potential. It has been shown that commercial fishing produces a decrease in the mean body size of individuals and in the age at maturity of exploited populations, which could lead to populations with truncated ages (concentrated in juvenile stages) and less resilient (Anderson et al., 2008).

According to our results, changes in primary productivity could be another factor explaining the decrease in biomass of demersal crustaceans (Fig. 5). The anomaly in primary production estimated by EwE indicated that periods with positive anomalies were consistent with increases in the biomass of yellow prawn, nylon shrimp and detritus,

while periods with negative anomalies were associated with declines in the biomass of the same groups. These relationships were not found in carrot prawn. However, this species is considered to be opportunist with different feeding habits (suspensivorous, scavenger, even occasionally cannibalism), with detritus as its main food source (Lovrich and Thiel, 2011). There are no stomach content studies in carrot prawn in Chile. However, there is an analysis of stable isotopes that provided a trophic position of 3.0 (Ponce, 2020), above the value reported in this study. Another cause could be the plasticity of the red shrimp's reproductive system, which adjusts to environmental conditions (Guzmán et al., 2020).

The negative and positive anomaly periods of PP showed 6-year cycles that could be related to climatic factors such as the Southern Oscillation, the strong El Niño of 1997–1998, the El Niño of 2015–2016 and the coastal El Niño of 2016–2017 (Glantz, 2015; Ahumada et al., 2021). To evaluate this hypothesis, we recommend exploring simulations that include environmental forcing factors such as sea surface temperature to evaluate the dynamics of carrot prawn under the influence of these factors. For example, Corrales et al. (2017) evaluated how multiple factors interact to influence the dynamics of living marine resources in the Mediterranean Israeli coast. The authors concluded that although trophic interactions were the main factor that explained the dynamics (28 %), there was also influence of sea temperature (12 %), fishing (8 %), and changes in primary productivity (4.7 %). Similar results were obtained by Serpetti et al. (2017) in the west coast of Scotland.

We highlight that in this study the best model was obtained with the combination of fishing mortality (F) series, vulnerability parameters (v), and an anomaly in the model's primary productivity. The EwE software calculated the contribution of F , v and PP as a percentage of the sum of squares (Table 3). PP anomaly explained only 5 % of the overall SS. However, as the biomass of phytoplankton and zooplankton (micro, meso and macro) were estimated by Ecopath assuming $EE = 0.95$, and therefore the estimated PP anomaly could be biased due to the uncertainty in the transfer of energy from plankton to higher trophic levels through predation, then affecting the estimated biomass of groups that feed on plankton such anchovy, common sardine, and horse mackerel

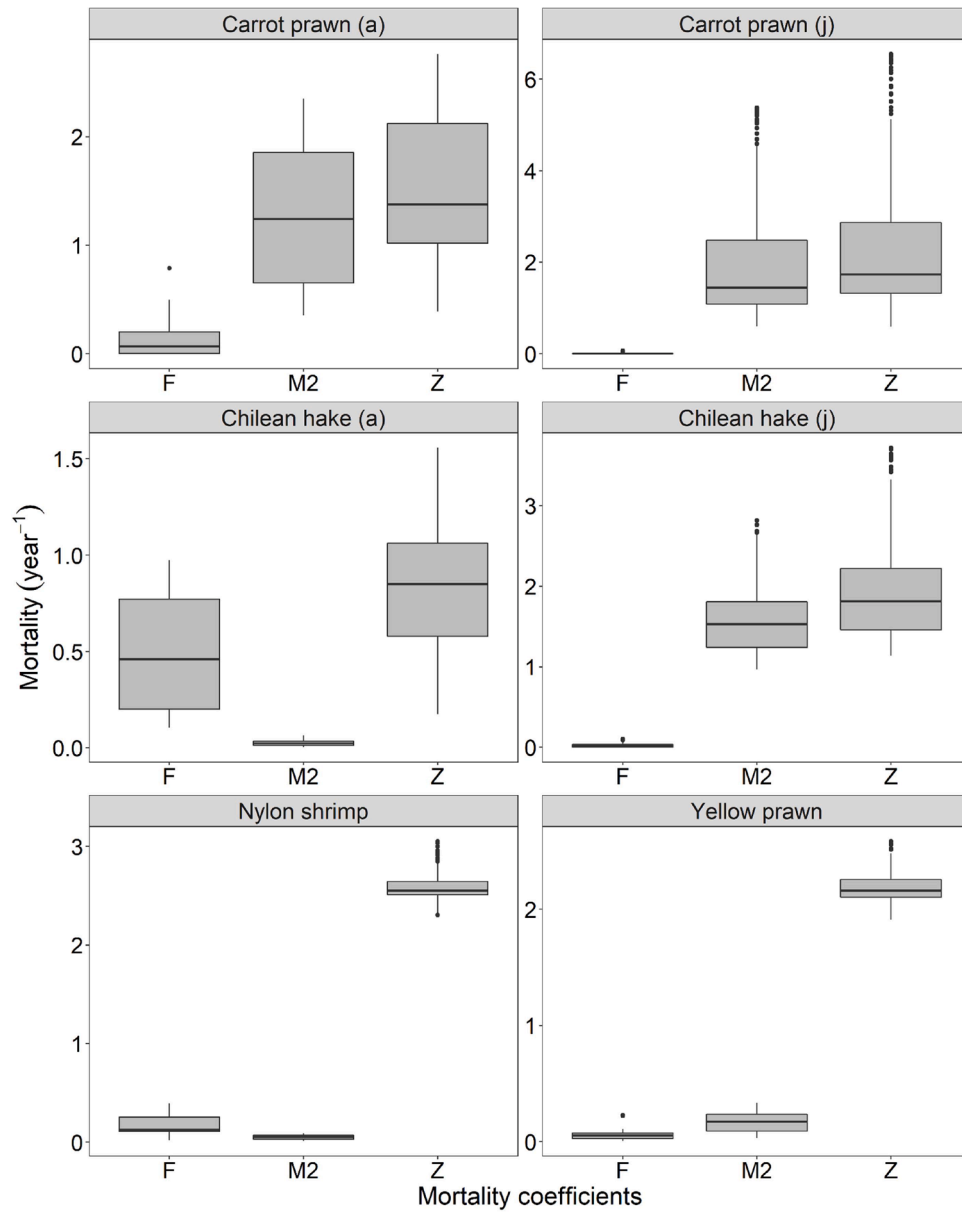


Fig. 7. Average values (1992 to 2018) of fishing mortality (F , year⁻¹), predation mortality ($M2$, year⁻¹) and total mortality (Z , year⁻¹) for carrot prawn (adults and juveniles), Chilean hake (adults and juveniles), yellow prawn and nylon shrimp. Nomenclature: a = adults; j = juveniles. The box-plots indicate medians, quantiles, and outliers.

We hope that future studies will provide better biomass estimates for these groups and reduce the uncertainty in the model's results.

4.2. Ecopath

The Ecopath model constructed in this study had a pedigree index of 0.385, which is in the range of values (0.137–0.743, mean = 0.472) informed in the review of 433 EwE models (Colléter et al., 2015). The pedigree index of the present study could not be compared with the model of Neira and Arancibia (2004), since these authors did not inform it. Only 8 % of the published models provide the pedigree index, but this information would facilitate the reuse of the models, and thus increase the scientific value of EwE-based publications (Colléter et al., 2015).

The analysis of mixed trophic impacts showed important direct and indirect impacts of Chilean hake on prawns and on its own juveniles through cannibalism, and of the fishing fleets on target species and the rest of the ecosystem (Fig. 2). These results are similar to those reported by Neira and Arancibia (2004) and Arancibia et al. (2006). The Keystone Index (*KS*) indicated that Orcas would have characteristics of keystone species, and high trophic impact on the system (Fig. 3), which agrees with findings of Libralato et al. (2006) for upwelling systems. This is also in agreement with Valls et al. (2015), who reviewed 101 EwE models indicating that elasmobranchs (sharks and rays), odontocetes (orcas and dolphins) and pinnipeds (seals and sea lions) are the groups with the greatest *KS*.

In the model for south-central Chile, Orcas was followed by Chilean hake adults and Chilean hake juveniles as potential keystone groups. In contrast to Orcas, Chilean hake is the target species in an important fishery (industrial and artisanal), and its biomass has been reduced by fishing pressure from the beginning of the 2000s (Lillo et al., 2013; Gálvez et al., 2019). Small changes in hake biomass could generate cascade effects on its prey, especially carrot prawn. The collapse of the Chilean hake at the beginning of 2004 was associated with a recovery of the carrot prawn stock (Fig. 4).

4.3. Environmental considerations and future work

EwE projected adequately the biomass trend of demersal species (prawns, nylon shrimp and Chilean hake) that were the focus of this study. The fit projected for the biomass of small pelagic fish (i.e., anchovy and common sardine) was not good, which is likely explained by their population dynamics, fishing and trophic interactions, but also by the high natural variability in productivity and other environmental factors (Lloret-Lloret et al., 2022). The fit to catch series was better than the fit to biomass observations for horse mackerel since it is a trans-zonal oceanic species.

In demersal crustaceans, the fit did not consider other factors associated with environmental variability such as oxygen and temperature, which could affect the development of this species in its egg-bearing phase and/or early life stages in carrot prawn (Gallardo et al., 2017). Changes in the habitat temperatures associated with warm conditions (e.g. El Niño) and cold conditions (e.g., La Niña) induce phenotypic flexibility in reproductive traits and how this flexibility affects recruitment success of carrot prawn, which is reflected later in the decreased biomass (Flores et al., 2021).

We suggest that *M2* must be considered both in the evaluation of past dynamics of the stocks of carrot prawn and yellow prawn used to establish their status, as well as in future projections used to establish their biologically acceptable catch. In the case of nylon shrimp, other sources of mortality (different and independent of fishing and predation) may be significant regarding its population dynamics. Therefore, we suggest that future studies should assess the impact of environmental variables such chlorophyll-*a*, upwelling and river discharge, among others, on the assessment of nylon shrimp.

As future research challenge, from the results of the present study, we propose to include several stressors, which can be simultaneously

operating on the biomass of prey and predators, including the fisheries, biotic (primary production or concentration of chlorophyll-*a* as proxy) and abiotic (sea surface temperature) environmental variables. Moreover, a socioeconomic evaluation should be incorporated in order to know the effect of these stressors on target and non-target species in the study area.

5. Conclusions

1. The dynamics of the stock of carrot prawn and yellow prawn off Central Chile in the last decades could have been strongly influenced by predation due to demersal fish such as Chilean hake on mainly pre-recruits of carrot prawn and of bigeye flounder on yellow prawn. This was not the case for nylon shrimp where other sources of mortality (factors different and independent from predation and fishing) may have been more important.
2. *M2* estimates on carrot prawn juveniles and carrot prawn adults in the last decades represented the greatest source of total mortality (*Z*) in both cases.
3. For the study period, Chilean hake adults was the main predator of carrot prawn, consuming up to twice as much carrot prawn juveniles (pre-recruits) fraction compared to carrot prawn adults. However, fishing and predation impacted the adult fraction of the Chilean hake stock.
4. Fishing mortality (*F*) and predation mortality (*M2*) might have acted simultaneously and synergistically leading to the decrease in the biomass of carrot prawn off southern Chile in the last decades.
5. Thus, *M2* should be considered both in the evaluation of past dynamics of these stocks used to establish their status and in future projections used to establish biologically acceptable captures. *M0* is important in the dynamics of the nylon shrimp stock and we suggest for future studies to include time series of chlorophyll-*a*, upwelling, river discharge, and others, in the model.

CRedit authorship contribution statement

Mónica E. Barros: Investigation, Data curation, Conceptualization, Software, Writing – original draft, Writing – review & editing. **Ana Arriagada:** Conceptualization, Methodology, Software, Data curation, Validation. **Hugo Arancibia:** Writing – review & editing. **Sergio Neira:** Conceptualization, Writing – review & editing, Supervision, Funding acquisition.

Declaration of Competing Interest

The authors declare the following financial interests/personal relationships which may be considered as potential competing interests:

Monica Barros reports financial support was provided by National Agency for Research and Development. Ana Arriagada reports financial support was provided by National Agency for Research and Development. Sergio Neira reports financial support was provided by National Agency for Research and Development.

Data availability

Data will be made available on request.

Acknowledgements

MB thanks the fellowship ANID Becas/Doctorado Nacional, 21160713 and the Dirección de Postgrado de la Universidad de Concepción. AA thanks ANID Becas/Doctorado Nacional 21202411. SN, AA, and MB acknowledge partial funding by COPAS COASTAL ANID FB210021.

Appendix 1. Multi-stanza parameters. Nomenclature: K vB is von Bertalanffy parameter; RP is recruitment power; $W_{maturity}/W_{inf}$ is the ratio between weight at 50 % maturity and infinite weight (von Bertalanffy)

Stanza group	K vB	RP	$W_{maturity}/W_{inf}$
Chilean Hake	0.22	1	0.11
Common sardine	0.79	1	0.16
Anchovy	0.84	1	0.17
Carrot prawn	0.33	1	0.15

Appendix 2. Entrance data sources for the ecopath model of the study area. Year 1992. Nomenclature: a = adults; j = juveniles; B = biomass in wet weight; P/B = production/biomass ratio; Q/B = consumption/biomass ratio; vB = von Bertalanffy y growth parameters; Y = total landings; DC = food composition (in wet weight); GE = guess estimated. Below is a list of references to the source of the information

N°	Group name	B	P/B	Q/B	vB	Y	DC
1	Orcas	1	2	3			4
2	Dolphin	5	6	6			5
3	Sea birds	5	5	5			5
4	Sea lions	7	8, 9	10			11, 12, 13, 14
5	Chilean hake (a)	15	15, 16	17	18	19	20
6	Chilean hake (j)		21			19	20
7	Black cusk-eel	22	23	21		19	21
8	Big eye flounder	22	24	24		19	21
9	Cardinal fish	22	25	21		19	26
10	Pacific sandperch	22	44	7		19	21
11	Rattail fish	22	21	21		19	21
12	Skates	21	21	21		19	21
13	Jumbo squid	22	27	28		19	27, 28
14	Hoki	5	5	5			5
15	Horse mackerel	29	30	21		19	21
16	Mesopelagic fish		5	5			21
17	Common sardine (a)	31	31, 32	21	33	19	34
18	Common sardine (j)		GE			19	34
19	Anchovy (a)	35	35, 36	21	37 38	19	34
20	Anchovy (j)		GE			19	34
21	Carrot prawn (a)	39	40	21	41	19	42
22	Carrot prawn (j)		GE			19	42
23	Yellow prawn	43	21	21		19	42
24	Nylon shrimp	43	14	14		19	14
25	Macrozooplankton		5	5			
26	Mesozooplankton		5	5			
27	Microzooplankton		5	5			
28	Phytoplankton		21				

N Reference

- 1 Capella, J., Gibbons, J., Vilina, Y. 1999. La Orca. *Orcinus orca* (Delphinidae) en aguas chilenas entre Arica y Cabo de Hornos. *Anales Instituto Patagonia. Serie Cs. Nat.* (Chile). 27:63–72
- 2 Ross, G. J. 2006. Review of the conservation status of Australia's smaller whales and dolphins (p. 112). Canberra: Department of the Environment and Heritage.
- 3 Paves, H., Gonzales, HE. Christensen. V. 2013. Structure and functioning of two pelagic communities in the North Chilean Patagonian coastal system. *Hydrobiologia*. DOI 10.1007/s10750-013-1576-8
- 4 Field, J., Francis, R. 2005. Mass balance models of the Northern California Current. In: Guénette. S. and V. Christensen (eds.). *Food web models and data for studying fisheries and environmental impacts on Eastern Pacific ecosystems*. Fisheries Centre Research Reports 13: 207–216
- 5 Neira, S., Arancibia, H. 2004. Trophic interactions and community structure in the upwelling system off Central Chile (33–39S). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 312: 349–366
- 6 Moloney, C., Jarre, A., Mullon, C., Neira, S., Roux, J., Shannon, L., Arancibia, H., Bozec, Y., Cury, P., Field, J. 2002. Comparison of marine upwelling ecosystems: an ECOPATH calibration exercise. Report of a workshop held from 28 Oct. 1- Nov. 2002. Univ. Cape Town. South Africa. 23 pp.
- 7 Oliva, D., Durán, R., Cárcamo, D., Pizarro, M., Sepúlveda, M. 2020. Estimación poblacional de lobos marinos e impacto de la captura incidental. FIPA 2018–54 (último censo). 41 pp.
- 8 Aguayo, A., Sepúlveda, M., Palma, F., Díaz, H., Yáñez. Y. 1998. Censo poblacional de lobos marinos comunes en el litoral de la V a la IX Región. 218 p. Informe final proyecto Fondo de Investigación Pesquera 96–51. Subsecretaría de Pesca. Valparaíso.
- 9 Sepúlveda, M., Oliva, D., Sielfeld, W., Pérez, M.J., Moraga, R., Schrader, D., Urra, A., Díaz, H., Inostroza, P., Melo, A. 2008. Cuantificación poblacional de lobos marinos en el litoral de la V a IX Región. Informe Final Proyecto FIP 2006–49. 85 pp +Anexos
- 10 Kastelein, RA., Kershaw, J., Berghout, E., Wiepkema, PR. 1995. The food consumption of South American sea lions (*Otaria flavescens*). *Aquatic Mammals* 21:43–53
- 11 George-Nascimento, M. F., Bustamante, R. A., Oyarzun, R. C. 1985. Feeding ecology of the Southern sea lion *Otaria flavescens* Shaw. 1800: food contents and food selectivity. *Marine Biology Progress Series* 21:135–143.
- 12 Muñoz, L., Pavez, G., Quiñones, R., Oliva, D., Santos, M., Sepúlveda, M. 2013. Diet plasticity of the South American sea lion in Chile: stable isotope evidence. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 48: 613–622.
- 13 Aguayo-Lobo, A., Díaz, H., Yáñez, J., Palma, F., Sepúlveda, M. 1998. Censo poblacional del lobo marino común en el litoral de la V a la IX Regiones. Informe Final Proyecto FIP 96–51. 214 pp.

(continued on next page)

(continued)

- 14 Neira, S., Alarcón, R., Arancibia, H., Arriagada, A., Barros, M., Oliva, D., Pavés, H., Sepúlveda, M. 2021. Informe Final Proyecto FIPA 2018–55 Evaluación de la influencia del lobo marino común en la mortalidad natural de las especies objetivo de las pesquerías chilenas. Universidad de Concepción. 266 p. + Anexos
- 15 Tascheri, R., Gálvez, P., Sateler, J. 2018. Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales, año 2018: Merluza común. 2018. Informe 3 consolidado. IFOP. 123 pp + anexos
- 16 Cubillos, L., Alarcón, R., Brante, A. 1999. Empirical estimates of natural mortality for the Chilean hake (*Merluccius gayi*): evaluation of precision. *Fisheries Research*. 42: 147–153.
- 17 Arancibia, H., Catrillao, M., Farías, B. 1998. Evaluación de la demanda de alimento en merluza común y análisis de su impacto en pre-reclutas. Informe Final Proyecto FIP N° 95–17. Universidad de Concepción. Fondo de Investigación Pesquera (FIP). Informe Técnico IT/95–17: 93 pp.
- 18 Aguayo, M., Ojeda, V. 1987. Estudio de la edad y crecimiento de merluza común (*Merluccius gayi* Guichenot. 1848) (*Gadiformes–Merlucciidae*). *Invest. Pesq. (Chile)*. 34: 99–112.
- 19 Servicio Nacional de Pesca (SERNAPESCA). 1992. Anuario estadístico.
- 20 Arancibia, H., Milessi A., Neira, S., Cubillos, L., León, R., Aedo, G., Barros, M., Acuña, E. Informe Pre-final Evaluación de la mortalidad por predación de la merluza común sobre el langostino colorado y langostino amarillo y canibalismo. Fase metodológica. Universidad de Concepción/Universidad Católica del Norte. 299 págs. + anexos.
- 21 Neira, S., Arancibia, H., Cubillos, L. 2004. Comparative analysis of trophic structure of commercial fishery species off Central Chile in 1992 and 1998. *Ecological Modelling*. 172 (2–4). 233–248.
- 22 Lillo et al. 1993. Evaluación directa del stock de merluza común en la zona centro sur. Informe final proyecto FIPA 93–03. 242 pp.
- 23 Barros, ME., Neira, S., Arancibia, H. 2014. Trophic interactions in northern Chile upwelling ecosystem. year 1997. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 42(5): 1109–1125
- 24 Estimated by Pauly equation, growth parameters from Boletín Imarpe. v18. 1999. <http://biblioiarpe.imarpe.gob.pe/bitstream/123456789/980/1/BOL%2018%281-2%29-2.pdf>
- 25 Cubillos, L., Aguayo, M., Castillo-Jordán, C., Peñailillo, J., Neira, M., Sanhueza, E., Pedraza-García M., Salamanca, M. 2009. Edad, crecimiento y mortalidad natural de besugo. Informe Técnico del Fondo de Investigación Pesquera FIP - IT/2007–36: 1–150.
- 26 Leal, E., Contreras, F., Oyarzún, C. 2009. *Gayana* 73(1):95–101.
- 27 Arancibia, H., Barros, M., Neira, S., Alarcón, R., Gretchina, A., Yáñez, A., Ibáñez, C., Cisternas, L., Zúñiga, A., Bruno, C., Alegría, N., Acuña, E., Cortés, A. 2016. Informe Final Proyecto FIP 2013–18. Historia de vida y dinámica poblacional de jibia en aguas nacionales. Universidad de Concepción / INPESCA / UCN. 386 p. + Anexos.
- 28 Arancibia, H., Barros, M., Neira, S., Markaida, U., Yamashiro, C., Icochea, C., Cubillos, L., Ibáñez, C., León, R., Pedraza, M., Acuña, E., Cortés A., Kesternich, V. 2007. Análisis del impacto de la jibia en las pesquerías chilenas de peces demersales. Universidad de Concepción / Universidad Católica del Norte. Pre-Informe Final Proyecto FIP 2005–38: 296 pp.
- 29 Serra, R., Arancibia, H., Arcos, D., Barbieri, MA., Blanco, JL., Córdova, J., Muñoz, H., Núñez, S., Osses, J., Quiñones, R., Robotham, H. 1994. Evaluación directa del stock de Jurel en la zona centro-sur. Informe final. Informes Técnicos FIP 93–02. 148 pp + anexos
- 30 Arancibia, H., Cubillos, L., Arcos, D., Gretchina, A. S., Vilugrón, L. 1995. The fishery of horse mackerel (*Trachurus symmetricus murphyi*) in the south Pacific Ocean, with notes on the fishery off central-southern Chile. *Scientia Marina*. 59(3–4). 589–596.
- 31 Zúñiga, MJ., Bucarey, D., Leal, E., Espíndola, F., Quiroz, JC., 2018. Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales, año 2018 en Sardinia común V-X regiones. 148 pp + anexos
- 32 Cubillos, L., Alarcón, R., Bucarey, D., Canales, M., Sobarzo, P., Vilugrón, L. 1998. Evaluación indirecta del stock de anchoveta y sardina común en la zona centro-sur. Informes Técnicos FIP. FIPIT/ 96–10. 223 pp.
- 33 Cubillos, L.A., Bucarey, D.A., Canales, M. 2002. Monthly abundance estimation for common sardine *Strangomera bentincki* and anchovy *Engraulis ringens* in the central-southern area off Chile (34–40°S). *Fish. Res.*, 57: 117–130.
- 34 Saavedra et al. 2014. FIPA 2013–05. Evaluación hidroacústica de los stocks de anchoveta y sardina común entre la V y X Regiones, año 2014.
- 35 Zúñiga, MJ., Bucarey, D., Leal, E., Espíndola, F., Quiroz, JC., 2018. Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales, año 2018 en anchoveta V-X regiones. Informe 2 de estatus. 124 pp + anexos
- 36 Cubillos, L., Alarcón, R., Bucarey, D., Canales, M., Sobarzo, P., Vilugrón, L. 1998. Evaluación indirecta del stock de anchoveta y sardina común en la zona centro-sur. Informes Técnicos FIP. FIPIT/ 96–10. 223 pp.
- 37 Cubillos, L., Arancibia, H. 1993. On the seasonal growth of common sardine (*Strangomera benincki*) and anchovy (*Engraulis ringens*) off Talcahuano. *Chile. Revista de Biología Marina*. 28(1).
- 38 Canales, M., Leal, E. 2009. Parámetros de historia de vida de la anchoveta *Engraulis ringens* Jenyns, 1842, en la zona centro norte de Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 44(1): 173–179.
- 39 Cavieres, J., Yáñez, A., Zilleruelo, M., Bravo, C. 2018. Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales año 2018: Langostino colorado, 2018. Informe 3 consolidado. IFOP, Valparaíso, Chile. 86 pp + Anexos
- 40 Canales, T.M., Wiff R., Quiroz, J.C., Queirolo, D. 2019. Estimation of natural mortality in two demersal squat lobster species off Chile. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 1639–1650.
- 41 Roa, R., Tapia, F. 1998. Spatial differences in growth and sexual maturity between branches of a large population of the squat lobster *Pleuroncodes monodon*. *Marine Ecology Progress Series*. 167, 185–196. <http://www.jstor.org/stable/24827790>
- 42 Lovrich, G.A. Thiel, M. 2011. Ecology, physiology, feeding and trophic role of squat lobsters. 183–238. In: Poore, G., Ahyong, S., Taylor, J. (Eds). 2011. *The Biology of Squat Lobsters*. 384 pág. CSIRO Publishing. ISBN: 9,780,643,101,722
- 43 Ibarra, M., Leal, E., Yáñez, A. 2020. Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales, año 2021: Crustáceos demersales. Informe Técnico. IFOP. 314 pp.
- 44 Estimated by Pauly equation, growth parameters from Bahamonde E, J Villarroel, M Araya, S Hernández, M Andrade & J Peñailillo. 2008. Estudio biológico-pesquero de los recursos cabinza, machuelo, sierra y blanquillo en la III y IV Regiones. Informe Técnico, Proyecto Fondo de Investigación Pesquera FIP 2006–53. 218 pp + anexos

Appendix 3. Time series by functional group used to calibrate the model. (*) Reproductive potential

Relative Biomasses													
Name	Yellow prawn	Anchovy (j)	Anchovy (a)	Common sardine (j)	Common sardine (a)	Horse mackerel	Chilean hake (a)	Chilean hake (j)	Nylon shrimp	Carrot prawn (a)	Carrot prawn (j)	Reproductive potential	Sea lion
Pool code	23	20	19	18	17	15	5	6	24	21	22	21	4
Type	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1992	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1
1993	0.9926	2.658	0.966	2.9097	0.5732	0.9072	0.9709	1.3004	1.0921	1.2682	0.7178		
1994	0.9838	1.7136	1.0774	1.9039	0.5871	0.7531	1.3317	1.2018	1.2005	1.4797	0.3978		
1995	0.8827	1.101	0.7785	6.1771	0.7235	0.5407	1.7143	1.2219	1.1737	1.5307	0.3247		
1996	0.767	1.0042	0.7018	1.427	1.0739	0.3801	2.0605	1.2171	0.9914	1.414	0.2926		
1997	0.7012	1.476	0.5548	2.1647	0.5168	0.2968	1.9395	1.1801	0.7318	1.1595	0.4666		1
1998	0.5683	1.0665	0.5853	1.6514	0.4989	0.3264	1.9419	1.0923	0.5379	0.9797	0.0862		
1999	0.5608	0.6878	0.652	1.3918	0.3246	0.4159	1.9588	1.203	0.4891	0.6365	0.0104		
2000	0.7838	1.0977	0.3447	2.0302	0.182	0.5248	1.8547	1.2085	0.5498	0.284	0.0233		
2001	0.9763	1.121	0.6357	2.6094	0.4101	0.5976	1.5303	1.0948	0.6863	0.0445	0.0963		
2002	1.1867	1.3698	0.7731	2.734	0.4385	0.66	1.1816	0.688	0.826	0.0842	0.1293		
2003	1.374	2.02	0.8193	3.1041	0.3845	0.6858	0.7046	0.6593	1.0001	0.139	0.2567		
2004	1.475	2.6939	1.1176	3.0352	0.223	0.6513	0.431	0.436	1.1407	0.2579	0.4653		
2005	1.5683	3.2465	1.3586	7.2472	0.2773	0.5809	0.3245	0.503	1.2963	0.4748	1.2254	1	
2006	1.5952	2.1247	1.4317	1.9173	0.9782	0.4815	0.3245	0.4623	1.4239	1.0326	1.1664		
2007	1.5396	0.8805	1.1936	15.7031	0.8472	0.363	0.3414	0.4197	1.5036	1.6181	0.7917	2.2207	0.9804
2008	1.5244	1.0465	0.7939	8.1401	1.9855	0.272	0.3535	0.4293	1.5374	2.0045	0.3583	1.7615	
2009	1.4271	0.5297	0.6123	4.9391	1.3966	0.1935	0.3656	0.3563	1.5591	2.0796	0.2276	1.5352	
2010	1.3137	0.2696	0.2795	11.7571	1.5091	0.1641	0.3148	0.3676	1.5995	1.8513	0.5816	5.6032	
2011	1.1866	0.3151	0.1432	8.2263	1.8718	0.171	0.2857	0.3102	1.5788	1.7146	0.2377	5.7976	
2012	1.0702	0.1599	0.1324	3.237	1.7127	0.188	0.2446	0.2904	1.5276	1.4424	0.1414	4.5151	
2013	0.9938	0.3626	0.108	13.72	1.3431	0.2098	0.201	0.3112	1.4725	1.145	0.0973	2.5183	
2014	0.9168	0.2033	0.1652	4.5093	1.9507	0.24	0.2324	0.3162	1.4096	0.8376	0.2258	1.3363	
2015	0.851	0.6538	0.1727	4.2518	1.5823	0.2896	0.2857	0.3116	1.3869	0.6241	0.3419	2.2035	
2016	0.7507	0.6094	0.2897	11.1101	1.2961	0.3625	0.3705	0.3644	1.3912	0.5636	0.2934	4.4665	
2017	0.6594	0.8505	0.3094	11.1667	1.4096	0.494	0.4213	0.3426	1.4513	0.5626	0.361	1.513	
2018	0.5535	0.4071	0.47						1.4621				1.3199

Average weight (relative)

Name	Chilean hake (a)	Chilean hake (j)	Common sardine (a)	Common sardine (j)	Anchovy (a)	Anchovy (j)
Pool code	5	6	17	18	19	20
Type	7	7	7	7	7	7
1992	1	1	1	1	1	1
1993	1,019	0,7728	1,0206	1,6452	1,0766	1,5152
1994	1,0625	0,9072	1,0488	1,4516	1,0848	1,0152
1995	1,0764	0,944	1,0807	2,0645	0,9244	1,0152
1996	1,0926	0,9088	1,0722	1,5806	0,8968	1,1061
1997	1,086	0,8352	1,075	3,5161	1,1318	1,2576
1998	0,9924	0,9696	1,1548	3,4194	1,0705	1,1515
1999	0,9477	0,8848	1,242	1,9677	1,0501	0,9394
2000	1,0164	1,0064	1,0835	1,8065	1,093	0,803
2001	0,9507	0,776	1,0206	1,5806	0,9918	0,8939
2002	0,8803	0,8928	0,9737	1,7419	0,8396	0,8788
2003	0,8409	0,7136	0,9409	2,4516	0,9295	1,2121
2004	0,8861	0,7408	0,7552	2,871	1,239	1,2879
2005	1,0227	0,7008	1,0019	1,6129	1,0919	1,3636
2006	0,9904	0,6096	1,1173	2,3871	0,998	1,0909
2007	0,9642	0,7024	1,0994	1,871	1,1318	0,8788
2008	0,9313	0,6288	0,9568	1,6452	1,0746	1,0606
2009	0,9675	0,752	0,8133	1,6129	1,0797	1,0455
2010	0,9737	0,7168	1,1764	2,1935	1,0184	0,9242
2011	0,9567	0,7216	0,8762	1,3226	1,047	1,1364
2012	0,9759	0,7872	0,848	2,3871	1,141	1,1212
2013	0,9555	0,7488	0,9456	3,0323	1,1369	1,5606
2014	1,0107	0,7712	0,925	1,5806	1,3095	1,2121
2015	0,9577	0,8256	0,9315	2,6774	1,5158	2,2121
2016	1,0028	0,776	0,9334	2,6774	1,5373	1,5758
2017	1,0028	0,776	0,7739	2,6774	1,3228	1,4848
2018					1,666	0,9091

(continued on next page)

(continued)

Name	Landings (ton/km2)										
	Anchovy (j)	Anchovy (a)	Common sardine (j)	Common sardine (a)	Horse mackerel	Yellow prawn	Chilean hake (a)	Chilean hake (j)	Carrot prawn (a)	Carrot prawn (j)	Nylon shrimp
Pool code	20	19	18	17	15	23	5	6	21	22	24
Type	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
1992	0,0307	2,608	0,6618	4,5084	34,3948	0,0298	0,9023	0,0076	0,0397	0,0005	0,0449
1993	0,0469	2,0251	0,4427	2,0793	34,6537	0,0136	0,9688	0,0856	0,0333	0,0003	0,042
1994	0,1135	4,6572	1,5794	2,0325	43,2759	0,0398	1,114	0,0475	0,0243	0,0001	0,0549
1995	0,0527	2,5271	0,419	0,7946	47,1602	0,0391	1,2797	0,0151	0,0496	0,0001	0,063
1996	0,0756	3,5543	1,9027	1,737	41,5827	0,0374	1,5778	0,0112	0,0776	0,0002	0,062
1997	0,1016	2,8376	1,1613	4,3981	31,1157	0,0862	1,3601	0,0455	0,0896	0,0004	0,0508
1998	0,0293	1,1926	0,2265	0,517	17,0701	0,0681	1,468	0,0511	0,12	0,0001	0,0375
1999	0,0667	4,0064	0,7711	1,3726	12,8765	0,033	2,0156	0,062	0,1215	0	0,0247
2000	0,0143	0,382	0,7914	1,278	13,213	0,0124	2,6033	0,0171	0,0859	0,0002	0,0111
2001	0,0026	0,1691	0,3511	0,1768	17,6675	0,0027	2,9256	0,0102	0	0	0,0128
2002	0,0599	2,7263	1,547	1,6478	15,697	0,0031	2,8598	0,0022	0,0013	0	0,012
2003	0,096	2,9875	1,3451	1,6098	10,4423	0,004	2,8492	0,0137	0	0	0,0172
2004	0,0955	3,5937	2,05	1,8496	12,3666	0,0079	1,719	0,2219	0,0003	0	0,0169
2005	0,1341	4,3718	1,73	0,8122	12,4028	0,0117	1,0124	0,1435	0,0003	0	0,0247
2006	0,1694	6,4211	4,2689	0,9251	13,4011	0,0263	1,0499	0,1137	0,0005	0	0,0315
2007	0,0724	5,8048	0,8515	2,7547	10,8169	0,0327	1,0298	0,0752	0,0007	0	0,0322
2008	0,057	3,6134	5,2603	2,2056	4,0302	0,0442	1,1436	0,1177	0,0017	0	0,0307
2009	0,0768	4,3189	3,5533	5,9224	5,2661	0,0431	1,0753	0,1177	0,0253	0	0,0305
2010	0,0588	2,241	2,654	3,6584	3,8068	0,0432	1,0212	0,0976	0,02	0,0001	0,0351
2011	0,056	1,1048	3,8095	4,524	2,0744	0,037	0,9169	0,1692	0,0355	0	0,0319
2012	0,02	0,7601	3,8863	4,7619	2,3913	0,0284	0,6977	0,2083	0,0502	0	0,0333
2013	0,02	0,4391	0,8583	3,3535	2,4201	0,0236	0,6655	0,2594	0,0688	0,0001	0,0369
2014	0,0129	0,5712	2,9455	2,2935	2,8656	0,0188	0,3248	0,1465	0,07	0,0002	0,0047
2015	0,028	0,6403	1,29	2,908	2,4458	0,0321	0,3941	0,0665	0,0574	0,0003	0,0364
2016	0,0209	0,7354	0,788	2,2362	3,3559	0,0288	0,1614	0,0489	0,0434	0,0003	0,042
2017	0,0231	0,5948	2,1565	1,9425	3,6576	0,0308	0,1982	0,0171	0,0478	0,0005	0,0408
2018	0,0077	0,6179	2,0021	1,575	4,5555		0,2279	0,0197			0,0455

Name	Fishing mortality (Y/B)										
	Anchovy (j)	Anchovy (a)	Common sardine (j)	Common sardine (a)	Yellow prawn	Chilean hake (a)	Chilean hake (j)	Carrot prawn (a)	Carrot prawn (j)	Nylon shrimp	Horse mackerel
Pool code	20	19	18	17	23	5	6	21	22	24	15
Type	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
1992	0,0099	0,298	0,436	0,5611	0,0553	0,2171	0,0009	0,1037	0,0051	0,255	0,2997
1993	0,0057	0,2396	0,1002	0,4515	0,0254	0,2401	0,008	0,0685	0,0036	0,2186	0,3329
1994	0,0213	0,494	0,5466	0,4309	0,0751	0,2013	0,0048	0,0428	0,0021	0,26	0,5008
1995	0,0154	0,371	0,0447	0,1367	0,0824	0,1796	0,0015	0,0845	0,0034	0,3051	0,7601
1996	0,0242	0,5788	0,8785	0,2013	0,0905	0,1843	0,0011	0,1431	0,0055	0,3555	0,9534
1997	0,0222	0,5845	0,3534	1,0591	0,2285	0,1688	0,0047	0,2015	0,0081	0,3946	0,9135
1998	0,0088	0,2329	0,0904	0,129	0,2227	0,1819	0,0057	0,3195	0,0169	0,3964	0,4557
1999	0,0312	0,7022	0,365	0,5263	0,1092	0,2476	0,0063	0,4978	0,0318	0,2875	0,2698
2000	0,0042	0,1267	0,2568	0,8738	0,0295	0,3378	0,0017	0,7894	0,0695	0,1147	0,2194
2001	0,0008	0,0304	0,0887	0,0537	0,0052	0,4601	0,0011	0,0029	0,0001	0,1059	0,2576
2002	0,0141	0,403	0,3728	0,4677	0,0049	0,5824	0,0004	0,0407	0,0026	0,0827	0,2073
2003	0,0153	0,4167	0,2855	0,521	0,0053	0,9731	0,0025	0	0	0,0975	0,1327
2004	0,0114	0,3675	0,445	1,0324	0,0099	0,9598	0,062	0,0032	0,0002	0,0843	0,1655
2005	0,0133	0,3678	0,1573	0,3645	0,0139	0,7509	0,0347	0,0018	0,0001	0,1082	0,1861
2006	0,0257	0,5126	1,4669	0,1177	0,0306	0,7787	0,0299	0,0012	0,0001	0,1259	0,2425
2007	0,0265	0,5558	0,0357	0,4046	0,0394	0,7259	0,0218	0,0012	0,0001	0,1216	0,2597
2008	0,0175	0,5201	0,4257	0,1382	0,0539	0,7785	0,0334	0,0022	0,0001	0,1136	0,1291
2009	0,0466	0,8061	0,474	0,5277	0,0561	0,7078	0,0402	0,0317	0,0011	0,1112	0,2371
2010	0,0702	0,9163	0,1487	0,3017	0,0612	0,7807	0,0323	0,0281	0,0009	0,1247	0,2022
2011	0,0572	0,8818	0,3051	0,3008	0,058	0,7723	0,0664	0,054	0,0019	0,115	0,1057
2012	0,0403	0,6561	0,791	0,346	0,0493	0,6866	0,0873	0,0907	0,0034	0,1239	0,1108
2013	0,0177	0,4648	0,0412	0,3107	0,0442	0,7969	0,1015	0,1567	0,0055	0,1423	0,1005
2014	0,0204	0,3952	0,4304	0,1463	0,0382	0,3363	0,0564	0,2179	0,0078	0,019	0,104
2015	0,0138	0,4236	0,1999	0,2287	0,0701	0,3319	0,026	0,24	0,0098	0,149	0,0736
2016	0,011	0,2901	0,0467	0,2147	0,0712	0,1048	0,0163	0,2007	0,0104	0,1717	0,0807
2017	0,0087	0,2197	0,1272	0,1715	0,0869	0,1132	0,0061	0,2217	0,0126	0,1598	0,0645
2018	0,0061	0,1503								0,1767	

Appendix 4. Vulnerability parameter setting obtained from the best fitting scenario. Shaded interactions are those 13 values to which Ecosim model is most sensitive (measure as change is sum of squares)

Prey \ predator	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1 Orcas									
2 Dolphin									
3 Sea birds	2								
4 Sea lions	2								
5 Chilean hake (a)		2	2	2			2		
6 Chilean hake (j)		2	2	2	1	1	2	2	
7 Black cusk-eel	2			2					
8 Big eye flounder				2	2				
9 Cardinal fish									
10 Pacific sandperch									
11 Rattail fish									
12 Skates	2								
13 Jumbo squid	2	2							
14 Hoki				2	2				
15 Horse mackerel	2	2		2	2				
16 Mesopelagic fish		2	2		2	2			
17 Common sardine (a)	2	2	2	2	2	2			
18 Common sardine (j)		2	2		2	2			
19 Anchovy (a)	2	2	2	2	2	2			
20 Anchovy (j)	2		2		2	2			
21 Carrot prawn (a)					2	1		2	
22 Carrot prawn (j)					1.00E+10	1.00E+10	2	2	
23 Yellow prawn					2		2	2	
24 Nylon shrimp							2	2	
25 Macrozooplankton					2	1.00E+10		2	2
26 Mesozooplankton									
27 Microzooplankton									
28 Phytoplankton									
29 Detritus									

(continued on next page)

(continued)

Prey \ predator	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1 Orcas									
2 Dolphin									
3 Sea birds									
4 Sea lions									
5 Chilean hake (a)				2					
6 Chilean hake (j)	2			2					
7 Black cusk-eel									
8 Big eye flounder									
9 Cardinal fish				2					
10 Pacific sandperch				2					
11 Rattail fish				2					
12 Skates									
13 Jumbo squid				2					
14 Hoki				2					
15 Horse mackerel				2					
16 Mesopelagic fish					2				
17 Common sardine (a)				2					
18 Common sardine (j)									
19 Anchovy (a)				2					
20 Anchovy (j)									
21 Carrot prawn (a)									
22 Carrot prawn (j)		2	2						
23 Yellow prawn		2	2						
24 Nylon shrimp		2							
25 Macrozooplankton	2	2			2	1.00E+10	2	2	2
26 Mesozooplankton							2	2	2
27 Microzooplankton		2						2	2
28 Phytoplankton								2	2
29 Detritus									

(continued on next page)

(continued)

Prey \ predator	19	20	21	22	23	24	25	26	27
1 Orcas									
2 Dolphin									
3 Sea birds									
4 Sea lions									
5 Chilean hake (a)									
6 Chilean hake (j)									
7 Black cusk-eel									
8 Big eye flounder									
9 Cardinal fish									
10 Pacific sandperch									
11 Rattail fish									
12 Skates									
13 Jumbo squid									
14 Hoki									
15 Horse mackerel									
16 Mesopelagic fish									
17 Common sardine (a)									
18 Common sardine (j)									
19 Anchovy (a)									
20 Anchovy (j)									
21 Carrot prawn (a)									
22 Carrot prawn (j)									
23 Yellow prawn									
24 Nylon shrimp									
25 Macrozooplankton	2	1.00E+10					2		
26 Mesozooplankton	2	2							
27 Microzooplankton	2	2					1	2	2
28 Phytoplankton	2	2	2	2	2	2	29.680	2	1
29 Detritus			1.356	2.613	2	2			

References

Ahumada, M., Queirolo, D., Apablaza, P., Wiff, R., Plaza, G., Lima, M., Montero, J., Flores, A., Klarian, S., 2021. Informe final, convenio de desempeño 2021, evaluación directa de langostino amarillo, langostino colorado y camarón nailon entre las regiones de Antofagasta y Biobío, año 2020. Subsecretaría de Economía y EMT. 92 págs. + Anexos.

Akaike, H., 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Trans. Automat. Contr.* 19 (6), 716–723. <https://doi.org/10.1109/tac.1974.1100705>.

Alexander, K.A., Heymans, J.J., Magill, S., Tomczak, M.T., Holmes, S.J., Wilding, T.A., 2015. Investigating the recent decline in gadoid stocks in the west of Scotland shelf ecosystem using a foodweb model. *ICES J. Mar. Sci.* 72 (2), 436–449. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu149>.

Allendorf, F.W., England, P.R., Luikart, G., Ritchie, P.A., Ryman, N., 2008. Genetic effects of harvest on wild animal populations. *Trends Ecol. Evol. (Amst.)* 23, 327–337. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.02.008>.

Anderson, C., Hsieh, C., Sandin, S.A., Hewitt, R., Hollowed, A., Beddington, J., May, R. M., Sugihara, G., 2008. Why fishing magnifies fluctuations in fish abundance. *Nature* 452, 835–839. <https://doi.org/10.1038/nature06851>.

Arancibia, H., 1991. A fishery-ecological analysis of the carrot prawn (*Pleuroncodes monodon*) resource, and its interaction with Chilean hake (*Merluccius gayi*) and big-eye flounder (*Hippoglossina macrops*). *Biología Pesquera* 20, 37–48.

Arancibia, H., Barros, M., Neira, S., Alarcón, R., Gretchina, A., Yáñez, A., Ibáñez, C., Cisternas, L., Zúñiga, A., Bruno, C., Alegría, N., Acuña, E., Cortés, A., 2016. Informe Final Proyecto FIP 2013-18. Historia de Vida y Dinámica Poblacional De Jibia En Aguas Nacionales. Universidad de Concepción /INPESCA / UCN, p. 386. + Anexos. <https://www.subpesca.cl/fipa/613/w3-propertyname-681.html>.

Arancibia, H., Milessi, A., Neira, S., Cubillos, L., León, R., Aedo, G., Barros, M., Acuña, E., 2006. Informe Final FIPA 2004-43 Evaluación de La Mortalidad Por Predación De La Merluza Común Sobre El Langostino Colorado y Langostino Amarillo, y Canibalismo. Fase Metodológica. Universidad de Concepción/Universidad Católica del Norte, 299 págs. + Anexos. <https://www.subpesca.cl/fipa/613/w3-propertyname-681.html>.

Bahamonde, R., Leiva, B., Canales, C., Barbieri, M.A., Cortés, J., Quiroz, J.C., Arana, P., Guerrero, A., Ahumada, M., Melo, T., Queirolo, D., Hurtado, C., Gálvez, P., 2004. Evaluación directa del langostino Colorado y langostino Amarillo entre la II y VIII regiones, año 2003. Informe Final, Proyecto FIP 2003-31: 287 pp. + Anexos. <https://www.subpesca.cl/fipa/613/w3-propertyname-681.html>.

Barros, M.E., Alarcón-Muñoz, R., Arancibia, H., 2023. Spatio-temporal distribution of the reproductive potential of squat lobster (*Pleuroncodes monodon*) female stock in central-south Chile. *Cienc. Mar.* 49, e3321. <https://doi.org/10.7773/cm.y2023.3321>.

Camanchaca S.A. y Filiales., 2022. Análisis razonado de los estados financieros consolidados. Informe técnico, 43 p. (visit webpage Jun 2022).

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

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

Canales, C.M., Company, J.B., Arana, P.M., 2016c. Population structure of nylon shrimp *Heterocarpus reedi* (Crustacea: Caridea) and its relationship with environmental variables off Chile. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 44 (1), 144–154. [10.3856/vol44-issue1-fulltext-15](https://doi.org/10.3856/vol44-issue1-fulltext-15).

- Cavieres, G., Yáñez, A., Zilleruelo, M., Bravo, C., 2018. Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales, año 2018: langostino Colorado, 2018. Informe 3 consolidado. Valparaíso (Chile). IFOP 87.
- 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., Walters, C.J., 2004. Ecopath with ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecol. Modell.* 172, 109–139. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.09.003>.
- Colléter, M., Valls, A., Guitton, J., Gascuel, D., Pauly, D., Christensen, V., 2015. Global overview of the applications of the ecopath with ecosim modeling approach using the ecobase models repository. *Ecol. Modell.* 302, 42–53. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.01.025>.
- Corrales, X., Coll, M., Ofir, E., Piroddi, C., 2017. Hindcasting the dynamics of an Eastern Mediterranean marine ecosystem under the impacts of multiple stressors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 580, 17–36. <https://doi.org/10.3354/meps12271>.
- Crowder, L.B., Hazen, E.L., Avissar, N., Bjorkland, R., Latanich, C., Ogburn, M.B., 2008. The impacts of fisheries on marine ecosystems and the transition to ecosystem-based management. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 39, 259–278. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173406>.
- Dias, B.S., Frisk, M.G., Jordan, A., 2021. Contrasting fishing effort reduction and habitat connectivity as management strategies to promote alewife (*Alosa pseudoharengus*) recovery using an ecosystem model. *Limnol. Oceanogr.* 67 (SS–S22) <https://doi.org/10.1002/lno.1187>.
- Flores, A., Wiff, R., Ahumada, M., Queirolo, D., Apablaza, P., 2021. Coping with El Niño: phenotypic flexibility of reproductive traits in red squat lobster determines recruitment success. *ICES J. Mar. Sci.* 78 (10), 3709–3723. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsab216>.
- Funtowicz, S.O., Ravetz, J.R., 1990. *Uncertainty and Quality in Science for Policy*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Gallardo, M.A., González, A.E., Ramos, M., Mujica, A., Muñoz, P., Sellanes, J., Yannicelli, B., 2017. Reproductive patterns in demersal crustaceans from the upper boundary of the OMZ off north-central Chile. *Cont. Shelf Res.* 141 (1), 26–37. doi.org/10.1016/j.csr.2017.04.011.
- Gálvez, P., Sateler, J., Céspedes, R., Chong, L., Adasme, L., González, J., Garcés, E., San Juan, R., 2019. Programa de seguimiento de las principales pesquerías nacionales, año 2019. Pesquerías demersales y de aguas profundas (Documento técnico de avance: Pesquerías demersales, 2019. Convenio de Desempeño IFOP-Minecon, 2019) Valparaíso, Chile: Instituto de Fomento Pesquero.
- Glantz, M.H., 2015. Shades of chaos: lessons learned about lessons learned about forecasting El Niño and its impacts. *Int. J. Disaster Risk Sci.* 6, 94–103. <https://doi.org/10.1007/s13753-015-0045-6>.
- Guzmán, F., Bascur, M., Olavarria, L., Mora, S., Riera, R., Urzúa, A., 2020. Seasonal and interannual changes in reproductive parameters and eggs biochemical composition of the fishery resource Pleuroncodes monodon (Decapoda: Munididae) from the Humboldt current system. *Fish. Res.* 221, 105404 <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2019.105404>.
- Halpern, B.S., Frazier, M., Potapenko, J., Casey, K.S., Koenig, K., Longo, C., Lowndes, J. S., Rockwood, R.C., Selig, E.R., Selkoe, K.A., 2015. Spatial and temporal changes in cumulative human impacts on the world's ocean. *Nat. Commun.* 6.
- Heymans, J.J., Coll, M., Link, J.S., Mackinson, S., Steenbeek, J., Walters, C., Christensen, V., 2016. Best practice in ecopath with ecosim food-web models for ecosystem-based management. *Ecol. Modell.* 331, 173–184. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.12.007>.
- Jorquera, A., 2017. Caracterización oceanográfica y acoplamiento bentopelágico en las bahías de Valparaíso y Concepción. Trabajo de titulación para optar al título de oceanógrafo. Pontificia Universidad Católica de Valparaíso Facultad de Ciencias del Mar y Geografía Escuela de Ciencias del Mar. 101 p. <http://repositorio.ucv.cl/handle/10.4151/66892> [Download; August 2023].
- Libralato, S., Christensen, V., Pauly, D., 2006. A method for identifying keystone species in food web models. *Ecol. Modell.* 195, 153–171. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.11.029>.
- Lillo, S., Bahamonde, R., Olivares, J., Saavedra, J.C., Molina, E., Díaz, E., Rojas, M., Braun, M., Angulo, J., Valenzuela, V., Núñez, S., Vásquez, S., Sepúlveda A., Soto S., Saavedra A., 2013. Evaluación hidroacústica de merluza común, año 2012. Informe Final FIP N° 2012-04. Fondo de Investigación Pesquera, Instituto de Fomento Pesquero, IFOP. 163 p + Anexos.
- Lloret-Lloret, E., Albo-Puigserver, M., Giménez, J., Navarro, J., Pennino, M.G., Steenbeek, J., Bellido, J.M., Coll, M., 2022. Small pelagic fish fitness relates to local environmental conditions and trophic variables. *Prog. Oceanogr.* 202, 102745 <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102745>.
- Lovrich, G.A., Thiel, M., 2011. Ecology, physiology, feeding and trophic role of squat lobsters 183–238. In: Poore, G., Ahyong, S., Taylor, J. (Eds.), 2011. *The Biology of Squat Lobsters*. CSIRO Publishing, Melbourne, Australia, p. 384. ISBN: 9780643101722.
- Mackinson, S., 2014. Combined analyses reveal environmentally driven changes in the North Sea ecosystem and raise questions regarding what makes an ecosystem model's performance credible? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 71 (1), 31–46.
- Mackinson, S., Daskalov, G., Heymans, J.J., Neira, S., Arancibia, H., Zetina-Rejon, M., Jiang, H., Cheng, H.Q., Coll, M., Arreguin-Sanchez, F., Keeble, K., Channon, L., 2009. Which forcing factors fit? Using ecosystem models to investigate the relative influence of fishing and changes in primary productivity on the dynamics of marine ecosystems. *Ecol. Modell.* 220 (21), 2972–2987. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.10.021>.
- Molina, E., Legua, J., Lillo, S., Olivares, J., Saavedra, J.C., Díaz, E., Rojas, M., Angulos, J., Osorio, F., Velasco, E., Núñez, S., Vásquez, S., Luna, R., Leiva, B., 2018. Evaluación directa de merluza común, 2017. Informe Final. IFOP. 105 pp + Anexos.
- Narvarte, M.A., Avaca, M., de la Barra, P., Góngora, M., Jaureguizar, A., Ocampo, M., Romero, M., Storero, L., Svendsen, G., Tapella, F., Zaidman, P., González, R., 2021. The Patagonian fisheries over time: facts and lessons to be learned to face global change. In: Walter Helbling, E., Narvarte, M.A., González, R.A., Villafañe, V.E. (Eds.), *Global Change in Atlantic Coastal Patagonian Ecosystems*. Natural and Social Sciences of Patagonia. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-86676-1_14.
- Neira, S., Arancibia, H., 2004. Trophic interactions and community structure in the upwelling system off Central Chile (33–39S). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 312, 349–366. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2004.07.011>.
- Neira, S., Arancibia, H., 2008. Overview of the Chilean hake (*Merluccius gayi*) stock, a biomass forecast, and the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) predator-prey relationship off central Chile (33S–39S). California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report, 49:104–115.
- Neira, S., Arancibia, H., Cubillos, L., 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>.
- Ossa, L., Henríquez, S., Vega, R., 2019. Programa De Investigación Del Descarte y Captura De Pesca Incidental En Pesquerías Pelágicas - Programa de Monitoreo y Evaluación De Los Planes De Reducción Del Descarte y De La Pesca Incidental 2018-2019 Regiones. Informe Final. Instituto de Fomento Pesquero. Subsecretaría de Economía y EMT, Valparaíso, Chile, 20 p + Anexos.
- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R., Torres, F., 1998. Fishing down marine food webs. *Science* 279, 860–863. <https://doi.org/10.1126/science.279.5352.860>.
- Pauly, D., Christensen, V., Guénette, S., Pitcher, T.J., Sumaila, U.R., Walters, C.J., Watson, R., Zeller, D., 2002. Towards sustainability in world fisheries. *Nature* 418, 689–695. <https://doi.org/10.1038/nature01017>.
- 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>.
- Pérez-Rodríguez, A., Howell, D., Casas, M., Saborido-Rey, F., Ávila-de Melo, A., 2017. Dynamic of the Flemish Cap commercial stocks: use of a gadget multispecies model to determine the relevance and synergies among predation, recruitment, and fishing. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 74 (4), 582–597. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0111>.
- Pérez-Rodríguez, A., Umar, I., Goto, D., Howell, D., Mosqueira, I., González-Troncoso, D., 2022. Evaluation of harvest control rules for a group of interacting commercial stocks using a multispecies MSE framework. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* <https://doi.org/10.1139/cjfas-2021-0069>, 31 January 2022.
- Pinsky, M.L., Palumbi, S.R., 2014. Meta analysis reveals lower genetic diversity in overfished populations. *Mol. Ecol.* 23, 29–39. <https://doi.org/10.1111/mec.12509>.
- Polovina, J.J., Ow, M.D., 1985. An approach to estimating an ecosystem box model. *Fish. Bull.* 83 (3), 457–460.
- Ponce, T., 2020. Estructura Trófica De La Comunidad Bentodemersal Asociada a La Pesca De Arrastre Centro Sur De Chile, Basada En Su Composición Isotópica. Tesis de la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas de la Universidad de Concepción, para optar al grado de Magíster en Ciencias c/m en Pesquerías. <http://repositorio.udc.cl/jspui/handle/11594/9400>.
- Queirolo, D., Ahumada, M., Wiff, R., Paramo, J., Arana, P., Palma, S., Lima, M., Flores, A., 2015. Evaluación directa de langostino Amarillo y langostino Colorado entre la II y VIII regiones, año 2014. Informe 1, 251.
- Queirolo, D., Ahumada, M., Wiff, R., Paramo, J., Arana, P., Palma, S., Lima, M., Montero, J., Canales, M., Flores, A., López, F., 2016. Evaluación directa de langostino Amarillo y langostino Colorado entre la II y VIII regiones, año 2016. Pre Informe Final. 283 pp.
- Roa, R., Gallardo, V.A., Ernst, B., Baltazar, M., Cañete, J.I., Enríquez-Briones, S., 1995. Nursery ground, age structure and abundance of juvenile squat lobster *Pleuroncodes monodon* on the continental shelf off central Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 116, 47–54.
- Roa, R., Tapia, F., Cid, L., Quinones, R., Erns, B., Figueroa, D., Arancibia, H., Galleguillos, R., Retamal, M., 1997. Evaluación directa del stock de langostino Colorado en la zona centro-sur. Informe final. Proyecto FIP IT/96-23, 131 pp. <https://www.subpesca.cl/fipa/613/w3-propertyname-681.html>.
- Robinson, J.P., Williams, I.D., Edwards, A.M., Mcpherson, J., Yeager, L., Vigliola, L., Brainard, R.E., Baum, J.K., 2017. Fishing degrades size structure of coral reef fish communities. *Glob. Change Biol.* 23, 1009–1022. <https://doi.org/10.1111/gcb.13482>.
- Sagua, C., Cubillos, L.A., Canales, C., Alarcón-Muñoz, 2021. The recruitment dynamics of the nylon shrimp *Heterocarpus reedi*, effects of climate and predation off Chile. *Fish. Res.* 235, 105817 <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105817>.
- Scott, E., Serpetti, N., Steenbeek, J., Heymans, J.J., 2016. A stepwise fitting procedure for automated fitting of ecopath with ecosim models. *SoftwareX*. <https://doi.org/10.1016/j.softx.2016.02.002>.
- Serpetti, N., Baudron, A.R., Burrows, M.T., Payne, B.L., Helaouet, P., Fernandes, P.G., Heymans, J.J., 2017. Impact of ocean warming on sustainable fisheries management informs the ecosystem approach to fisheries. *Sci. Rep.* 7 (1), 1–15. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-13220-7>.
- Servicio Nacional de Pesca y Acuicultura, 2022. Anuario Estadístico de Pesca y Acuicultura año 2022. <http://www.sernapesca.cl/informacion-utilidad/anuarios-estadisticos-de-pesca-y-acuicultura>.
- Subsecretaría de Pesca y Acuicultura, 2023. Estado de la situación de las principales pesquerías de chilenas, 2022. 130 p + anexos. https://www.subpesca.cl/portal/618/articles-117812_recurso_1.pdf.

- Tomczak, M.T., Niiranen, S., Hjerne, O., Blenckner, T., 2012. Ecosystem flow dynamics in the Baltic proper-using a multi-trophic dataset as a basis for food-web modelling. *Ecol. Modell.* 230, 123–147. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.12.014>.
- Ulanowicz, R.E., Puccia, C.J., 1990. Mixed trophic impacts in ecosystems. *Coenoses* 5, 7–16. <http://www.jstor.com/stable/43461017>.
- Urrutia, O., Parra, R., Bermúdez, J., 2015. Recuperación De Pesquerías: Análisis de Experiencias Comparadas. Ediciones Universitarias de Valparaíso Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso (Chile), p. 156. Registro de Propiedad Intelectual N° 254.580, ISBN: 978-956-17-0636-1. https://www.subpesca.cl/portal/616/articles-95999_recurso_1.pdf.
- Valls, A., Coll, M., Christensen, V., 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>.
- 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. <https://doi.org/10.1023/A:1018479526149>.
- Walters, C., Pauly, D., Christensen, V., Kitchell, J.F., 2000. Representing density dependent consequences of life history strategies in aquatic ecosystems: ecoSim II. *Ecosystems* 3 (1), 70–83. <https://doi.org/10.1007/s100210000011>.
- Worm, B., Barbier, E.B., Beaumont, N., Duffy, J.E., Folke, C., Halpern, B.S., Jackson, J.B., Lotze, H.K., Micheli, F., Palumbi, S.R., 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* 314, 787–790. <https://doi.org/10.1126/science.1132294>.
- 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., Lang, C., Barbieri, M.A., Montenegro, C., Andrade, C., 2022. Informe Del “Seminario Internacional: Manejo de Recursos Acuáticos Con Enfoque Ecosistémico: Avances, Brechas y Perspectivas”. Organizan Sociedad Chilena de Ciencias del Mar e Instituto De Fomento Pesquero, Chile. Ediciones del Instituto de Fomento Pesquero, Valparaíso, Chile, 52 páginas. Disponible en línea. <https://www.ifop.cl/enfoque-eco-sistemico/visto6deabrilde2023>.
- Zilleruelo, M., Bravo, C., Párraga, D., 2022. Boletín de difusión, programa de seguimiento de las principales pesquerías nacionales, año 2021: pesquería de crustáceos demersales. Subsecretaría de Economía y EMT 45.

5.3. Capítulo 3: Simulación de AMP y su impacto sobre el stock *G. monodon* y especies asociadas en Chile centro sur entre los años 1992 y 2018

Mónica E. Barros, Sergio Neira, Marta Coll, Ana Arriagada

Artículo en preparación.

Simulación de AMP y su impacto sobre el stock *Grimothea monodon* y especies asociadas en Chile centro sur entre los años 1992 y 2018

Resumen

Se evaluó el impacto de cierres espaciales y temporales de la pesquería en la biomasa de langostino colorado *Grimothea monodon* y la de otras especies asociadas a la explotación de este recurso en Chile centro sur (33°-39°S) mediante modelación ecotrófica. Para ello se utilizó el modelo construido en el Capítulo 2 de esta tesis agregando la componente espacial mediante el módulo (Ecospace del software Ecopath with Ecosim). Se simuló dos áreas marinas protegidas (AMP) en las zonas donde se concentra el potencial reproductivo de langostino colorado, a saber: AMP₁ entre 33°30' S y 34°30' S y AMP₂ entre 35°30' S y 36°30' S. En Ecospace se modeló tres configuraciones espaciales: “sin AMP”, “con ambas AMP”, y “con alternancia entre ambas AMP”. En cada configuración espacial se simuló escenarios temporales con la situación actual (pesca y vedas temporales, F =variable), y sin pesca ($F=0$). Los escenarios simularon el período desde el año 1992 al 2018, considerando principalmente las flotas de cerco industrial y artesanal de crustáceos demersales (langostino colorado, amarillo y camarón), y la de arrastre de merluza común. El impacto de cada escenario se midió como i) los cambios de la biomasa al final de la simulación con respecto a la biomasa inicial de langostino colorado y especies asociadas, ii) los cambios estimados de biomasa con respecto a los valores observados de biomasa (cruceros), y iii) el tiempo recuperación de langostino colorado. Se observó que en la situación sin AMP el langostino colorado se recuperó entre 7 y 9 años, manteniendo luego su biomasa en el tiempo con valores superiores a los observados. Además, el langostino colorado se recupera en 9 años con el cierre de la flota langostinera, y en 7 años si se incluye el cierre de la flota merlucera durante las vedas biológicas de muda o crecimiento (enero-febrero) y de reproducción (septiembre). En la situación con AMP, el cierre prolongado de la flota merlucera por más tiempo resultó en aumento de la biomasa de merluza común y la disminución de la biomasa de langostino colorado. Esto sería por efecto de la depredación de merluza sobre langostino. El cierre de la actividad pesquera

para ambas flotas, sin AMP, durante las vedas reglamentarias, incrementó la biomasa de langostino colorado adulto en un 75% en un plazo de 7 años, con respecto a la biomasa observada. Además, este escenario favoreció la recuperación de otros crustáceos y peces demersales asociados a su pesquería. Se concluye que, *i*) las vedas temporales benefician positivamente la recuperación del recurso langostino colorado y también al langostino amarillo, camarón nailon y otros peces demersales (e.g. merluza común), *ii*) la recuperación del langostino colorado depende del cumplimiento estricto de las vedas, logrando una recuperación de su biomasa en 7 a 9 años. Aunque incluir el cierre de ambas flotas langostinera y merluceras permite tiempos de recuperación similares, el incremento de la biomasa es menor, *iii*) el cierre prolongado por más de tres meses de la flota merlucera, favorece el incremento de la biomasa de merluza común y lenguado afectando la biomasa de langostino colorado por efecto de la depredación. Los resultados de esta investigación son útiles para la implementación del enfoque ecosistémico en el recurso langostino colorado y sus especies asociadas.

Introducción

En Chile, el manejo de la pesquería del recurso langostino colorado (*Grimothea monodon*) está regulado por la Ley General de Pesca y Acuicultura (LGPA). Además, se han adoptado varias medidas para establecer regímenes de administración y acceso a las pesquerías, y determinar el estado de situación de conservación o estatus de las pesquerías. Estas medidas incluyen desde (i) la revisión y actualización anual del régimen de administración de las pesquerías (Art. 4ºA, LGPA), (ii) Cuota Global Anual de Captura (iii) Veda biológica, hasta asesorías como: (iv) comité científico y de manejo, y (v) Planes de manejo (ver [Tabla 1](#); [Subsecretaría de Pesca, 2023](#)).

Las vedas biológicas para langostino colorado se establecen anualmente en todo el territorio nacional (D. Ex. N° 126/2015, www.subpesca.cl) con el objetivo de proteger i) los procesos de muda o crecimiento entre el 1 enero y el 28 de febrero, y ii) los procesos de portación de huevos y liberación larval entre el 1 y 30 de septiembre para ambas unidades de pesquería norte (UPN) y sur (UPS). Además, la pesquería de langostino colorado pasó por dos vedas extractivas prolongadas en la UPS. La primera ocurrió entre los años 1989 y 1991, y la segunda entre los años 2001 y 2005. Estas vedas se establecieron con la finalidad de proteger los procesos de reproducción, reclutamiento y crecimiento de la especie ante la fuerte disminución de la biomasa durante esos periodos ([Zilleruelo et al. 2023](#), [Bahamonde et al. 2004](#)).

En el año 2009 la Subsecretaría de Pesca y Acuicultura de Chile autorizó cuotas de pesca de investigación para evaluar el estado del stock de langostino colorado. En el año 2011 la pesquería se reabrió por un corto tiempo, ya que se declaró en sobreexplotación en el año 2015 ([Bucarey et al. 2016](#); [Subsecretaría de Pesca, 2016](#)) y en el año 2016 se estableció que su estatus era de subexplotado. Las evaluaciones de stock posteriores a ese año indicaron recuperación de la biomasa de langostino colorado, con el consiguiente aumento de la cuota de pesca para la UPS ([Zilleruelo et al. 2023](#)). Para el año 2022 se decretó una cuota de 7.093 t (D. Ex N° 202100216, www.subpesca.cl). Pero, el desembarque fue superior a 7.511 t, reportado principalmente por la pesca industrial. La UPS contribuye actualmente con el 94% de la captura total de langostino colorado en Chile ([Zilleruelo et al. 2023](#)).

Tabla 1. Resumen de las actuales medidas administración y gestión de *G. monodon* en Chile centro sur (Subsecretaría de Pesca, 2023).

Tipo de medida	Normativa	Descripción
Administración	Régimen (DS. N° 430/991)	Declarada en régimen de pesquerías en recuperación entre la Región de Valparaíso y la Región de Biobío
	Acceso (DS. N° 430/991)	Sin recepción de solicitudes, ni otorgamiento de autorizaciones de pesca para la unidad de pesquería en régimen de recuperación. SUBPESCA hace subasta pública anual para licitar los derechos de la cuota de pesca
	Cuota Global Anual de Captura 2023 (D. Ex. N° 46/2022)	Región de Valparaíso-Biobío, año 2023: 8.393 t. • Cuota de investigación: 115 t. • Fauna acompañante: 90t. • Cuota objetivo: 8.188 t, 10% subasta anual 818,8 t.
	Veda D. Ex. (N° 323/1996, modificado por D. Ex. N° 126/2015)	Veda biológica en su UP desde 1 enero hasta febrero 28/29 y del 1° al 30 de septiembre de cada año, en el área comprendida desde la Región de Arica y Parinacota a la Región de Magallanes.
	Artes y aparejos de Pesca (R. Ex. N° 762/2013 R. Ex. N° 145/2015)	Regulación de las dimensiones y características del arte de pesca.
	Valor Sanción (D. Ex. N° 57/2022)	24,0 UTM/t
	Cuota Fuera Unidad de pesquería, CFUP (DEXE202100050)	Se establece una CFUP de 20 t.
Gestión pesquera	Asesoría	Comité Científico Técnico Pesquero Recursos Crustáceos Demersales
	Asesoría	Comité de Manejo de Crustáceos Demersales
	Plan de manejo (R. Ex. N° 3423/2016)	Plan de manejo aprobado y en funcionamiento
	Plan de Reducción del Descarte y Captura Incidental (R. Ex. N°1106/2017 R. Ex. N°142/2021)	Establece medidas para reducir el descarte de las especies objetivo, de la fauna acompañante y para disminuir la captura incidental

Pese a las medidas de administración que se aplican a la pesquería, la recuperación tanto de la biomasa como de la cuota de captura del recurso langostino colorado no son evidentes. Las tendencias observadas en las series de capturas frente a las biomásas

estimadas en los cruceros para la UPS entre los años 1970 y 2023, muestran fluctuaciones importantes (Fig.1). En la década de los años 1980s y 1990s, las estimaciones de biomasa en los cruceros rondaron las 70 mil toneladas con un máximo de cerca de 100 mil toneladas en 1995, mientras que las capturas presentaron una tendencia decreciente. Por su parte las capturas superaron las 60 mil toneladas en la década de los años 1970s, disminuyendo drásticamente a fines de esta década y manteniéndose en niveles mínimos entre 1980 y 1995, con un máximo de alrededor de 12 mil t en el año 1999. A partir del año 2001, las capturas alcanzaron las 8 mil toneladas. En el año 2023, la captura fue de 7.778 toneladas.

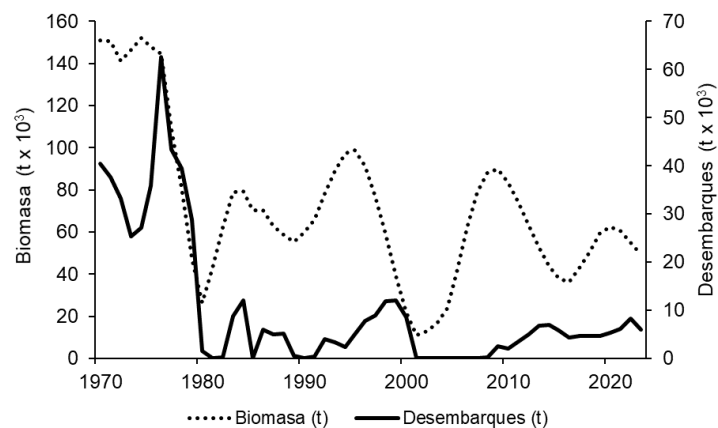


Fig. 1. Desembarques y biomasa de cruceros de langostino colorado entre los años 1970 y 2023 para la pesquería centro-sur de Chile. Fuente: Sernap (1976, 1982), Ibarra *et al.* (2024).

Además de la pesca, el langostino colorado enfrenta alta depredación por merluza común (*Merluccius gayi*), su depredador principal en Chile central (Arancibia, 1991; Cubillos *et al.*, 2007; Arancibia & Neira, 2008). De hecho, Barros *et al.* (2024) demostraron que la mortalidad por depredación ($M2$) causada por merluza común sobre langostino colorado puede superar la mortalidad por pesca (F). Por lo tanto, ambos factores (F y $M2$) afectan en conjunto a la biomasa de langostino colorado, al potencial reproductivo del stock, y la distribución espacial del stock (Roa & Bahamode, 1993; Barros *et al.* 2023).

Históricamente, la pesca induce cambios fenotípicos a las especies objetivo al capturar principalmente individuos de mayor tamaño corporal y que han alcanzado la madurez sexual. Esto puede impactar negativamente el potencial reproductivo y evitar la

recuperación de una población agotada (Barros *et al.* 2023, Evans-Powell *et al.* 2024). La pesca puede incluso afectar los procesos de apareamiento y los rasgos sexuales secundarios de algunas especies, como sucede con la langosta europea *Homarus gammarus* (Sørdalen *et al.* 2020).

La pesca sostenible es crucial para la seguridad alimentaria global, pero sus impactos en la biodiversidad marina presentan grandes desafíos (FAO, 2024). Para mitigar estos impactos, se destacan dos enfoques principales: la gestión pesquera convencional, que regula el esfuerzo pesquero mediante herramientas como los límites de captura total permisible, y el establecimiento de áreas marinas protegidas que prohíben la pesca en ciertas áreas para permitir la recuperación de los ecosistemas (Erm *et al.* 2023). Mientras la gestión convencional busca equilibrar la explotación pesquera con la conservación, las AMP proporcionan refugios críticos para la biodiversidad, beneficiando tanto a los ecosistemas como a las pesquerías circundantes. Ambos enfoques, al combinarse, pueden ofrecer una estrategia integral para lograr una pesca más sostenible y conservar la salud marina (Erm *et al.* 2023)

Un área marina protegida (AMP) es una zona designada y gestionada para conservar a largo plazo tanto la biodiversidad marina como los servicios de los ecosistemas (Dudley, 2008, Day *et al.* 2012). Las AMP son también útiles para restaurar las poblaciones agotadas y aumentar su resiliencia frente a la sobreexplotación. Por ello, se las considera como la principal herramienta global para detener la pérdida de biodiversidad marina (Edgar *et al.* 2014; Rodríguez-Rodríguez & Martínez-Vega, 2022).

A nivel global, la implementación de AMP es cada vez más frecuente (<https://www.protectedplanet.net/en>; Rodríguez-Rodríguez & Martínez-Vega, 2022). La evidencia, principalmente en arrecifes coralinos, indica recuperación de poblaciones recurso al interior de AMP (Edgar *et al.* 2014, Sørdalen *et al.* 2020, Duarte *et al.* 2020). Edgar *et al.* (2014) por ejemplo, revisaron 87 AMP en el mundo con protección parcial o total de la pesca y encontraron que la abundancia (en término de densidad) se duplicó y la biomasa aumentó 2.5 veces en comparación con las áreas con pesca. También aumentaron el tamaño corporal de los individuos (33%), la producción de huevos 240%, y la riqueza de especies de peces grandes aumentó (36%). Por su parte, Sørdalen *et al.* (2020) demostraron el valor de las AMP como herramienta de gestión para mitigar los efectos de la evolución genética inducida por la pesca, como la reducción del tamaño corporal, la maduración temprana, los cambios de comportamiento o migración, y la reducción de la variabilidad genética.

En Chile las AMP son áreas geográficamente definidas con objetivos de conservación y preservación y existen cuatro tipos: parques marinos, reservas marinas, santuarios de la

naturaleza, y áreas marinas y costeras protegidas de múltiples usos (AMCP-MU). Todas son declaradas por el Ministerio de Medio Ambiente, y la Subsecretaría de Pesca y Acuicultura. Los parques marinos y las reservas marinas preservan unidades ecológicas y recursos hidrobiológicos, respectivamente, con restricciones en las actividades permitidas (<https://www.subpesca.cl>). En Chile existen 11 parques marinos, 6 reservas marinas y 15 AMCP-MU, ubicadas en la Regiones de Valparaíso (14), de los Lagos (5) y Magallanes (4). No se cuenta con ninguna AMP en la Región del Biobío a pesar de encontrarse entre las Ecorregiones de Chile Central (29° S – 34 °S) y Araucanía (34° S – 41 °S) (Fernández *et al.* 2022, Fernández *et al.* 2023). La región del Biobío posee importantes características oceanográficas, ecológicas y pesqueras, influenciadas por el río Biobío que contribuye a la alta productividad biológica marina aportando nutrientes, y se la considerada como una de las áreas de mayor biodiversidad marina y productividad de Chile (Thiel *et al.* 2007). Además, la región del Biobío aporta el 30% de los desembarques pesqueros nacionales y concentra cerca del 30% de los pescadores artesanales del país (www.sernapesca.cl).

A nivel global, los ecosistemas marinos están siendo afectados crecientemente por las actividades humanas y los cambios del ambiente, lo que hace imprescindible comprender y aminorar el impacto individual y combinado de cada uno de estos factores. Actualmente, las entidades encargadas de las políticas y estrategias de gestión pesquera, de conservación de la biodiversidad, y otros, requieren incluir estrategias basadas en el ecosistema incluyendo la componente espacial (Christensen & Walters, 2024). El software Ecopath with Ecosim (EwE; www.ecopath.org) es una de las herramientas más utilizada para modelar la estructura trófica de un ecosistema y proyectar su dinámica temporal y espacial del software Ecopath with Ecosim (EwE). El uso creciente de modelos espacialmente explícitos, como el módulo de Ecospace de EwE, contribuye a la incorporación del enfoque ecosistémico (Mutsert *et al.* 2023, Dahood *et al.* 2020, Coll *et al.* 2019, Alexander *et al.* 2016). Las aplicaciones de Ecospace incluyen desde la evaluación de patrones espaciales de interacción trófica y, la modelación de la distribución de especies basada en la idoneidad del hábitat, hasta la evaluación de la ubicación y la conectividad de las AMP (Martell *et al.* 2005, Dahood *et al.* 2020), las asignaciones de capturas y, más recientemente, el análisis del impacto ambiental producido por la marea roja (*Karenia brevis*) y la evaluación de episodios de mortalidad de meros, *Epinephelus morio* y *Mycteroperca microlepis* en el Golfo de México (Vilas *et al.* 2023). También, los efectos de los cambios en los aportes de nutrientes (Stock *et al.* 2023), y los impactos acumulativos ocasionados por el cambio climático más la operación de un parque eólico marino en la Bahía de Sena (Noges *et al.* 2021). En Chile, hasta el momento no se ha aplicado enfoques de modelación espacio-temporales en la evaluación de las estrategias de manejo pesquero y de conservación, y tampoco en el diseño de AMP.

En este Capítulo se aborda los desafíos que enfrenta el manejo de la pesquería del langostino colorado en la zona central de Chile mediante un enfoque ecosistémico. En este enfoque se consideró los impactos de la mortalidad por pesca (F), de la mortalidad por depredación ($M2$), y los cambios ambientales en Chile centro sur, entre 1992 y 2018. Además, se ha observado que el stock muestra indicios de recuperación en periodos de cierre de la pesquería (Roa & Bahamonde, 1993, Roa *et al.* 1995) y que una vez abierta a la pesquería la biomasa sólo se mantiene en situación saludable en el corto plazo. Entonces, se plantea la hipótesis que eliminar la pesca en sus focos de mayor abundancia mediante la implementación de AMP resultará en la recuperación de largo plazo del potencial reproductivo del stock de langostino colorado hasta niveles sostenibles. El objetivo general de este estudio es evaluar el impacto de AMP sobre el stock de langostino colorado de Chile centro sur, usando el potencial reproductivo como indicador el stock y objetivo de conservación.

Metodología

Área y periodo de estudio

El área de estudio está ubicada en la plataforma continental de Chile, específicamente en la región centro-sur (33°S - 39°S). Esta zona, es un margen costero con profundidades superiores a 200 m hasta las 5 mn, la que incrementa de 600 a 1000 m a solo 10 mn de la costa. A mayores distancias, la profundidad se estabiliza entre 3000 y 4.500 m, oscilando entre 6000 y 8000 m, a lo largo de la fosa oceánica a 60 millas del litoral, cerca al quiebre de la plataforma. Se caracteriza por la presencia de surgencia costera que sustenta en gran medida la productividad primaria de la zona (Escribano & Morales, 2012). Además, presenta una variabilidad estacional en su ciclo productivo, con alta concentración de clorofila a en verano y principios de primavera, impulsada por el anticiclón del Pacífico Sudeste y la surgencia costera, considerándose la zona entre 35 °S y 45°S la más productiva de Chile (Tornquist *et al.* 2024). La surgencia costera y la zona mínima de oxígeno (ZMO) son consideradas como factores fundamentales para conocer la dinámica integral de la costa en la zona centro sur de Chile (Pizarro-Koch *et al.* 2023). La ZMO se caracteriza por su espesor (<300 m) y baja concentración de oxígeno (<20 $\mu\text{mol kg}^{-1}$), lo que puede restringir la vida marina (Ulloa *et al.* 2012) y determinar las características de la mayoría de las poblaciones pelágicas y bentónicas (Fuenzalida *et al.* 2009).

El área de estudio contempla desde 33°S hasta 39°S sobre la plataforma continental de Chile central (Fig. 2), y desde la línea de costa hasta 60 mn hacia el oeste; cubriendo una

extensión de 99.388 km². Esta zona presenta pesquerías pelágicas y demersales de interés, y en ella operan importantes flotas como la de arrastre dirigido a merluza común y los crustáceos demersales camarón nailon, langostino colorado y langostino amarillo. Históricamente, la flota arrastrera langostinera ejerce su esfuerzo de pesca sobre los caladeros tradicionales de *G. monodon* (Acuña *et al.* 2004), donde se ubican la zona de crianza (Roa *et al.* 1995) y las mayores densidades del potencial reproductivo de esta especie (Barros *et al.* 2023). Las características del modelo Ecopath utilizado se describen en el Capítulo 2 de esta tesis y en Barros *et al.* (2024).

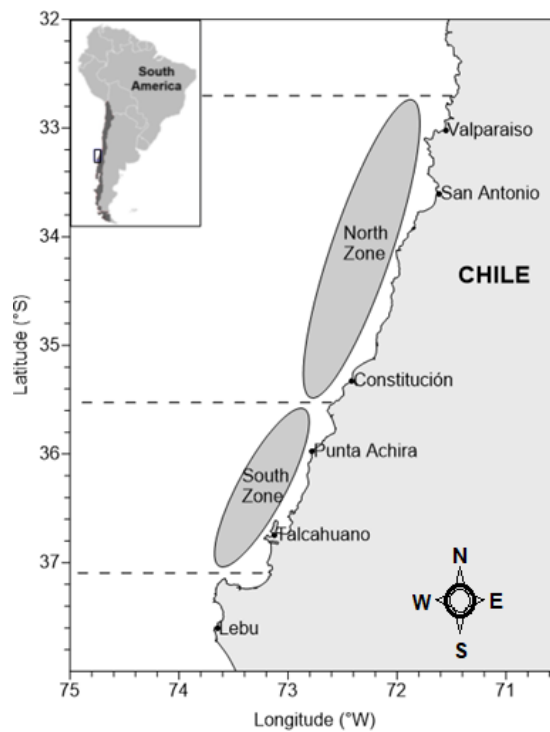


Fig. 2. Área de estudio. Región Chile centro sur. Zona Norte y Zona Sur, referenciadas por Barros *et al.* (2023), como zonas de mayor densidad del potencial reproductivo de langostino colorado.

Descripción del enfoque de modelación Ecopath with Ecosim

Se usó el software Ecopath with Ecosim, versión 6.6.8 (EwE, Polovina & Ow, 1985; Christensen & Pauly, 1992; Walters *et al.* 1997; Pauly *et al.* 2000; Walters *et al.* 2000) para realizar las simulaciones temporales (Ecosim) y espaciales (Ecospace) de este estudio.

El módulo Ecopath de EwE proporciona una representación estática de la estructura y los flujos tróficos entre los grupos funcionales en un ecosistema. En este enfoque, un grupo funcional puede representar una especie, un grupo de edad dentro de una especie (e.g., adultos y juveniles), o grupos de especies con características funcionales y ecológicas similares (e.g., fitoplancton). Ecopath se basa en un sistema de ecuaciones lineales que describen los flujos de masa y energía entre los grupos funcionales en un periodo de tiempo determinado (Christensen & Pauly, 1992; Christensen & Walters, 2004; Polovina, 1984). Los flujos de cada grupo son descritos con la ecuación:

$$B_i (P/B)_i = \sum B_j \cdot (Q/B)_j \cdot DC_{ij} + Y_i + E_i + BA_i + B_i \cdot (P/B)_i \cdot (1 - EE_i) \quad (E1)$$

El modelo Ecopath de Barros *et al.* (2024) cuantificó la estructura y funcionamiento del ecosistema de surgencia de Chile centro sur. El modelo fue actualizado y ajustado a las series temporales de datos (capturas, biomasas y otros), usando el módulo dinámico temporal Ecosim y se cuantificó (i) los efectos de la mortalidad por pesca (F) y la mortalidad por predación ($M2$) de *G. monodon* y otras especies bentónicas y demersal, (ii) los cambios en el tiempo de F , $M2$ y la biomasa para Chile central entre 1992 y 2018. Los detalles sobre las series utilizadas, calibración y ajustes de los modelos se encuentran en Barros *et al.* (2024) y en el Capítulo 2 de esta tesis.

El modelo Ecopath incluyó desde productores primarios e intermedios hasta depredadores tope, considerando en total 29 grupos funcionales (Anexo 1). El modelo incluyó las siguientes flotas que operan en el centro sur de Chile: i) La flota de cerco industrial que captura jurel, anchoveta y sardina; ii) La flota de arrastre industrial que captura merluza común *M. gayi* como especie objetivo y otras que aparecen como by-catch; iii) la flota arrastrera de camarón-langostinos que captura langostino amarillo *Grimothea johni*, *G. monodon* y camarón nailon *Heterocarpus reedi*; y iv) la flota de cerco artesanal que pesca sardina común *Strangomera bentincki* y anchoveta *Engraulis ringens*. Los grupos de se consideró multi-stanzas (grupos con estructura de edad/tamaño para *M. gayi*, *Strangomera bentincki* y *Engraulis ringens*).

Para describir las interacciones tróficas (incluyendo a las flotas pesqueras como depredadores) en el espacio, se aplicó el módulo Ecospace de EwE (Walters *et al.* 1999; Walters *et al.* 2010). Ecospace es un modelo dinámico espacialmente explícito, que fue creado para la evaluación de políticas que permitan considerar el impacto de las AMP en un contexto trófico (Walters *et al.* 1999, Christensen & Walters, 2004). Se basa en el mismo conjunto de ecuaciones de Ecosim, y representan el cambio de la biomasa (B) y el consumo (Q), en un tiempo (t), para los grupos funcionales, pero en un espacio bidimensional (x, y) (Walters *et al.*, 1999). La ecuación es la siguiente:

$$\frac{dB_i}{dt} = g_i \cdot \sum_{j=i}^n Q_{ji} - \sum_{j=i}^n Q_{ij} + I_i - (F_{it} + e_i + MO_{it}) \cdot B_{it}$$

donde B es la biomasa de i en el tiempo t , g_i es la eficiencia del crecimiento, I_i es la tasa de inmigración; F es la tasa de mortalidad por pesca; e_i es la tasa de emigración; y MO_i es la “otra mortalidad” de i (la que no se explica por pesca o depredación); Q_{ji} y Q_{ij} representan el consumo por predación de j sobre i y de i sobre j , respectivamente. Para los productores primarios, el término de tasa de consumo se reemplaza por una función de tasa de producción $f(B_{it})$ que representa la tasa de producción primaria en función de la biomasa del grupo (Christensen & Walter, 2004; 2024); esa función no es lineal y representa efectos de competencia por energía lumínica y nutrientes. Las tasas Q_{ji} se predicen a través de la teoría de la arena de forrajeo (“foraging arena”), donde la biomasa de la presa i se divide entre un componente vulnerable (V_{ij}) y uno no vulnerable ($B_i - V_{ij}$) a los depredadores.

Los parámetros de vulnerabilidad utilizados para predecir Q_{ji} representan los comportamientos de distribución y movimiento espacial a escalas más pequeñas que las celdas de la cuadrícula espacial de Ecospace, considerando la idoneidad de hábitat de la especie en la celda, debido a la combinación de factores ambientales. Para eso, Ecospace se basa en el concepto de capacidad de búsqueda de alimento en el hábitat preferido de las especies en toda el área de estudio, las que son función de respuestas acumulativas a factores físicos, oceanográficos, ambientales, y pesqueros (Christensen *et al.* 2014, Steenbeek *et al.* 2013).

Ecospace considera que la biomasa de i es homogénea dentro de cada celda y con movimientos (flujos) hacia y desde celdas adyacentes. El movimiento de la biomasa de una especie se produce dependiendo de las interacciones tróficas, la pesquerías y si se trata de su hábitat preferido o no. Por lo tanto, la tasa de migración neta E_i considera cuatro flujos desde las celdas adyacentes (Fig. 3). A su vez, estos flujos representan la tasa de movimiento instantáneo (m_i) por la densidad de B_i en la celda. La ecuación es la siguiente:

$$B_{ij}(x, y) = m_{ij+1}(x, y) \cdot B_i(x, y) \quad (4)$$

donde, (x,y) representan la fila (longitud) y la columna (latitud) de la celda.

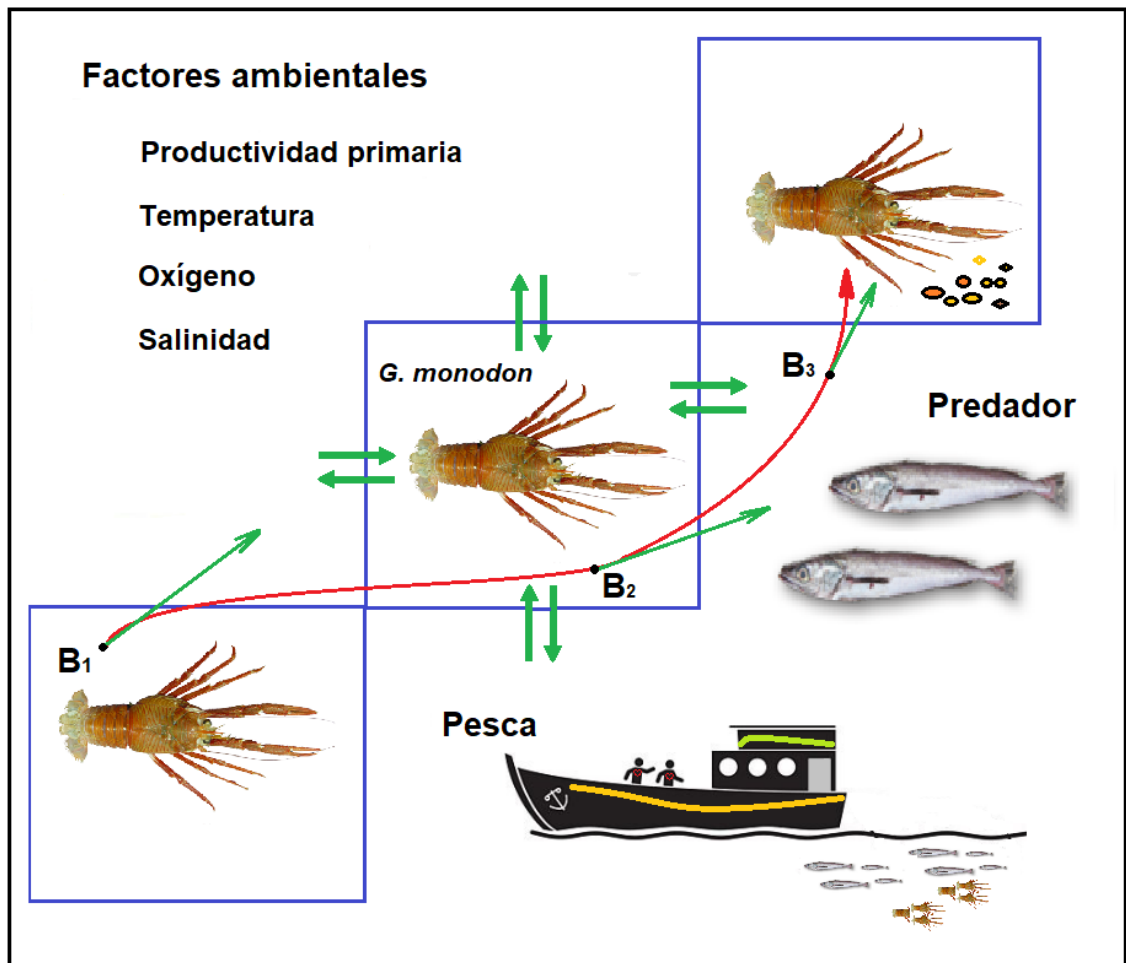


Fig. 3. Representación esquemática del movimiento (migración) de la biomasa de un grupo funcional (en este caso langostino colorado) en el módulo Ecospace del programa Ecopath with Ecosim. Elaboración propia.

Ecospace supone que, en cada celda del mapa, m_i de langostino colorado y otras especies, tiene preferencia por ciertos tipos de hábitat, que puede restringir la distribución espacial. Estas preferencias dependen de la calidad del alimento, de las respuestas a la depredación y al ambiente (profundidad, oxígeno disuelto, temperatura, salinidad). Por lo tanto, la

probabilidad de movimiento de la biomasa hacia celdas vecinas favorables se calcula a través de una función de gradiente de hábitat, que se estima para cada grupo funcional i . Entonces, la biomasa de cada grupo funcional se desplazará a las celdas adyacentes en busca de mejores condiciones con una tasa de dispersión m en km/año.

$$B_{out, fci} = \sum_{d=i}^4 m_{id} \cdot B_{rci}$$

donde (rci) representa la fila y columna de la celda para el grupo i , y d es la dirección del movimiento: arriba (norte), abajo (sur), izquierda (oeste) o derecha (este).

Construcción y supuestos del modelo Ecospace

El modelo Ecospace requiere parámetros adicionales a los ingresados a los módulos Ecopath y Ecosim y que se describen en [Barros et al. \(2024\)](#) y en el Capítulo 2 de esta tesis. En este sentido, fue necesario desarrollar un mapa base del área de estudio usando información espacial sobre los distintos hábitats, datos ambientales con resolución espacial y temporal adecuada, y las respuestas funcionales de cada grupo del modelo a las condiciones ambientales ([Christensen et al. 2014](#)). Además, se requiere un estimado de la tasa de dispersión de cada grupo funcional ([Christensen et al. 2014](#), [Heymans et al. 2016](#), [Martell et al. 2005](#)). A continuación, se presenta detalles de la construcción del modelo Ecospace para la zona de estudio y sus parámetros.

Mapa base y hábitats

El mapa base consideró las coordenadas 33° 97,05' S y 75° 00' S, allí se definieron las celdas espaciales sobre una grilla de resolución de 0.083° (~10 km x 10 km), con 67 filas y 39 columnas. En este mapa, se asignaron las celdas que representan el continente y el mar. El mapa base se asoció a los mapas de profundidad promedio de los focos de abundancia de *G. monodon*, producción primaria relativa y variables físicas como temperatura, oxígeno disuelto, salinidad, y vientos, lo que permitió generar diferentes tipos de mapas georreferenciados para cada variable incluida en el modelo Ecospace. En la Fig. 4, se presentan como ejemplo 6 de los 14 mapas generados para ejecutar el modelo.

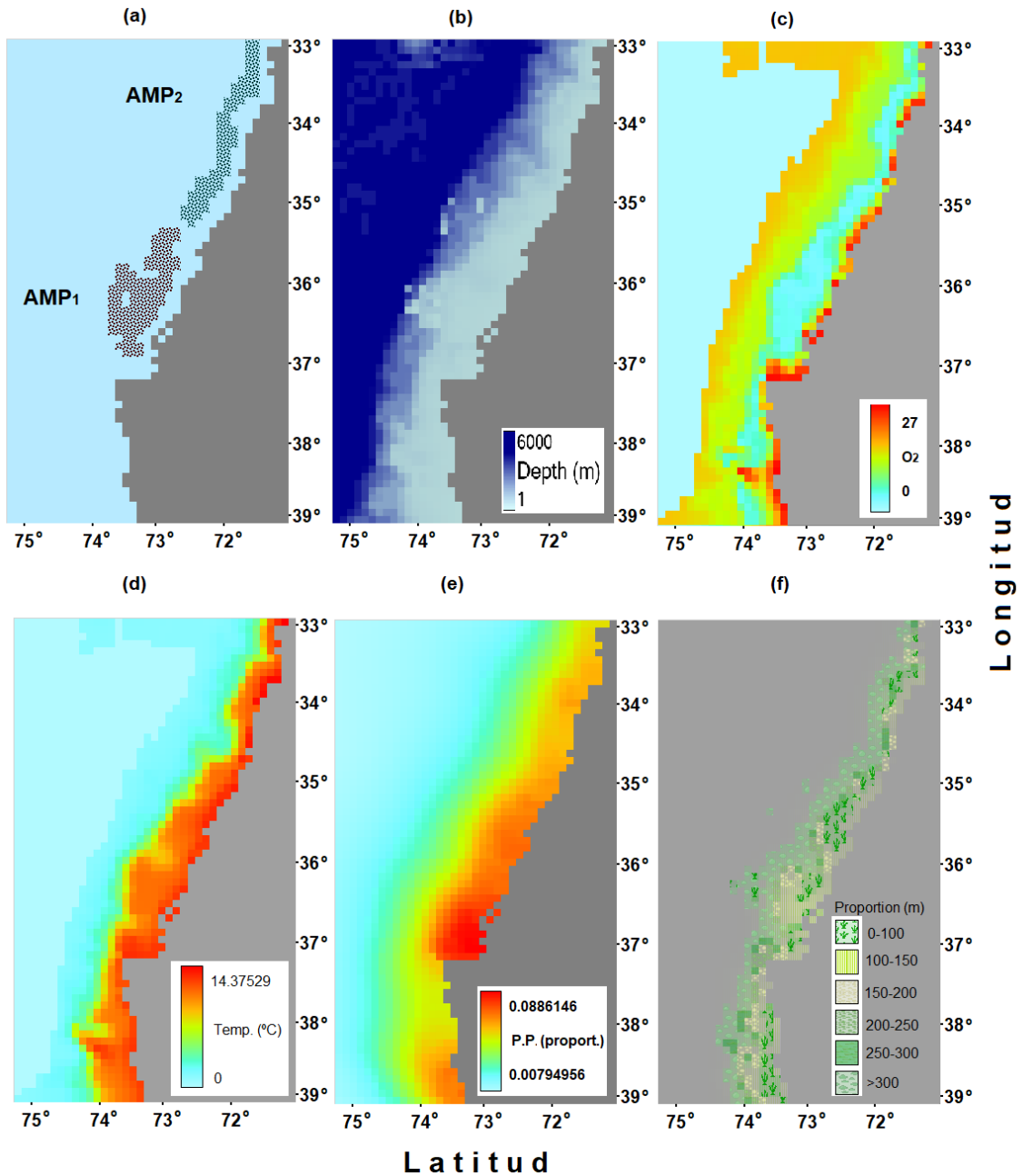


Fig. 4. Mapas principales usados en el modelo Ecospace centro sur de Chile. (a) áreas marinas protegidas (AMP) propuestas, (b) Profundidad promedio, (c) oxígeno disuelto de fondo promedio, (d) temperatura fondo promedio, (e) productividad primaria y (f) tipos de hábitat para langostino colorado.

La profundidad georeferenciada se obtuvo desde los lances de pesca de las campañas de evaluación directa de crustáceos demersales realizados entre los años 2005 al 2018 que fueron financiados por el Fondo de Investigación Pesquera (Anexo 2). En estos estudios, se aplicó un muestreo estratificado por celdas, intensificado en las áreas de pesca históricamente exitosas.

Los datos ambientales y de productividad primaria se obtuvieron de [Arriagada et al. \(2024\)](#). Los datos de viento fueron descargados del Servicio de Vigilancia Marina Copernicus Marine Service (<http://marine.copernicus.eu>), que es un programa de la Unión Europea que proporciona información y servicios basados en la observación de la atmósfera, los océanos, y la superficie terrestre. Las densidades promedio del potencial reproductivo del stock de hembras de langostino colorado (millones de huevos potenciales por km²) se obtuvieron de [Barros et al. \(2023\)](#) para la misma zona de estudio, las que fueron estimadas anualmente desde el año 2005 hasta el 2018, como se indica en el Capítulo 1 de esta tesis.

En Ecospace el hábitat de las especies se representa con mapas de preferencia de cada grupo funcional por tipo de hábitat, y se asigna un valor proporcional entre 0 y 1, donde 1 representa la mayor preferencia. En este estudio el tipo de hábitat se asoció a la profundidad promedio de ocurrencia según la ecología de cada grupo funcional establecido en el modelo, en seis estratos de profundidad ([Tabla 2](#)). Los estratos se clasificaron basándose en información obtenida de [Landaeta et al. \(2023\)](#) y Proyectos del Fondo de Investigación Pesquera y Acuicultura – FIPA ([Anexo 2](#)). Cada estrato de hábitat se representó con un mapa, en donde se asignaron las especies.

Respuestas funcionales a datos ambientales

Ecospace permite proyectar la distribución espacial de la biomasa de los grupos funcionales en función de las condiciones ambientales, estableciendo una curva de tolerancia/preferencia especie-específica que modifica la tasa de consumo del grupo funcional en cada celda con un multiplicador entre 0 y 1. Con este modelo de capacidad de hábitat y/o preferencia de las especies para alimentarse, se puede estudiar la relación entre biomasa de los distintos grupos y factores ambientales ([Christensen et al. 2024](#)).

Por ejemplo, en el caso de la temperatura, la tasa máxima de consumo para un grupo funcional se produce a la temperatura óptima (tasa de consumo multiplicada por 1), y disminuye a medida que la temperatura se aleja del óptimo hacia las temperaturas de tolerancia mínima y máxima. Las tasas de consumo por debajo y por encima de las temperaturas óptimas, resultan en disminución de la biomasa del grupo funcional en las

celdas que tengan valores de condiciones ambientales fuera de los umbrales óptimos. Para merluza común, langostino amarillo, langostino colorado y camarón nailon se consideró las respuestas funcionales a parámetros ambientales estimadas por [Arriagada *et al.* \(2024\)](#) para profundidad, temperatura del océano de fondo, salinidad, oxígeno disuelto de fondo, y productividad primaria, con una resolución de $0.082^\circ \times 0.082^\circ$ (10 km x 10 km). [Arriagada *et al.* \(2024\)](#) modelaron la idoneidad de hábitat para las principales especies que sustentan las capturas de la unidad de pesquería centro-sur de Chile entre los años 2000 y 2020.

Tabla 2. Clasificación de los tipos de hábitat por especie según la profundidad de ocurrencia, para el modelo Ecospace de Chile centro sur.

N°	Grupo funcional	Estrato de hábitat (Profundidad en metros)						
		Todas	0 - 100	100 - 150	150 - 200	200 - 250	250 - 300	> 300
1	Orcas	1	0	0	0	0	0	0
2	Delfines	1	0	0	0	0	0	0
3	Aves marinas	1	0	0	0	0	0	0
4	Lobo marino común	1	0	0	0	0	0	0
5	Merluza común (a)	0	0	0.5	1	1	0.5	0.5
6	Merluza común (j)	0	0.5	1	1	1	0	0
7	Congrio	0	0	0.5	1	1	0	0
8	Lenguado	0	0	0	0.5	1	1	0.5
9	Besugo	0	0	0	0.5	0.5	1	1
10	Blanquillo	0	0.5	1	1	0.5	0	0
11	Pejerrata azul	0	0	0	0	0.5	1	1
12	Raya	0	0	0	0.5	0.5	1	1
13	Jibia	1	0	0	0	0	0	0
14	Merluza de cola	0	0.5	0.5	1	1	0.5	0.5
15	Jurel	1	0	0	0	0	0	0
16	Mesopelagicos	0	0	0	0	0	1	1
17	Sardina común (a)	0	1	0	0	0	0	0
18	Sardina común (j)	0	1	0	0	0	0	0
19	Anchoveta (a)	0	1	0	0	0	0	0
20	Anchoveta (j)	0	1	0	0	0	0	0
21	Langostino colorado (a)	0	0.5	0.5	1	1	0.5	0
22	Langostino colorado (j)	0	0.5	1	1	1	0	0
23	Langostino amarillo	0	0	0	1	1	0.5	0
24	Camarón nailon	0	0	0	1	1	0.5	0
25	Macrozooplancton	1	0	0	0	0	0	0
26	Mesozooplancton	1	0	0	0	0	0	0
27	Microzooplancton	1	0	0	0	0	0	0
28	Fitoplancton	1	0	0	0	0	0	0
29	Detrito	1	0	0	0	0	0	0

Dispersión y advección

Siguiendo a [de Mutsert et al. \(2023\)](#) y [Coll et al. \(2023\)](#), se consideró que las tasas de dispersión espacial fueron de 3, 30 y 300 km/año según el movimiento de las especies y su capacidad de natación ([Anexo 3](#)). Para crustáceos se consideró las tasas de dispersión

m en $13 \text{ km} \cdot \text{año}^{-1}$ siguiendo a Barros *et al.* (2023). En el caso de fitoplancton, se consideró un valor de $0,5 \text{ m/s}$ de acuerdo con la velocidad de la corriente de la zona, lo que significa valores de $263 \text{ km} \cdot \text{año}^{-1}$ (A. Corredor, *conv. pers.*, 11 de noviembre de 2022) Esta tasa de dispersión base se incrementa utilizando un multiplicador en las celdas/hábitats no preferidos. Además, la vulnerabilidad a la depredación y/o las tasas relativas de alimentación fuera de las condiciones del hábitat preferido), se ajustaron con las curvas de respuesta funcionales para langostino colorado, langostino amarillo, camarón nailon, y merluza común (Arriagada *et al.* 2024).

Ecospace permite crear un patrón de dispersión más realista, usando la capa del mapa de advección ingresando los promedios mensuales de velocidad x (este-oeste), y (norte-sur) en la resolución del mapa base (Steenbeek *et al.* 2013). Se consideró los datos de vientos para el área de estudio en sus componentes u y v , donde u es la velocidad horizontal del viento (m/s) que se desplaza hacia el Este, a una altura de 100 m sobre la superficie de la tierra, y v , es la velocidad horizontal del viento que se desplaza hacia el Norte, a la misma altura. Los datos se obtuvieron de Copernicus Marine Service (<http://marine.copernicus.eu>), específicamente de ERA5, que contiene datos horarios en niveles individuales desde el año 1940 hasta la actualidad. Se usó el re-análisis de ERA5, porque combina los datos del modelo de interacción océano atmósfera con observaciones de todo el mundo, generando promedios mensuales con resolución horizontal de $0,25^\circ \times 0,25^\circ$ (atmósfera) y $0,5^\circ \times 0,5^\circ$ (olas del océano). Los datos fueron promediados hasta velocidades de 10 m de profundidad y fueron extrapolados sobre una resolución de cuadrícula de 10 km del mapa base. Se crearon series mensuales para las velocidades u y v . Estos archivos de datos se leyeron en Ecospace para crear campos de advección mensuales calculados por el modelo. Se vinculó la dispersión de fitoplancton y zooplancton (microzooplancton, mesozoplancton y macrozooplancton), con la advección del modelo (Tierney *et al.* 2018, Steenbeek *et al.* 2013).

Diseño de AMP

Para el diseño de las AMP se usó los dos focos de abundancia del potencial reproductivo del stock de hembras de langostino colorado identificados en el área de estudio como zona 1 y zona 2, y georeferenciados por Barros *et al.* (2023). Estos dos polígonos representan los valores promedios anuales del potencial reproductivo por celda de 10 km^2 , y sobre ellos, se construyeron las respectivas AMP y sus mapas para integrar al modelo Ecospace. La AMP₁ (Fig. 4a), incluyó los focos de abundancia de la zona sur ($35^\circ 30' \text{ S} - 36^\circ 30' \text{ S}$) y la AMP₂, incluyó los focos de abundancia de la zona norte ($33^\circ 30' \text{ S} - 34^\circ 30' \text{ S}$).

Dinámica de la flota

Ecospace permite realizar el cierre de la actividad pesquera en las AMP a una escala mensual. Por lo tanto, en todas las simulaciones de cierre ($F=0$) para las AMP₁ y AMP₂, se cerró las áreas a las flotas de arrastre de merluza y langostinos, durante los meses de regulación administrativa o vedas de crustáceos, ya que el langostino colorado es un recurso demersal que es afectado principalmente por estas flotas, es decir, es especie objetivo para la flota langostinera y fauna acompañante en la flota merluquera. En los escenarios simulados, se consideró vedas espaciales de 3 y 6 meses, permitiendo pesca después de los periodos de veda. En Ecospace se debe representar cada flota con un mapa georreferenciado. Para la creación de los mapas se utilizó los mapas generados por [Barros et al. 2023](#) con información georreferenciada de los cruceros de evaluación de crustáceos demersales e información de seguimiento de merluza común proporcionada por Fondo de Investigación Pesquera y Acuicultura, (www.subpesca.cl) y el Ministerio de Economía a través del Instituto de Fomento Pesquero (www.ifop.cl).

Simulaciones en Ecospace

Escenarios de idoneidad de hábitat en base a factores ambientales

Primero, se simuló la distribución espacial de los grupos funcionales usando el modelo de idoneidad de hábitat de [Arriagada et al. \(2024\)](#) y sin considerar capturas. El objetivo fue observar los cambios a largo plazo (27 años) de la biomasa de langostino colorado adulto y juvenil ante los diferentes forzantes oceanográficos ([Fig. 5](#)). Esto es, considerando todos los forzantes ambientales (con FA), considerando cada forzante en forma independiente: profundidad (P), oxígeno disuelto (O), temperatura de fondo (T), productividad primaria (PP) y salinidad (S), y sin considerar los forzantes ambientales (sin CA). En Ecospace cada forzante ambiental está representado por un mapa.

Escenarios realizados con la apertura y cierre de AMP

Una vez definidas las AMP ([Fig. 4](#)), se realizaron tres tipos de simulaciones:

S1: Situación actual con pesca, vedas, forzantes ambientales y sin AMP. Se simuló los focos de abundancia sometidos a la presión pesquera (F) constante por 10 años excepto en los periodos de las vedas estipuladas por normativa en los meses de enero a febrero (veda de crecimiento) y en septiembre (veda reproductiva); luego se simuló ampliado el

periodo de vedas a 6 meses de septiembre a febrero. Este escenario se repitió también por 20 y 27 años.

S2: Situación con AMP₁ y AMP₂ cerradas a la pesca (“no take” total) y forzantes ambientales. Se simuló las áreas sin pesca ($F=0$) por periodos de 10, 20, y 27 años.

S3: Situación donde se protege un porcentaje de los focos de abundancia (“no take” parcial). Se simuló la protección con el cierre alternado entre las dos AMP, esto es cerrando AMP₁, inicialmente y luego el AMP₂. En cada caso se probó por el cierre por 10, 20 y 27 años, sin apertura a la pesca incluyendo los forzantes ambientales.

Las simulaciones se iniciaron en el año 1992 y tuvieron una duración mayor a 7 años que es el tiempo mínimo estimado para que stock de *G. monodon* pueda alcanzar su estructura de tallas completas y expanda su rango geográfico histórico (Roa, 1995; Barros *et al.* 2023). Por lo tanto, se simuló el sistema por periodos de 10 años (1992-2001), 20 años (1992 - 2011) y por 27 años (1992 - 2017) para determinar el tiempo de recuperación del stock. El modelo se ejecutó con las vedas legisladas en la actualidad, indicadas anteriormente para langostino colorado en todas las simulaciones con apertura de AMP, para resguardar los procesos de crecimiento (enero-febrero) y reproducción (septiembre). Además, se realizaron diferentes combinaciones entre las S1, S2 y S3. En cada situación se realizó distintos escenarios (E) que fueron resumidos en la [Tabla 3](#).

Evalúamos el impacto de los distintos escenarios sobre los stocks de crustáceos demersales y merluza común calculando el cambio en la biomasa de esos grupos al final de cada periodo evaluado (10, 20, 27 años) con respecto de la biomasa inicial del modelo (1992). Consideramos un límite en el cambio de biomasa de $\pm 25\%$ como una variación de bajo riesgo que no requiere de medidas correctivas; de entre un $\pm 25\%$ y $\pm 50\%$ como una variación de mediano riesgo al que se debe poner atención; y cambios de biomasa superiores al $\pm 50\%$ como una variación de alto riesgo que requieren medidas correctivas de manejo.

Tabla 3. Tipo de escenarios realizados en cada periodo simulado en el modelo Ecospace de Chile centro sur. Clave: FA, forzante ambiental; VBC, veda biológica de crecimiento; VBR, veda biológica de reproducción.

Nº	Tiempo de cierre	Criterio	Escenario
E1	VBC y VBR (3 meses)	Sin AMP (actual)	<ol style="list-style-type: none"> 1. Flota langostinera cerrada en vedas ($F=0$) 2. Resto de flotas operando, todos los hábitats abiertos 3. Todos los FA activos para langostino colorado, amarillo, camarón nailon y merluza 4. Advección activa en fitoplancton y zooplancton
E2	VBC y VBR (3 meses)	Sin AMP	<ol style="list-style-type: none"> 1. Flotas langostinera y arrastre de merluza común cerradas en vedas ($F=0$) 2. Todos los hábitats cerrados para ambas flotas 3. Resto de flotas, todos los hábitats abiertos 4. Todos los FA activos para langostino colorado, langostino amarillo, camarón nailon y merluza común 5. Advección activa en fitoplancton y zooplancton
E3	VBC y VBR (3 meses)	Sin AMP	<ol style="list-style-type: none"> 1. Todas flotas activas 2. Todos los hábitats abiertos 3. Todos los FA activos para langostino colorado, amarillo, camarón nailon y merluza común 4. Advección activa en fitoplancton, y zooplancton
E4	VBC y VBR (3 meses)	Con AMP 1 cerrada	<ol style="list-style-type: none"> 1. Flotas langostinera y arrastre de merluza, cerradas para AMP₁ ($F=0$); resto flotas abiertas 2. Todos los hábitats cerrados para flotas langostinera y arrastre de merluza común 3. Todos los FA activos en langostino colorado, langostino amarillo, nailon y merluza común 4. Advección activa en fitoplancton y zooplancton
E5	VBC y VBR (3 meses)	Con AMP 1 y AMP 2 cerradas	<ol style="list-style-type: none"> 1. Flotas langostinera y arrastre de merluza, cerradas para AMP₁ y AMP₂ ($F=0$) 2. Resto de las flotas abiertas 3. Todos hábitats cerrados solo para flotas langostinera y arrastre de merluza común 4. Todos los FA activos en langostino colorado, langostino amarillo, nailon y merluza común 5. Advección activa en fitoplancton y zooplancton
E6	VBC y VBR (6 meses)	Con AMP 1 y AMP 2 cerradas	<ol style="list-style-type: none"> 1. Flotas langostinera y arrastre de merluza, cerradas para AMP₁ y AMP₂ ($F=0$) 2. Cierre en las AMP₁ y AMP₂, veda ampliada por 6 meses (septiembre a febrero) 3. Resto de las flotas abiertas 4. Todos hábitats cerrados dentro del AMP solo para flotas langostinera y arrastre de merluza común 5. Todos los FA activos en langostino colorado, langostino amarillo, camarón nailon y merluza común 6. Advección activa en fitoplancton y zooplancton

Resultados

Efecto de factores ambientales

En todas las simulaciones que se incluyó los forzantes ambientales, el cambio en la biomasa de langostino colorado (adulto y juvenil) resultó mayor al cambio de las biomásas observadas (Fig. 5). Sin embargo, en juveniles no se observó mayor diferencia en la variación de la biomasa al incluir o no los forzantes combinados. Se observó que al considerar los forzantes ambientales individualmente hay cambios notables en la biomasa. Al considerar solo el oxígeno disuelto (O) el modelo calculó biomásas menores a las calculadas con los otros forzantes. Se observó las mayores biomásas con la salinidad (S) tanto en langostino colorado adulto como en juvenil.

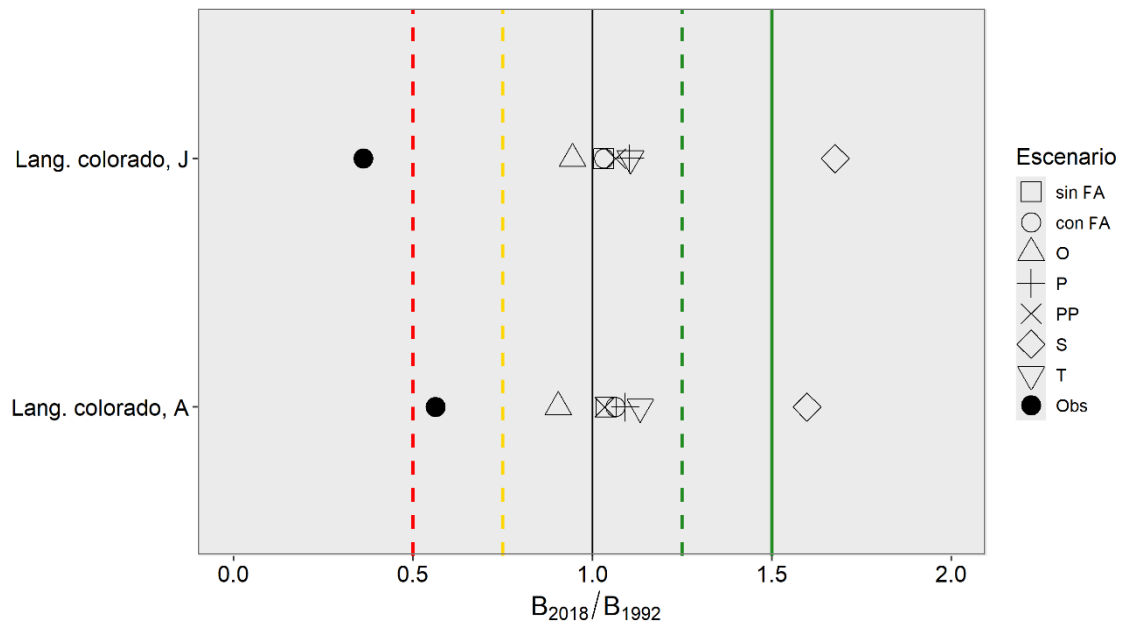


Fig. 5. Cambios de la biomasa relativa de langostino colorado predicha por el modelo Ecopath with Ecosim período 1992 a 2018, considerando el efecto de variables ambientales en el modelo Ecospace para la zona central de Chile. Las letras y formas geométricas indican los escenarios: (sin FA), sin forzantes ambientales; (con FA), con todos los forzantes ambientales; (P), considerando sólo profundidad; (O), considerando sólo oxígeno disuelto; (T), considerando sólo temperatura de fondo; (PP), considerando sólo productividad primaria y (S), considerando sólo salinidad. Líneas verticales indican el límite de variación de la biomasa: verde, de bajo riesgo ($\pm 25\%$); amarillo, de mediano riesgo (entre $\pm 25\%$ y $\pm 50\%$); rojo, de alto riesgo ($> \pm 50\%$).

Escenarios por períodos 10, 20 y 27 años

Para cada período (10, 20 y 27 años) se repitieron los escenarios indicados en la Tabla 5. A continuación se describen los resultados:

Período de 10 Años (1992 a 2001)

Para todos los escenarios simulados para el período 1992 a 2001 con cierre de la pesquería de langostino colorado y merluza común, con o sin el establecimiento de AMP, se observó que el cambio de biomasa de langostino colorado fue mayor al observado (Fig. 6). Lo mismo ocurrió en langostino amarillo y camarón nailon (Fig. 6a). En langostino colorado y merluza común juvenil, se observó biomasa relativa menores con AMP (Fig. 6b).

Período de 20 años (1992 a 2011)

En los escenarios a 20 años la biomasa relativa para todos los grupos funcionales se incrementó, respecto a la biomasa inicial y observada (Fig. 7). La excepción fue langostino colorado adulto (Fig. 7a). En langostino amarillo y camarón nailon, la biomasa prácticamente se duplicó al final del periodo especialmente con los escenarios sin AMP (1 y 2). La biomasa final en merluza juvenil y adulta aumentó considerablemente, se cuadruplicó con respecto a la biomasa observada (Fig. 7b). En todos los casos, los mejores escenarios fueron aquellos donde hubo cierre de la flota langostinera y/o se aplicó las vedas establecidas.

Período de 27 años (1992 a 2018)

En este caso las biomasa finales fueron mayores a las iniciales y el cambio relativo en ellas superó también a lo observado en los cuatro grupos funcionales (Fig. 8). En los crustáceos las biomasa observadas al final del período fueron entre dos y tres veces superiores a las iniciales. Lo mismo ocurrió con la merluza común adulta (Fig. 8b). Los mejores escenarios para el langostino colorado adulto fueron aquellos en los que se incorporó las vedas, y se aplicó las AMP₁ y AMP₂, con cierre de las flotas de arrastre langostineras y merlucera. En langostino amarillo y camarón nailon, la biomasa se incrementó solo con la existencia de vedas (Fig. 8a).

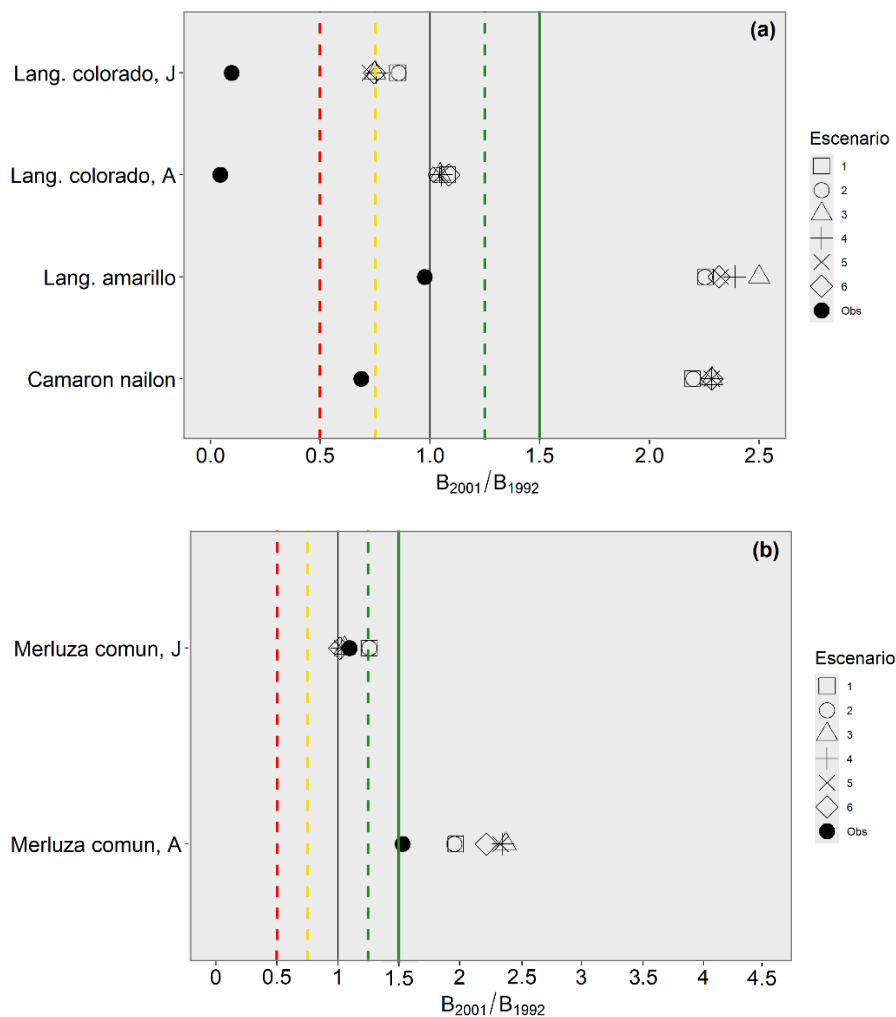


Fig. 6. Cambios de la biomasa relativa (B_f/B_i) de langostino colorado, otros crustáceos demersales (a) y merluza común (b). Escenarios simulados en el modelo Ecospace Chile centro sur para el período de 10 años (período 1992 a 2001). Clave: A=adulta, J=juvenil; Obs=biomasa relativa observada. Escenarios sin AMP: 1, 2, 3; Escenario con AMP: 4, 5, 6. Líneas verticales indican el límite de variación de la biomasa: verde, de bajo riesgo ($\pm 25\%$); amarillo, de mediano riesgo (entre $\pm 25\%$ y $\pm 50\%$); rojo, de alto riesgo ($> \pm 50\%$).

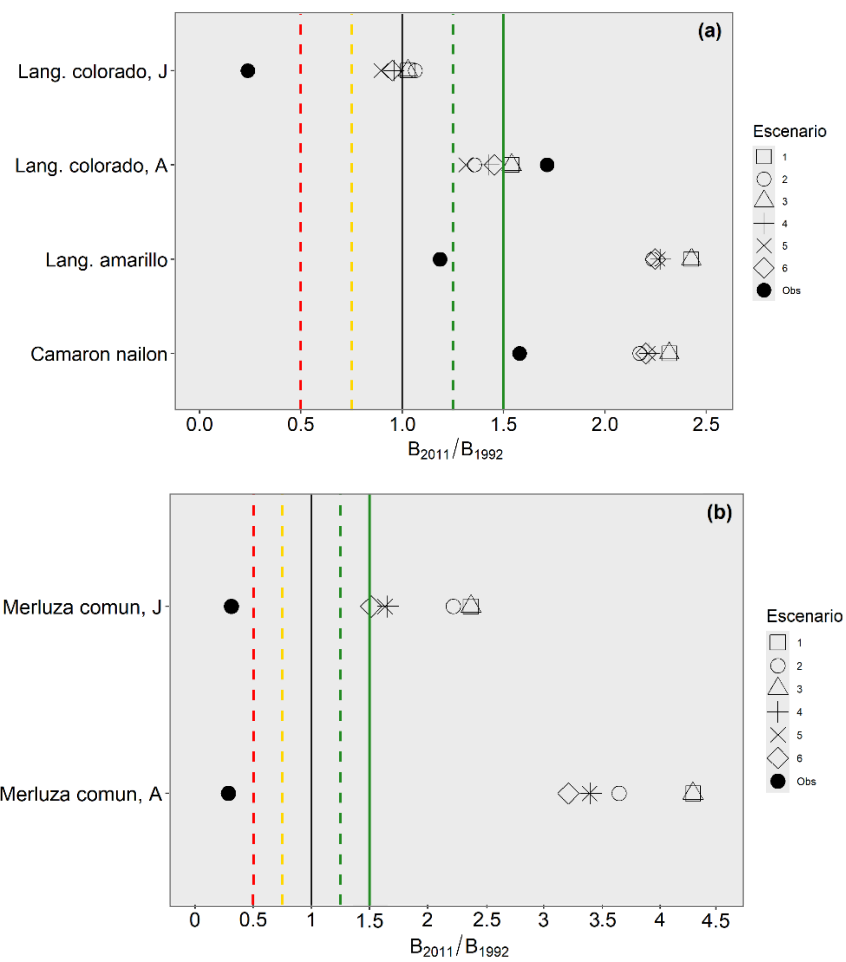


Fig. 7. Cambios de la biomasa (B_f/B_i) de langostino colorado, otros crustáceos demersales (A) y merluza común (B). Escenarios simulados en el modelo Ecospace Chile centro sur para el período de 20 años (período 1992 a 2011). Clave: A=adulta, J=juvenil; Obs=biomasa relativa observada. Escenario sin AMP: 1, 2, 3; Escenario con AMP: 4, 5, 6. Líneas verticales indican el límite de variación de la biomasa: verde, de bajo riesgo ($\pm 25\%$); amarillo, de mediano riesgo (entre $\pm 25\%$ y $\pm 50\%$); rojo, de alto riesgo ($> \pm 50\%$).

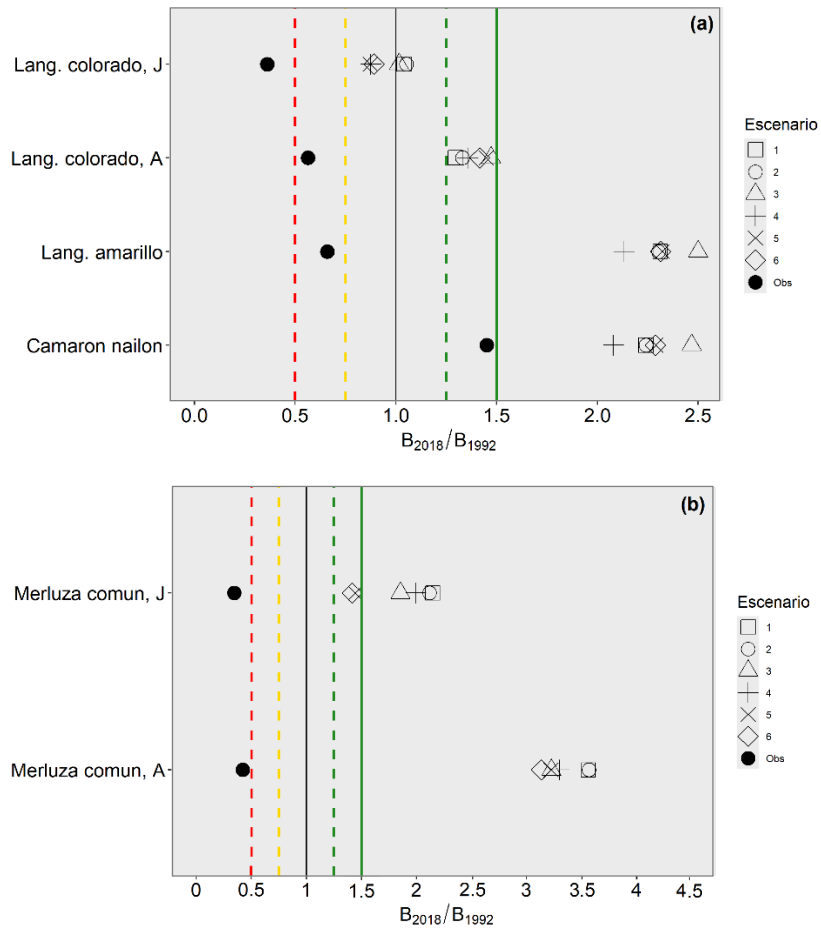


Fig. 8. Cambios de la biomasa (B_f/B_i) de langostino colorado, otros crustáceos demersales (a) y merluza común (b). Escenarios simulados en el modelo Ecospace Chile centro sur para el período de 20 años (período 1992 a 2018). Clave: A= adulta, B= juvenil; Obs= biomasa relativa observada. Escenario sin AMP: 1, 2, 3; Escenario con AMP: 4, 5, 6. Líneas verticales indican el límite de variación de la biomasa: verde, de bajo riesgo ($\pm 25\%$); amarillo, de mediano riesgo (entre $\pm 25\%$ y $\pm 50\%$); rojo, de alto riesgo ($> \pm 50\%$).

Dinámica de la biomasa estimada por Ecospace entre 1992 y 2018

A. Langostino colorado adulto y juvenil

En general, la biomasa estimada se comportó de manera similar en todos los escenarios. La biomasa estimada por Ecospace para adultos y juveniles no siguió la tendencia de la biomasa observada (Fig. 9, a y b). En los adultos (Fig. 9a), el modelo replicó el aumento de la biomasa en los primeros años (1992 y 1995), para luego disminuir entre 1995 y 2001 y posteriormente, se mantuvo relativamente estable con leves diferencias entre escenarios. Para los escenarios con AMP (E4 y E5) la recuperación se alcanzó a los 5 años, con cierre de la flota langostinera en veda por tres meses (E1) la biomasa se recuperó en 8 años. Con cierre de las flotas langostinera y merlucera en veda, la recuperación se dio en 9 años. El mejor escenario para langostino colorado adulto fue E5 (Flotas langostinera y de arrastre de merluza, cerradas durante la veda de tres meses).

En el caso del langostino colorado juvenil (Fig. 9B) la biomasa calculada siguió la misma tendencia en todos los escenarios, esto es caída abrupta del 75% entre 1993 y 1994, con incremento progresivo a partir de 1994. Exceptuando los años 1992 a 1994, y 2005 y 2006, la biomasa estimada por el modelo en todos los escenarios fue mayor a la observada en toda la serie.

B. Langostino amarillo

En todos los escenarios la biomasa relativa estimada de langostino amarillo fue mayor a la observada (Fig. 9c). La biomasa estimada por el modelo triplicó la biomasa observada en 1994, cayendo levemente en 1997, y se mantuvo entre 2 y 2,5 veces la biomasa observada, especialmente en los escenarios con AMP (E4, E5 y E6). El escenario E6 (AMP₁ y AMP₂, cerradas y con veda extendida a 6 meses), es que proyectó mayor biomasa.

C. Camarón nailon

La proyección de la biomasa relativa del camarón nailon en todos los escenarios siguió la misma tendencia, y fue comparativamente similar a la de la biomasa observada (Fig. 9D). El escenario E6 con AMP₁ y AMP₂ cerradas y con veda extendida a 6 meses proyectaron las mayores biomásas. Los E1 y E2 no presentaron diferencias observables, al igual que los escenarios E3 (involucra veda), E4 y E5 (involucran AMP con cierre). Sin embargo,

en el escenario E1 y E2 (sin AMP, Flotas langostinera y merlucera, cerradas en veda) la biomasa proyectada duplicó la biomasa observada.

D. Merluza común adulta y juvenil

Para la merluza común adulta y juvenil la biomasa proyectada por el modelo Ecospace no coincidió con la biomasa observada (Fig. 9E, 9F). En todos los escenarios simulados la biomasa de ambos grupos funcionales se incrementó. La biomasa adulta estimada (Fig. 9E) superó en 7 veces la biomasa observada en 1996, y cayó fuertemente en el año 2002, igualando la biomasa observada. Sin embargo, la biomasa observada cayó en el año 2001 para adultos y juveniles, mientras que las biomásas estimadas se incrementaron tres veces en todos los escenarios simulados con y sin AMP. Los escenarios sin AMP (E1, E2, E3), proyectaron una biomasa de merluza común levemente mayor que los escenarios con AMP (E1, E2, E3). Para los juveniles (Fig. 9F), las tendencias de las biomásas estimadas son similares a la biomasa adulta, pero en menor magnitud. Los mejores escenarios de proyección de la biomasa fueron sin AMP (E1, E2, E3), alcanzando el doble de la biomasa inicial. En escenario E1 la biomasa estimada fue levemente superior, mientras que los escenarios E5 y E6 proyectaron una biomasa menor, pero superior a la biomasa observada.

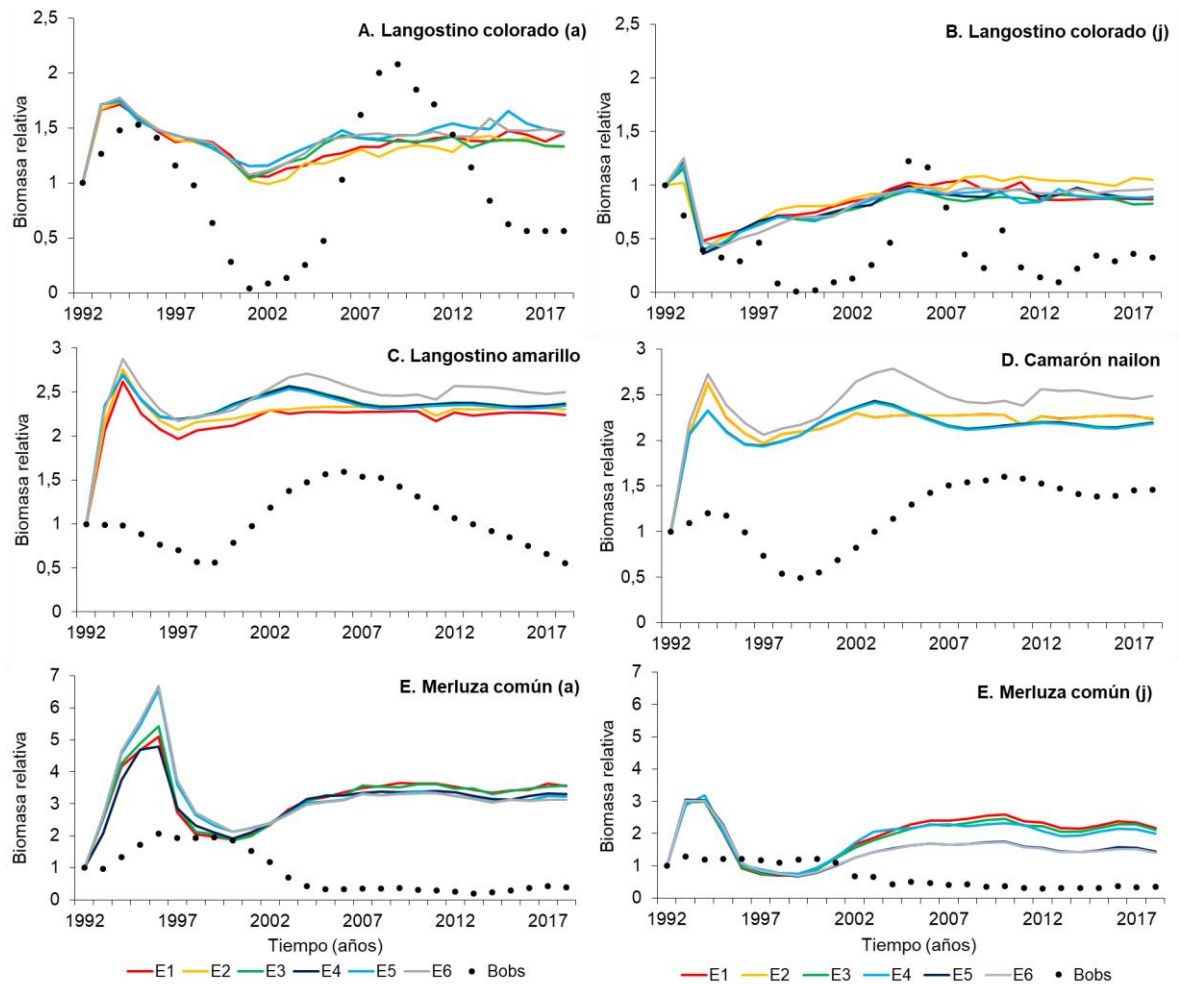


Fig. 9. Proyección de la biomasa estimada por el modelo Ecospace para langostino colorado adulto (A) y juvenil (B), langostino amarillo (C), camarón nailon (D), merluza común adulta (E) y juvenil (F), entre 1992 y 2018 para los distintos escenarios (E) simulados: E1 a E3, son escenarios sin AMP; E4 a E6 son escenarios con AMP. Los puntos continuos indican la biomasa observada.

Distribución espacial de la biomasa de langostino colorado a 10, 20 y 30 años

- Sin AMP

La distribución espacial de la biomasa de langostino colorado mostró un incremento progresivo con el periodo simulado, solo con el cumplimiento de las vedas entre 1992 y 2018, especialmente para los adultos (Fig. 10A). Comparando con el período de 10 años (1992-2001), en el largo plazo (período de 27 años) la biomasa de adultos cambió sustancialmente su distribución, concentrándose en la Zona 1. La biomasa de juveniles, por el contrario, se distribuyó hacia el norte y sur de la misma Zona 1 en los tres periodos simulados.

- Con AMP

Con la creación y cierre de las AMP, en las Zonas 1 y 2, respectivamente, la distribución de la biomasa de langostino colorado adulto se concentró en el mediano plazo (20 años) en ambas AMP (1 y 2) (Fig. 10B). Sin embargo, en el largo plazo (27 años), la distribución se desplazó también hacia los extremos de la AMP₁ y AMP₂. Por el contrario, la biomasa de langostino colorado juvenil, mostró concentraciones fuera del AMP₁, similar a los escenarios sin AMP.

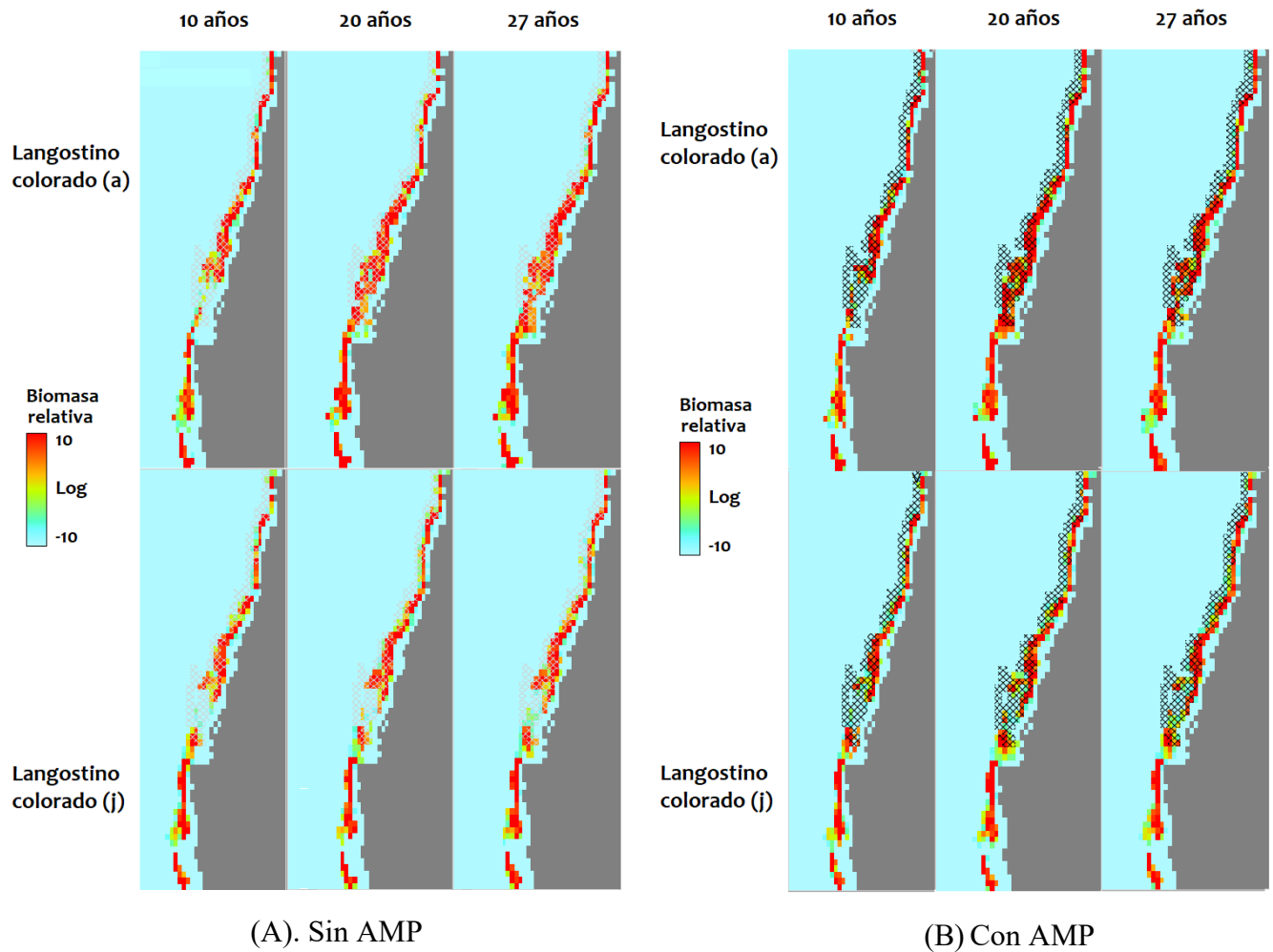


Fig. 10. Mapa de distribución espacial de la biomasa para langostino colorado adulto (a) y juvenil (j) creado por el modelo Ecospace de Chile centro sur entre 1992 y 2018. El modelo se ejecutó sin AMP (A) y con la creación y cierre de AMP₁ y AMP₂, para 10, 20, y 27 años. Clave: achurado claro, zonas de veda para flota langostinera; achurado oscuro, con AMP.

Discusión

Los escenarios con AMP resultaron en que los cambios observados en las biomásas relativas con la AMP₂ no fueron notorios. Por lo tanto, los análisis se enfocaron principalmente en las simulaciones realizadas en la AMP₁ o Zona 1. Cabe recordar, que esta zona fue caracterizada como zona de crianza y de inicio de la expansión del langostino colorado (Roa *et al.* 1995, Barros *et al.* 2024).

Los mejores escenarios para langostino colorado juvenil a corto plazo (10 años, Fig. 6), son E1 y E2. El escenario E1 corresponde a la situación actual de la pesquería. Aquí se asumió que, durante el periodo de veda regulada por ley, la flota langostinera se encontraba completamente cerrada, esto es $F=0$. Pero, las demás flotas operaban en todos los hábitats del langostino colorado. Además, se activaron los forzantes ambientales (profundidad, oxígeno, salinidad y temperatura) solo en crustáceos y merluza común (adulta y juvenil), y los procesos de advección sobre fitoplancton y zooplancton. En el escenario E2, se incluye el cierre de la flota de arrastre de merluza común, y se mantienen las demás condiciones. En ambos escenarios se simuló la situación sin AMP, pero con vedas estrictas. Contrario a lo que se esperaba, en todos los escenarios la biomasa de langostino colorado adulto no varió con o sin AMP, respecto de la biomasa inicial, y fue superior a la biomasa observada. Los grupos langostino amarillo y camarón nailon se vieron favorecidos con vedas e implementación de AMP (Escenarios E3, E4 y E5), lo mismo ocurrió con la merluza común adulta. Pero, los juveniles mostraron mayores biomásas relativas con escenarios sin AMP (E1 y E2). En los escenarios a mediano plazo (20 años, Fig. 7), en todos los grupos, las mayores biomásas relativas se observaron con los escenarios E1 y E3, aunque en juveniles de langostino colorado involucra el escenario E2. Estos resultados sugieren la importancia de las vedas tanto reproductiva como de crecimiento para estas especies, implicando el cierre de la flota de arrastre langostinera y de arrastre merlucera, durante dicho periodo de vedas. A largo plazo (27 años, Fig. 8), el langostino colorado juvenil mantiene niveles de biomásas similares bajo los escenarios sin AMP, pero con vedas estrictas de ambas flotas de arrastre. Los adultos de langostino colorado incrementaron su biomasa respecto al inicio de la simulación, y de las biomásas observadas. Estos resultados apoyan la hipótesis de este estudio, ya que la fracción adulta aumenta su biomasa, y así mismo el potencial reproductivo.

Las vedas biológicas para langostino colorado inicialmente se establecieron como medida de administración, desde el 1° enero hasta el 31 de marzo, según la Ley, Su objetivo era proteger los procesos de muda o crecimiento (*D. Ex. N° 323/1996*; www.sernapesca.cl). Sin embargo, no protegían los procesos de portación de huevos y liberación larval durante el mes de septiembre. En el 2015, el periodo de veda fue modificado y la Ley incluyó la

veda en el mes de septiembre (*D. Ex. N° 126/2015*, www.sernapesca.cl). Al ejecutar el modelo con vedas desde septiembre hasta febrero (6 meses seguidos), se observó biomasa relativa de langostino colorado menores que las observadas en el escenario de 3 meses de veda. Posiblemente, la primera medida de conservación que incluyó solo la veda biológica, haya influido negativamente en la caída progresiva de la biomasa observada entre 1996 y 2001, ya que se capturaba las hembras ovígeras de langostino colorado. Las simulaciones realizadas indicaron que el mejor escenario fue aquel que incluyó las vedas establecidas por ley, esto es bajo el supuesto estricto de cierre ($F=0$) de la flota de arrastre langostinera desde 1° de enero hasta 28/29 de febrero y septiembre 1 al 30, para ambas zonas de estudio. En este escenario la proyección de la biomasa, tanto de langostino colorado (adulto y juvenil) como langostino amarillo y camarón nailon, alcanzaron valores de biomasa cercanas a las del inicio de la serie, esto es, a las biomasa observadas después de la veda realizada entre los años 1989-1991.

La biomasa adulta de langostino colorado estimada por el modelo Ecospace entre 1992 y 2018 (**Fig. 7A**), presentó tendencias similares y con fluctuaciones mínimas, en todos los escenarios simulados con y sin AMP. Aunque se observó cierta recuperación en todos los casos, el tiempo y la magnitud de la recuperación de la biomasa fueron variables. La instauración de AMP contribuiría a la recuperación, ya que en los escenarios con AMP (E4 y E5) la biomasa se recuperó rápidamente (5 años). Sin embargo, en los escenarios sin AMP (E1 y E2, con las flotas langostineras y merluceras cerradas) la biomasa de langostino juvenil alcanzó niveles cercanos a la biomasa inicial, y se mantuvo en ese rango (E2, **Fig. 7B**). En todos los escenarios la biomasa de langostino colorado juvenil proyectada por el modelo fue mayor que la observada durante los diferentes periodos de simulación. Entonces, si bien las AMP contribuyeron a largo plazo (27 años) con la recuperación del potencial reproductivo del langostino colorado al concentrar focos de abundancia adulta (E5, 6; **Fig. 8A**), no garantizaron un efecto similar sobre la abundancia de los juveniles (E1, 2, 3; **Fig. 8A**). Este impacto diferencial de las AMP sobre langostino colorado adulto y langostino colorado juvenil, de favorecer la concentración de la biomasa de adultos, podría relacionarse con la capacidad de estas zonas para ofrecer condiciones óptimas para la reproducción, alimentación y el crecimiento. El hecho de que las AMP no influyeran sobre los juveniles de langostino colorado se explicaría porque en esta etapa tienden a dispersarse fuera de las AMP, ya que son pelágicos y habitan en zonas menos profundas y más costeras (*Yannicelli et al. 2013*), para luego volverse bentónicos con preferencia hacia aguas más profundas (*Alarcón et al. 2023*). La creación de AMPs en este caso, sirve para concentrar y expandir la población adulta, y como exportadora de la población juvenil a otras zonas.

En el modelo la biomasa relativa de merluza común se vio favorecida sin AMP, tanto en adultos como en juveniles. En los escenarios E1 y E3 tienden a proyectar una biomasa relativa ligeramente mayor en adultos. Los escenarios con AMP (E5 y E6), resultaron en biomazas más bajas para los juveniles, debido posiblemente al mayor canibalismo. Bajo estos escenarios, se observa un efecto dinámico entre depredador-presa y/o competencia entre grupos, tipo Lotka-Volterra (Wangersky, 1978). Al cerrar las flotas de arrastre, se incrementó la biomasa de merluza adulta, que es controlada directamente por su flota merluquera como recurso objetivo (Molina *et al.* 2024) e indirectamente por la flota de arrastre de langostinos como fauna acompañante (dependiendo de la cuota, cerca al 40%, Alarcón *et al.* 2023), produciendo la disminución de langostino colorado y control así misma por canibalismo.

Por otro lado, la distribución espacial de la biomasa de langostino colorado adulto y langostino colorado juvenil proyectada por el modelo Ecospace considerando tres horizontes temporales (10, 20 y 27 años), permitió comparar escenarios con y sin AMP (Fig. 10). En los escenarios sin AMP, los adultos de langostino colorado alcanzaron mayor distribución espacial y un incremento progresivo en su distribución en los tres horizontes temporales, concentrándose especialmente en la zona 1 o zona de cría (Roa *et al.* 1995, Barros *et al.* 2023). Esto sugiere que la implementación de vedas habría sido efectiva para promover la concentración de biomasa adulta en dicha zona.

En los escenarios con AMP, la distribución de la biomasa de langostino colorado adulta se incrementó inicialmente en el segundo periodo (20 años). Sin embargo, en el tercer periodo (27 años) se observó menor biomasa y/o desplazamiento hacia los extremos de las AMP, sugiriendo un mayor efecto de la depredación principalmente por merluza común y lenguado, tal como se indica en el Capítulo 2 (Barros *et al.* 2024). Estas especies comparten hábitat con los crustáceos demersales y con el cierre de la pesquería incrementan su biomasa, ya que no existe mortalidad por pesca sobre ellas. Por un lado, la merluza común a medida que incrementa su tamaño tiende a consumir presas de mayor tamaño (Cubillos *et al.* 2007), mostrando preferencia por el langostino colorado, langostino amarillo y canibalismo. Por otro, las mayores abundancias de merluza común se han reportado entre 125 y 400 m de profundidad (mediana, 163 m), salinidades entre 34 - 34,4 ppm y pobres en oxígeno (<1ml/l) (San Martín *et al.* 2013, Arriagada *et al.* 2024). Otra razón del desplazamiento de la biomasa de langostino colorado, podría ser la preferencia de hábitat de acuerdo con el tamaño y ciclo de vida del langostino colorado, tal como sugiere Yannicelli *et al.* (2013) y Alarcón *et al.* (2023), indicado anteriormente.

La pregunta de investigación de este estudio: ¿Permitiría el cierre definitivo parcial o total de áreas de mayor abundancia del potencial reproductivo en Chile centro sur mantener

niveles sostenibles *G. monodon*? Los resultados permiten responder que, el cierre parcial ayuda a mantener los niveles sostenibles de la biomasa adulta y, por lo tanto, el potencial reproductivo. Sin embargo, no garantiza las abundancias de los juveniles, ya que disminuye su biomasa por efecto de la depredación principalmente de la merluza. El cierre total de las flotas arrastreras durante las vedas de reproducción y crecimiento, tienen un fuerte efecto sobre el recurso si se cumple estrictamente, especialmente en su área de reproducción y cría. El solo cumplimiento de las vedas podría lograr niveles sostenibles del potencial reproductivo del stock de *G. monodon* en Chile centro sur.

Si bien las AMP son un instrumento de protección, especialmente en zonas con arrecifes, su efectividad aún no está bien comprobada. En Chile las AMP cubren el 43% de su zona económica exclusiva (ZEE), considerando parques marinos, reservas marinas y monumentos naturales marinos (www.mma.gob.cl), todas estas figuras enfrentan desafíos como la pesca ilegal y los conflictos entre los tipos de usos/ actividades humanas (pesca, acuicultura, navegación) que dificultan la implementación y expansión. A esto se le suma la falta de financiamiento para investigación, monitoreo, aplicación de la ley, educación pública; limita la efectividad de las AMP), y la gobernanza participativa y coordinada. La falta de gobernanza tiene efectos negativos en la AMP, generando conflictos entre los interesados, dificulta la colaboración entre los mismos y reduce la efectividad del AMP. Además, la creación de una AMP implica un proceso de múltiples etapas que puede durar entre 7 y 14 años (www.mma.gob.cl, Foro para la Conservación del Mar Patagónico y Áreas de Influencia, 2019). Las AMP contribuirían con la concentración de la biomasa adulta de langostino colorado, pero su impacto en los juveniles no es claro, lo que sugiere la importancia de diseñar y aplicar políticas de manejo adaptativas ajustadas a la dinámica particular de las especies para optimizar la conservación y explotación sostenible.

Según nuestros resultados, las vedas establecidas por el Estado para langostino colorado, ayudan en gran medida a su recuperación y sostenibilidad, pudiendo ser más manejable administrativamente en cuanto a cumplimiento estricto de las mismas que la AMP. Se podría incluir durante las vedas de langostino colorado el cierre de la flota de arrastre de merluza, especialmente en la zona de cría (Zona 1, de este estudio) pensando en que comparten hábitats similares.

Este estudio presenta el primer modelo de trama trófica con dinámica espacio-temporal (Ecospace) desarrollado para el ecosistema marino de Chile centro-sur. El modelo incluye los principales grupos funcionales por nivel trófico (desde detritos hasta depredadores tope, y las flotas pesqueras) y factores ambientales (profundidad, temperatura de fondo, oxígeno de fondo y salinidad de fondo) como modeladores tanto de la capacidad de alimentación de los grupos funcionales estudiados, como de su idoneidad de hábitat (Coll

et al. 2016). Además, este es el primer estudio realizado en Chile para evaluar la implementación de una AMP con el objetivo de proteger recursos de interés comercial, específicamente, proteger zonas de cría de langostino colorado, y crustáceos demersales asociados, abordando los criterios ecológicos, ambiental, y pesquero.

Los supuestos utilizados por el modelo Ecospace, implican varias limitaciones que podrían influir en los resultados obtenidos. Por ejemplo, el modelo de idoneidad de hábitat, utiliza una función trapezoidal que asigna la misma importancia a los factores ambientales utilizados (temperatura, oxígeno y salinidad), otorgando el mismo peso a todos los parámetros para determinar la idoneidad de hábitat de las especies, y simplifica la dinámica real de los hábitats. Basta con que uno de los parámetros no sea el adecuado para la especie (grupo funcional) para que la probabilidad en una determinada celda sea cero, lo que no refleja la realidad ecológica. En escenarios reales, las especies o grupos funcionales tienen rango de tolerancia que les permite adaptarse temporalmente a variaciones de ciertos factores, siempre y cuando otros sean favorables, como una mayor disponibilidad de alimento (*Gutiérrez et al.* 2008) o condiciones óptimas de temperatura, oxígeno o salinidad (*Bahamonde et al.* 1986, *Rosas et al.* 1999), incluso a la depredación o interacción con otras especies (*San Martín et al.* 2011). Además, el modelo no considera las interacciones entre factores ambientales correlacionados, p.e. el rango de salinidad observado puede estar influenciado por la temperatura, dada su autocorrelación, lo que sugiere que los datos actuales podrían no reflejar con precisión los límites ecológicos reales. Se requiere modelos GAM o GLM (*Püts et al.* 2020), para eliminar las variables correlacionadas y mejorar la precisión en la estimación de los rangos de tolerancia. Otro supuesto utilizado en las distintas simulaciones, fue la separación del grupo langostino colorado, en juveniles y adultos, en vez de separarlos en machos y hembras ovígeras, por operatividad del modelo. Puede existir un impacto debido a su fisiología ya que hay diferencias de tamaño entre el macho y la hembra de langostino colorado y posiblemente se subestime la biomasa.

Para mejorar el modelo en un futuro sería esencial incluir series de tiempo de los diferentes factores ambientales, que permita observar la dinámica de los cambios en los diferentes periodos analizados. También es fundamental ampliar los estudios de idoneidad de hábitat que incluya un espectro más amplio de grupos funcionales, tanto los de interés comerciales como no aquellos que no tienen interés comercial. Al respecto, existe un par de estudios de *Püts et al.* 2020 y *Püts et al.* 2023 que resaltan en sus resultados cómo las distribuciones espaciales de los diferentes grupos funcionales pueden impulsar las interacciones tróficas. Estos autores desarrollaron un modelo de Ecospace para el sur del Mar del Norte que integra preferencias de hábitat derivadas de modelos de distribución de especies, permitiendo representar desplazamientos en las distribuciones de las especies a lo largo

del tiempo. Este enfoque abarca múltiples grupos funcionales, reflejando la complejidad del ecosistema y considerando tanto especies comerciales como no comerciales. Además, demuestra que la interpretación de la preferencia de hábitat puede tener una influencia importante en el ajuste y el resultado del modelo. Entonces, Mayor información permitirá tener una representación más precisa y completa de los cambios espaciales en el ecosistema, mejorando la capacidad predictiva y la aplicabilidad del modelo en la gestión de recursos marinos. Esto se puede mejorar, ya que en la nueva versión 6.7 de EwE (<https://ecopath.org/>) el módulo de Ecospace, permite hacer simulaciones con cambios temporales en las variables ambientales, y el módulo de Ecosim incluye la separación de las “stanzas” en machos y hembras, permitiendo separar espacialmente las hembras ovígeras de langostino colorado, y a su vez, realizar simulaciones que involucren la protección exclusiva del stock de hembras para analizar si las fluctuaciones de la biomasa son distintas.

Conclusiones

1. Las actuales vedas temporales aportan a la recuperación del recurso langostino colorado y también benefician a langostino amarillo, camarón nailon y otros peces demersales (e.g. merluza común)
2. La recuperación y sostenibilidad de la biomasa de *G. monodon* es efectiva en un periodo de 7 a 9 años, únicamente con las vedas. Aunque se observa una recuperación en tiempo similar al incluir en el cierre ambas flotas langostinera y merlucera de 9 y 7 años), respectivamente, el incremento de la biomasa no es progresiva en el tiempo.
3. El cierre prolongado por más de tres meses de la flota merlucera, favorece el incremento de la biomasa de merluza común y lenguado afectando la biomasa de langostino colorado por efecto de la depredación.
4. Las AMP contribuirían con la concentración de la biomasa adulta de langostino colorado, pero su impacto en los juveniles no es claro.

Referencias Capítulo 3

Acuña E., Alarcón R., Arancibia H., Cid L., Cortés A., Cubillos L., León R., Neira S. 2004. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII regiones, año 2004. Informes Técnicos FIP, FIP/IT N° 2004-11, 398 pp.

Alarcón R., Cubillos L., Cortés, A., Acuña E. 2023. Evaluación directa de langostino amarillo, langostino Colorado y camarón nailon entre las regiones de Antofagasta y Biobío, año 2022. Informe Final. Convenio de Desempeño 2021. Subsecretaría de Economía y EMT / Instituto de Fomento Pesquero- IFOP / Investigaciones Marinas Cimar® LTDA, Universidad Católica del Norte / Universidad de Concepción. 84 p + Anexos.

Alexander K.A., Meyjes S.A., Heymans J.J., 2016. Spatial ecosystem modelling of marine renewable energy installations: Gauging the utility of Ecospace. *Ecological Modelling*, Ecopath 30 years – Modelling ecosystem dynamics: beyond boundaries with EwE 331, 115–128. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.01.016>

Arancibia H., Robotham H., Alarcón R., Barros M., Santis O., Sagua C. 2017. Informe Final Proyecto FIP N° 2015-45. Metodología para la estandarización de capturas totales anuales históricas. Casos de estudio: pesquerías de merluza común y merluza del sur. Universidad de Concepción, 215 p. + Anexos.

Arancibia H., 1991. A fishery-ecological analysis of the carrot prawn (*Pleuroncodes monodon*) resource, and its interaction with Chilean hake (*Merluccius gayi*) and bigeye flounder (*Hippoglossina macrops*). *Biología Pesquera* 20, 37–48.

Arriagada A., Neira S., Muñoz N., Rivera R., Alarcón R., Narváez D. 2024. Climate change effects on the habitat suitability of the main fishing resources off central Chile". Workshop University of Concepcion – Scripps Institution of Oceanography: "Understanding the implications of climate-induced changes in marine ecosystems through cross-disciplinary collaboration". Concepción, Chile. Abril 22-24 de 2024.

Barros ME., Alarcón, R., Arancibia, H. 2023. Spatiotemporal distribution of the reproductive potential of the female squat lobster (*Pleuroncodes monodon*) stock in central and southern Chile. *Ciencias Marinas*, 49:e3321. <https://doi.org/10.7773/cm.y2023.3321>

Barros ME., Arriagada A., Arancibia, H, Neira, S. 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. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2023.110546>

Bahamonde R., Leiva B., Canales C., Barbieri M.A., Cortés J., Quiroz J.C., Arana P., Guerrero A., Ahumada M., Melo T., Queirolo D., Hurtado C., Gálvez P. 2004. Evaluación directa del Langostino Colorado y Langostino Amarillo entre la II y VIII Regiones, año 2003. Informe Final, Proyecto FIP 2003-31: 287 pp. + Anexos

Bahamonde N., Henríquez G., Zuleta A., Bustos H., Bahamonde R. 1986. Population dynamics and fisheries of squat lobsters, family Galatheidae, in Chile. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 92: 254-268

Bucarey D., Canales C., Montenegro M., Zilleruelo M., Párraga D. 2016. Informe de Estatus Convenio Desempeño 2015, Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales al año 2016: Langostino colorado. Subsecretaría de Economía y Emt / Instituto de Fomento Pesquero, IFOP. 85 p + Anexos.

Christensen V., Steenbeek J., Walters C. J. 2024. User Guide for Ecopath with Ecosim (EwE). The University of British Columbia, Victoria, BC. 271 p. <https://pressbooks.bccampus.ca/eweguide/>

Christensen V., Walters C.J. 2024. Ecosystem Modelling with EwE. Vancouver, BC: The University of British Columbia. Available from <https://pressbooks.bccampus.ca/ewemodel>. <https://doi.org/10.14288/24d7-ab68>

Christensen V., Coll M., Steenbeek J., Buszowski J., Chagaris D., Walters C.J. 2014. Representing variable habitat quality in a spatial food web model. *Ecosystems* 17(8): 1397-1412. <https://doi.org/10.1007/s10021-014-9803-3>.

Christensen V., Walters C. 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling* 72: 109-139. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.09.003>

Christensen V., Pauly D. 1992. ECOPATH II: A Software for Balancing Steady-State Ecosystem Models and Calculating Network Characteristics. *Ecological Modelling*, 61, 169-185. [http://dx.doi.org/10.1016/0304-3800\(92\)90016-8](http://dx.doi.org/10.1016/0304-3800(92)90016-8)

Coll M., Steenbeek J., Sole J., Palomera I., Christensen V. 2016. Modelling the cumulative spatial-temporal effects of environmental drivers and fishing in a NW Mediterranean marine ecosystem. *Ecological Modelling*. 331(100-114). ISSN 0304-3800. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.03.020>.

Coll M., Pennino M.G., Steenbeek J., Sole J., Bellido J.M. 2019. Predicting marine species distributions: Complementarity of food-web and Bayesian hierarchical modelling approaches. *Ecological Modelling* 405, 86–101. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.05.005>

Coll M., Bellido J.M., Pennino M., Albo-Puigserver M., Báez J.C., Christensen V., Corrales X., Fernández-Corredor E., Giménez J., Julià L., Lloret-Lloret E., Macías D., Ouled-Cheikh J., Ramírez F., Sbragaglia V., Steenbeek J. 2024. Retrospective analysis of the pelagic ecosystem of the Western Mediterranean Sea: Drivers, changes and effects. *Science of The Total Environment*, 907:167790.

Copernicus Marine Service (<https://marine.copernicus.eu/>), visitada 11 diciembre 2023.

Cubillos LA., Alarcón C., Arancibia H. 2007. Selectividad por tamaño de las presas en merluza común (*Merluccius gayi gayi*), zona centro-sur de Chile (1992-1997). *Investigaciones marinas*, 35(1): 55-69. <https://dx.doi.org/10.4067/S0717-71782007000100005>

Dahood A., de Mutsert K., Watters G.M., 2020. Evaluating Antarctic marine protected area scenarios using a dynamic food web model. *Biological Conservation* 251, 108766. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108766>

de Mutsert K., Coll M., Steenbeek J., Ainsworth C., Buszowski J., Chagaris D., Christensen V., Heymans S., Lewis K., Libralato S., Oldford G., Piroddi P., Romagnoni G., Serpetti N., Spence MA., Walters C. 2023. Advances in spatial-temporal coastal and marine ecosystem modeling using Ecospace. Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-90798-9.00035-4>

Duarte CM, Agustí S., Barbier E. *et al.* 2020. Reconstrucción de la vida marina. *Naturaleza* 580, 39–51. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2146-7>

Edgar G., Stuart-Smith R., Willis T., Kininmonth S., Baker S., Banks S., Barrett NS., Becerro MA., Bernard ATF., Berkhout J., Buxton CD., Campbell SJ., Cooper AT., Davey M., Edgar SC., Försterra G., Galvan DE., Irigoyen AJ., Kushner DJ., Moura R. Parnell P.Ed., Shears NT., Soler GA., Strain EMA., Thomson RJ. 2014. Global conservation outcomes depend on marine protected areas with five key features. *Nature*, 506: 216–220. <https://doi.org/10.1038/nature13022>

Erm P., Balmford A., Holden M.H. 2023. The biodiversity benefits of marine protected areas in well-regulated fisheries. *Biological Conservation*, 284:110049. ISSN 0006-3207. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110049>.

Escribano R., Morales C.E. 2012. Spatial and temporal scales of variability in the coastal upwelling and coastal transition zones off central-southern Chile (35–40°S), *Progress in Oceanography*, 92–95:1-7. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2011.07.019>.

Evans-Powell R.T., Hesp S.A., Denham A., Beckley, L.E. 2024. Implications of big, old, fat, fecund, female fish (BOFFFFs) for the reproductive potential of a demersal teleost stock. *Fisheries Research*, 272, 106934. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2023.106934>

FAO. 2024. El estado mundial de la pesca y la acuicultura 2024. La transformación azul en acción. Roma. ISSN 2663-8649 (en línea). <https://doi.org/10.4060/cd0683es>

Fernández M., Rodríguez M., Navarrete SA. 2022. Las áreas marinas protegidas de Chile: avances y grandes desafíos. En: Martínez C., Cienfuegos R., Barragán J.M., Navarrete S., Hidalgo R., Arenas F., Fuentes L. (editores). *Hacia una Ley de Costas en Chile: bases para una Gestión integrada de Áreas Costeras*. Instituto de Geografía Pontificia Universidad Católica de Chile. Santiago de Chile, Serie GEOLibros No 38. ISBN 978-956-414-182-4. 562 pp.

Fernández C., Núñez L., Norambuena R., Rojas F., Pino D., Penna MA. 2024. Áreas marinas protegidas y su vulnerabilidad al cambio climático PNACC BIO. 49 p.

Fuenzalida R., Schneider W., Garcés-Vargas J., Bravo L., Lange C. 2009. Vertical and horizontal extension of the oxygen minimum zone in the eastern South Pacific Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 56(16): 992-1003.

Gallardo, MA., González, AE., Ramos, M., Mujica, A., Muñoz, P., Sellanes, J., Yannicelli, B. 2017. Reproductive patterns in demersal crustaceans from the upper boundary of the OMZ off north-central Chile. *Continental Shelf Research*, 141(1): 26-37. doi.org/10.1016/j.csr.2017.04.011

Gutiérrez M., Ramirez A., Bertrand S., Móron O., Bertrand, A. 2008. Ecological niches and areas of overlap of the squat lobster ‘munida’ (*Pleuroncodes monodon*) and anchoveta (*Engraulis ringens*) off Peru. *Progress in Oceanography*, 79, (2–4):256-263. ISSN 0079-6611. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.019>.

Heymans, J.J., Coll, M., Link, J.S., Mackinson, S., Steenbeek, J., Walters, C., Christensen, V. 2016. Best practice in Ecopath with Ecosim food-web models for ecosystem-based management. *Ecological Modelling*, 331: 173-184.

Ibarra M, Garcés E, Yáñez A. 2024. Informe Técnico Asesoría Científica Convenio de Desempeño 2024. Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentable de los principales recursos pesqueros nacionales, año 2025: Crustáceos demersales. Subsecretaría de Economía y EMT / septiembre 2023. 363 p.

Informe Asesoría: Plan de Adaptación al Cambio Climático para la Biodiversidad del Ministerio del Medio Ambiente. 48 p. Expediente electrónico del Proceso

Landaeta M.F., Hernández-Santoro C., Search F.V., Castillo M.I., Bernal C., Navarrete SA, et al. 2023. Patrones espacio-temporales del descarte de la pesquería demersal de crustáceos del sistema de la corriente de Humboldt del sur, según el programa de observadores científicos (2014-2019). *MÁS UNO* 18(2): e0281932. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0281932>.

Martell S.J., Essington T.E., Lessard B., Kitchell J.F., Walters C.J., Boggs C.H. 2005. Interactions of productivity, predation risk, and fishing effort in the efficacy of marine protected areas for the central Pacific. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62(6), 1320-1336.

Molina E., Legua J., Vargas R., Gutierrez J., Olivares J., Díaz E., Rojas M., Osorio F., Gómez K., Leiva B. 2024. Informe Final Corregido 2, Convenio de Desempeño 2023, Evaluación directa de merluza común, 2023. Subsecretaría de Economía y EMT/IFOP. 74 P + Anexos.

Neira S., Arancibia H., 2008. Overview of the Chilean hake (*Merluccius gayi*) stock, a biomass forecast, and the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) predator-prey relationship off

central Chile (33°S–39°S). California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report, 49:104–115.

Nogues Q., Raoux A., Araignous E., Chaalali A., Hattab T., Leroy B., Ben Rais Lasram F., David V., Le Loc'h F., Dauvin J.-C., Niquil N. 2021. Cumulative effects of marine renewable energy and climate change on ecosystem properties: Sensitivity of ecological network analysis, *Ecological Indicators*, 121, 107128. ISSN 1470-160X. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107128>.

Pauly, D., Christensen, V., Walters, C. 2000. Ecopath, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES Journal of Marine Science*, 57(3), 697-706.

Pizarro-Koch M., Pizarro O., Dewitte B., Montes I., Paulmier A., Garçon V., Ramos M. 2023. On the interpretation of changes in the subtropical oxygen minimum zone volume off Chile during two La Niña events (2001 and 2007). *Frontiers in Marine Science*, 10, 1155932. <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1155932>

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

Püts M., Taylor M., Núñez-Riboni I., Steenbeek J., Stäbler M., Möllmann C., Kempf A. Insights on integrating habitat preferences in process-oriented ecological models – a case study of the southern North Sea. *Ecological Modelling*. 431, 109189. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109189>.

Püts M., Kempf A., Möllmann C., Taylor M. 2023. Trade-offs between fisheries, offshore wind farms and marine protected areas in the southern North Sea – Winners, losers and effective spatial management. *Marine Policy*. 152, 105574. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2023.105574>.

Roa R., Bahamonde R. 1993. Growth and expansion of an exploited population of the squat lobster (*Pleuroncodes monodon*) after 3 years without harvesting. *Fish Res.* 18(3-4):305-319. [https://doi.org/10.1016/0165-7836\(93\)90159-5](https://doi.org/10.1016/0165-7836(93)90159-5)

Roa R., Gallardo V.A., Ernst B., Baltazar M., Cañete J.I, Enríquez-Briones S. 1995. Nursery ground, age structure and abundance of juvenile squat lobster *Pleuroncodes monodon* on the continental shelf off central Chile. *Mar Ecol Prog Ser.* 116:47-54. <https://doi.org/10.3354/meps116047>

Rosas C., Martinez E., Gaxiola G., Brito R., Sánchez A., Soto L.A. 1999. The effect of dissolved oxygen and salinity on oxygen consumption, ammonia excretion and osmotic pressure of *Penaeus setiferus* (Linnaeus) juveniles, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 234:1 (41-57). [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(98\)00139-7](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(98)00139-7).

Rodríguez-Rodríguez D., Martínez-Vega J. 2022. Effectiveness of Protected Areas in Conserving Biodiversity. A Worldwide Review. Cham, Switzerland: Springer. ISBN 978-3-030-94297-7 (eBook). <https://doi.org/10.1007/978-3-030-94297-7>

San Martín MA., Cubillos LA., Saavedra JC. 2011. The spatio-temporal distribution of juvenile hake (*Merluccius gayi gayi*) off central southern Chile (1997–2006). *Aquatic Living Resources*, 24(2):161-168. doi:10.1051/alr/2011120

Sernap. 1982. Anuario estadístico de pesca 1982. Ministerio de Economía, Fomento y Reconstrucción, Chile. Servicio Nacional de Pesca. 106 p.

Sernap. 1976. Anuario estadístico de pesca 1976. División de protección pesquera, Inscripción N°48224. Servicio Agrícola y Ganadero, Ministerio de Agricultura. 70 p.

Sørdalen T.K., Halvorsen K.T., Vøllestad L.A., Moland E., Olsen E.M. 2020. Marine protected areas rescue a sexually selected trait in European lobster. *Evolutionary Applications*, 13(9), 2222-2233. <https://doi.org/10.1111/eva.12992>

Steenbeek J., Coll M., Gurney L., Mélin F., Hoepffner N., Buszowski J., Christensen V. 2013. Bridging the gap between ecosystem modeling tools and geographic information systems: Driving a food web model with external spatial–temporal data. *Ecological Modelling*, 263:139-151. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.04.027>.

Stock A., Murray C.C., Gregr E.J., Steenbeek J., Woodburn E., Micheli F., Christensen V., Chan K.M.A. 2023. Exploring multiple stressor effects with Ecopath, Ecosim, and Ecospace: Research designs, modeling techniques, and future directions. *Science of The Total Environment*, 869: 161719. ISSN 0048-9697. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.161719>.

Subsecretaría de Pesca y Acuicultura (SUBPESCA). 2023. Estado de la situación de las principales pesquerías chilenas, 2022. Departamento de Pesquerías, División de Administración Pesquera, 137 p. https://www.subpesca.cl/portal/618/articles-117812_recurso_1.pdf [download, September 7, 2023]

Subsecretaría de Pesca y Acuicultura (SUBPESCA). 2016. Estado de la situación de las principales pesquerías chilenas, 2015. Departamento de Pesquerías, División de Administración Pesquera, 92 p + Anexos.

Thiel M., Macaya E., Acuña E., Arntz W., Bastías H., Brokordt K., Camus P.A., Castilla J.C., Castro L., Cortés M., Dumont C., Escribano R., Fernández M., Gajardo J., Gaymer C., Gómez I., González A., González H., Haye P., Illanes J-E, Iriarte J., Lancellotti D., Luna-Jorquera G., Luxoro C., Manríquez P., Marín V., Muñoz P., Navarrete S., Pérez E., Poulin E., Sellanes J., Sepúlveda H., Stotz W., Tala F., Thomas A., Vargas C., Vásquez J., Vega JMA. 2007. The Humboldt Current System of Northern and Central Chile: Oceanographic processes, ecological interactions and socioeconomic feedback. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 45: 150 pp.

Tierney KM., Heymans JJ., Muir GKP., Cook GT., Buszowski J., Steenbeek J., Walters W., Christensen V., MacKinnon G., Howe JA., Xu S. 2018. Modelling marine trophic transfer of radiocarbon (^{14}C) from a nuclear facility. *Environmental Modelling & Software* 102, 138–154. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2018.01.013>.

- Tornquist F., Bigg G.R., Bryant R. G. 2024. Physical mechanisms affecting phytoplankton variability along the Chilean coast. *Journal of Marine Systems*, 242: 103934. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2023.103934>
- Ulloa O., Canfield D.E., DeLong E.F., Leteliery R., Stewart F.J. 2012. Microbial oceanography of anoxic oxygen minimum zones. *Perspective*, 109 (40) 15996-16003. <https://doi.org/10.1073/pnas.1205009109>
- Vilas D., Buszowski J., Sagarese S., Steenbeek J., Siders Z., Chagaris D. 2023. Evaluating red tide effects on the West Florida Shelf using a spatiotemporal ecosystem modeling framework. *Nature Scientific Reports*, 13:2541. doi: 10.1038/s41598-023-29327-z
- Walters C., Christensen V., Walters W., Rose K. 2010. Representation of multistanza life histories in Ecospace models for spatial organization of ecosystem trophic interaction patterns. *Bulletin of Marine Science*, 86 (2): 439-459(21).
- Walters, C., Pauly, D., Christensen, V., Kitchell, J.F. 2000. Representing density dependent consequences of life history strategies in aquatic ecosystems: EcoSim II. *Ecosystems*, 3(1), 70-83. doi:10.1007/s100210000011
- Walters C., Pauly D., Christensen V. 1999. Ecospace: Prediction of mesoscale spatial patterns in trophic relationships of exploited ecosystems, with emphasis on the impacts of marine protected areas. *Ecosystems*, 2(6), 539-554. doi: 10.1007/s100219900101
- Walters C., Christensen V., Pauly D. 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 7: 139-172. <https://doi.org/10.1023/A:1018479526149>
- Wangersky PJ. 1978. Lotka-Volterra Population Models. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 9 (189-218).
- Yannicelli B., Castro L., Parada C., Schneider W., Colas F., Donoso D. 2012. Distribution of *Pleuroncodes monodon* larvae over the continental shelf of south-central Chile: Field and modeling evidence for partial local retention and transport. *Prog. Oceanogr.* 2012, 92, 206–227.
- Zilleruelo M., Bravo C., Párraga D. 2023. Programa de Seguimiento de las Principales Pesquerías Nacionales, año 2022: Pesquería Crustáceos Demersales. Informe Final. Convenio de Desempeño 2022. Subsecretaría de Economía y EMT / Instituto de Fomento Pesquero, IFOP. 119 p + Anexos [<https://www.ifop.cl/busqueda-de-informes/> descarga online oct.05.23]

Anexo 1. Grupos funcionales incluidos en el modelo Ecopath y Ecospace de Chile centro sur.

N°	Grupo funcional	Nombre, descripción
1	Orcas	<i>Orcinus orca</i> . Orca
2	Delfines	Odontocetes. Cetáceos pequeños
3	Aves marinas	Comorán guanay (<i>Leucocarbo bougainvillii</i>), Piquero peruano (<i>Sula variegata</i>) y pelícanos (<i>Pelecanus thagus</i>)
4	Lobo común	<i>Otaria flavescens</i>
5	Merluza común (a)	<i>Merluccius gayi</i> adulta, individuos de edad ≥ 3 años. Especie demersal.
6	Merluza común (j)	<i>M. gayi</i> juvenil, individuos de edad < 3 años.
7	Congrio	<i>Genypterus maculatus</i> . Demersal.
8	Lenguado	<i>Hippoglossina macrops</i> . Lenguado de ojos grandes, demersal
9	Besugo	<i>Epigonus crassicaudus</i> . Batidemersal.
10	Blanquillo	<i>Prolatilus jugularis</i> . Demersal costero.
11	Pejerrata azul	<i>Coelorinchus aconcagua</i> . Bentopelágico.
12	Raya	Condriactos, principalmente raya volantín (<i>Zearaja chilensis</i>)
13	Jibia	<i>Dosidicus gigas</i> . Cephalopoda, Ommastrephidae
14	Merluza de cola	<i>Macruronus magellanicus</i>
15	Jurel	<i>Trachurus murphyi</i> . Especie pelágica.
16	Mesopelagicos	Peces mesopelágicos, principalmente mictóficos (Myctophidae)
17	Sardina común (a)	<i>Strangomera bentincki</i> adultos, individuos de edad ≥ 1 año.
18	Sardina común (j)	<i>S. bentincki</i> juvenil, individuos de edad < 1 año. Pelágico pequeño.
19	Anchoveta (a)	<i>Engraulis ringens</i> adulta, individuos de edad ≥ 1 año. Pelágico pequeño
20	Anchoveta (j)	<i>E. ringens</i> juvenil, individuos de edad < 1 año.
21	Langostino colorado a)	<i>Grimothea monodon</i> adultos, individuos de edad ≥ 2 años.
22	Langostino colorado (j)	<i>G. monodon</i> juvenil, individuos edad < 1 año. Crustáceo demersal
23	Langostino amarillo	<i>Grimothea johni</i> . Crustáceo demersal.
24	Camarón nailon	<i>Heterocarpus reedi</i> . Crustáceo demersal.
25	Macrozooplancton	Zoop. grande. Euphausiacea, Chaetognatha, Appendicularias, etc.
26	Mesozooplancton	Zoop. mediano, principalmente copépodos.
27	Microzooplancton	Zoop. pequeño (< 5 mm). Ciliophora, Copepoda, Copepoda nauplii, etc.
28	Fitoplancton	Comunidad fitoplanctónica. Productores.
29	Detrito	Toda la materia orgánica no incluida en otro grupo funcional.

Anexo 2. Lista de campañas de evaluación directa de crustáceos demersales de donde se obtuvo información de profundidad georeferenciada.

Proyecto	Referencia
FIP 2005-09	Acuña E, Alarcón R, Cid L, Arancibia H, Cubillos L, Cortes A. 2006. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII Regiones, año 2005. Informes Técnicos FIP. FIP/IT 2005-09, 348 p.
FIP 2006-04	Acuña E, Alarcón R, Arancibia H, Cid L, Cortes A, Cubillos L, León R, Neira S. 2007. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII regiones, año 2006. Informes Técnicos FIP, FIP/IT 2006-04, 424 p.
FIP 2007-19	Acuña E, Alarcón R, Cortes A, Arancibia H, Cid L, Cubillos L. 2009. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII Regiones, año 2007. Informe Final. Proyecto FIP 2007-19, 420 p.
FIP 2008-16	Acuña E, Alarcón R, Arancibia H, Cortés A, Cid L, Cubillos L, León R. 2009. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII Regiones, año 2008. Informes Final FIP. FIP/IT 2008-16, 420 p.
FIP 2009-15	Acuña E, Alarcón R, Arancibia H, Cid L, Cortes A, Cubillos L. 2010. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII Regiones, año 2009. Informes Técnicos FIP. FIP/IT 2009-15, 366 pp.
FIP 2011-01	Acuña E, Alarcón R, Cortés A, Cid L, Arancibia H, Cubillos L. 2012. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII Regiones, año 2011. Informe Final. Proyecto FIP I/T 2011-01, 457 pp.
FIP 2012-02	Acuña E, Alarcón R, Arancibia H, Cortés A, Cid L, Cubillos L. 2012. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII Regiones, año 2012. Informe Final Proyecto FIP 2012-02, 426 pp.
FIP 2013-02	Acuña E, Alarcón R, Arancibia H, Cortés A, Cubillos L, Cid L. 2014. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII Regiones, año 2013. Informe Final Proyecto FIP 2013-02, 384 pp.
IFOP-2014	Queirolo D, Ahumada M, Wiff R, Páramo J, Arana P, Sergio P, Lima M, Flores A. 2015. Evaluación directa de langostino amarillo y langostino colorado entre la II y VIII Regiones, año 2014. Informe Final Subsecretaría de Economía y EMT. 259 p.
IFOP-2015	Queirolo D, Ahumada M, Wiff R, Páramo J, Apablaza P, Lima M, Montero J, Flores A, Canales M. 2016. Evaluación directa de langostino amarillo y langostino colorado entre la II y VIII Regiones, año 2015. Informe Final: Subsecretaría de Economía y EMT. 259 p.
IFOP-2016	Queirolo D, Ahumada M, Apablaza P, Wiff R, Páramo J, Lima M, Montero J, Canales M, Flores A, López F. 2017. Evaluación directa de langostino amarillo y langostino colorado entre la II y VIII Regiones, año 2016. Informe Final. Subsecretaría de Economía y EMT. 70 p.
IFOP-2017	Queirolo D, Ahumada M, Wiff R, Apablaza P, Lima M, Flores A. 2018. Evaluación directa de langostino amarillo y langostino colorado entre la II y VIII Regiones, año 2017. Informe Final. Subsecretaría de Economía y EMT. 70 p.
IFOP-2018	Ahumada M, Queirolo D, Aplaza P, Wiff R, Plaza G, Lima M, Montero J, Flores A, Klarin S. 2018. Evaluación directa de langostino amarillo y langostino colorado entre la II y VIII Regiones, año 2018. Informe Final. Subsecretaría de Economía y EMT. 104 p

Anexo 3. Tasa de dispersión utilizada en el modelo Ecospace de Chile centro sur, 1992.

N°	Grupo funcional Group name	Tasa de dispersión base Base dispersal rate	Dispersión relativa en hábitat malo (proporción) Relative dispersal in bad habitat (proportion)	Vulnerabilidad relativa a la depredación en hábitats desfavorables Rel. vul. to pred. in bad hab.
1	Orcas	300	5	2
2	Delfines	300	5	2
3	AvesMarinas	300	5	2
4	Lobo marino común	300	5	2
5	Merluza común (a)	30	5	2
6	Merluza común (j)	30	5	2
7	Congrio	30	5	2
8	Lenguado	3	5	2
9	Besugo	300	5	2
10	Blanquillo	300	5	2
11	Pejerrata azul	300	5	2
12	Raya	30	5	2
13	Jibia	30	5	2
14	Merluza de cola	30	5	2
15	Jurel	30	5	2
16	Mesopelagicos	30	5	2
17	Sardina común (a)	30	5	2
18	Sardina común (j)	30	5	2
19	Anchoveta (a)	30	5	2
20	Anchoveta (j)	30	5	2
21	Langostino colorado (a)	13	5	2
22	Langostino colorado (j)	13	5	2
23	Langostino amarillo	13	5	2
24	Camarón nailon	13	5	2
25	Macrozooplancton	300	5	2
26	Mesozooplancton	300	5	2
27	Microzooplancton	300	5	2
28	Fitoplancton	300	5	2
29	Detrito	10	5	2

6. DISCUSIÓN

El primer Capítulo de esta tesis se enfocó en el análisis del potencial reproductivo de *G. monodon* en el centro sur de Chile, entre los años 2005 y 2018. Se estimó en el periodo analizado un promedio de 78.055 millones y una densidad media anual de 74 millones de huevos potenciales (mhp.km²). Los valores obtenidos en este estudio son comparables con los reportados por [Palma & Arana \(1997\)](#) para los focos de pesca ubicados entre 36° S y 37° S (Punta Achira y norte del cañón del Biobío), donde se habían estimado valores entre 1.808 y 33.966 huevos a partir de hembras ovígeras de *G. monodon* de 22,0 a 43,9 mm LC. Estas estimaciones se basaron en 15 campañas de monitoreo previas, realizadas entre 1988 y 1989, permitiendo una comparación histórica en diferentes épocas. La estimación del potencial reproductivo obtenida en esta tesis difiere de estimaciones anteriores, al enfocarse únicamente en el promedio anual de hembras ovígeras por área o foco de abundancia, lo cual arrojó valores de densidad entre 8,5 y 159,0 mhp·km⁻². Estas cifras son menores a los 9.000 millones de huevos por kilómetro cuadrado reportados por [Tapia \(1999\)](#), quien usó la misma metodología y menor área de cobertura (34° S-37° S), pero en fondos “no arrastables” de la plataforma continental, lo que pudo influir en la sobreestimación del potencial reproductivo de *G. monodon* en la evaluación de stock en ese momento. Tal como advierte [Cadrin \(2020\)](#), puede darse una expansión secuencial de recursos a nuevas áreas, pero una especificación errada de la estructura espacial de un recurso puede jugar un papel importante en el declive de las pesquerías, ya que produce una sobreestimación de la productividad en la evaluación del stock. En este sentido, es posible que en el estudio de [Tapia \(1999\)](#) hubiese una sobreestimación del potencial reproductivo de *G. monodon*. Además, sus datos fueron basados en la estimación de la biomasa de *G. monodon* realizada por [Roa et al. \(1997\)](#) en 122.000 y 132.000 t, usando métodos directo y un método indirecto de evaluación, respectivamente. Pero, estos valores fueron ajustados posteriormente por [Acuña et al. \(2005\)](#), quienes encontraron que la biomasa de *G. monodon* para ese año no sobrepasó las 98.000 t. Tras las vedas, la biomasa total y la biomasa explotable han mostrado incrementos, especialmente en la zona centro

sur de Chile, pero las estimaciones más recientes de [Ibarra et al. \(2024\)](#) no llegan a las 50.000 t, con desembarques de 5.956 t. Existen registros de la expansión y recuperación del langostino colorado después de una veda, existiendo una relación entre las vedas extractivas y el reclutamiento de nuevos individuos ([Roa et al. 1997](#), [Riquelme, 2010](#); [Cavieres et al. 2018](#)). Tras las vedas de 1989 a 1991 ([Roa & Bahamonde 1993](#)) y de 2001 a 2005 ([Acuña et al. 2005](#)), extendida hasta 2009 ([Riquelme, 2010](#)) se observó un ingreso importante de reclutas. Estos eventos de veda permitieron una recuperación de la biomasa total y de la biomasa explotable, además permitió mantener la tendencia de buen reclutamiento hasta el 2009 ([Riquelme, 2010](#); [Acuña et al. 2012](#); [Cavieres et al. 2018](#)).

Una contribución destacada del Capítulo 1 fue la estimación del desplazamiento latitudinal de la distribución del potencial reproductivo de *G. monodon*, que alcanzó una distancia de 226,4 km desde los 36°20'52,5" S hasta 34°18'39,1" S entre los años 2005 y 2012, explicando la existencia de altos valores en la densidad del potencial reproductivo en el sector norte (Fig. 7, resultados capítulo 1). Estos resultados contrastan con la expansión máxima de 60 km registrada entre 1898 y 1991 ([Roa & Bahamonde, 1993](#)).

En el periodo 2005 a 2007, el centro de gravedad del potencial reproductivo se mantuvo cercano a los 36°19' S, con una dispersión promedio de 3 km·año⁻¹ (I = 0,08° S). A partir de 2008, la dispersión aumentó a 13 km·año⁻¹ (I = 1,28° S), alcanzando los 34°18' S en el 2012 (ver Fig. 5 Capítulo 2). Estos resultados son coherentes con lo reportado por [Acuña et al. \(2009\)](#), quienes indicaron concentración de la densidad poblacional de langostino colorado cerca a los 36°19' S, entre 1999 y 2006, con poca dispersión latitudinal (I < 0,17° S). Es posible que, después de una intensa presión pesquera, el langostino colorado se contraiga de norte a sur, debido a que la pesca conduce a fuertes disminuciones en la producción de huevos del stock a medida que se eliminan las clases de mayor edad. Después de las vedas, la población se recupera lentamente y se va expandiendo a partir de los focos del potencial reproductivo de hembras ovígeras encontrados entre los 35°00' y 36°50' S. Estos focos, cuyas densidades del potencial reproductivo son cercanas a 100 mhp·km⁻², son los que se expanden hacia el norte y sur de la costa chilena, lo que refuerza

la hipótesis que la población de *G. monodon* proviene desde una sola área de cría ubicada entre los 35°30' y 36°30' S (Roa & Bahamonde, 1993).

El uso del potencial reproductivo en la evaluación de stock de los recursos pesqueros ha sido polémico por su forma de estimación. Sin embargo, es importante incluirlo porque permite construir modelos espaciotemporales claves para abordar problemas de conservación en zonas de agregación o cría de esta especie. A través de este enfoque, se pudieron identificar y delimitar los hábitats esenciales tanto de hembras ovígeras como de cría, lo que permitió diseñar y priorizar áreas marinas protegidas con el objetivo de alcanzar una pesca responsable capaz de mantener la renovación no solo de *G. monodon*, sino también de las especies asociadas a su ecosistema.

Por último, la geoestadística ha sido aplicada recientemente en el estudio y la gestión de pesquerías, para mapear hábitats esenciales de peces con la finalidad de vigilar la conservación de los ecosistemas, específicamente, para evaluar la variabilidad de su distribución a lo largo del tiempo (Le Pape *et al.* 2014; Petitgas *et al.* 2018, 2020). En Chile, se usa esta metodología desde 1992 para evaluar las poblaciones de crustáceos, pero se ha publicado poco al respecto. Se analizó el crecimiento y la expansión poblacional de *G. monodon*, después de una veda de 3 años (Roa & Bahamonde, 1993), y se observaron las diferencias espaciales en el crecimiento y la madurez (Roa & Tapia 2000). Estos estudios fueron soporte para el uso de la geoestadística y la estandarización metodológica en la evaluación de los crustáceos en Chile (Acuña *et al.* 2004, 2005; Queirolo *et al.* 2018). Sin embargo, es la primera vez que es utilizada para estimar el potencial reproductivo de *G. monodon* y observar su distribución en el tiempo.

El segundo Capítulo se construyó un modelo Ecopath de 29 grupos funcionales para representar la estructura y funcionamiento del ecosistema marino de la zona centro sur en el año 1992. El modelo no es la primera aproximación de este tipo que se tiene sobre el ecosistema de esta zona y período. Sin embargo, representa una mejora en la calidad de los datos especialmente en la dieta de algunos grupos, con respecto a lo último publicado para la zona centro sur de Chile por Neira & Arancibia (2008), lo que permitió obtener un

valor de pedigree de 0,385 dentro del rango global registrado en la literatura científica, 0,137 a 0,743; con promedio 0,472 (Colléter *et al.* 2015). Dentro de los indicadores estimados por el modelo Ecopath, el análisis de impactos tróficos mixtos (*MTI*) reveló efectos importantes, directos e indirectos, de merluza sobre langostinos y sobre sus juveniles y de las flotas pesqueras sobre sus recursos y el resto del ecosistema en general. La identificación de especies claves mediante el índice “Keystoneness” (*KS*) en el ecosistema centro sur de Chile indica que las orcas, con su baja biomasa, serían de gran importancia ecológica y de alto impacto trófico en el sistema por su alto consumo (ver Fig. 3, Capítulo 2), coincidiendo con lo informado por Libralato *et al.* (2006) para ecosistemas de surgencia, y lo informado por Valss *et al.* (2015), quienes mencionan a los elasmobranquios (tiburones y rayas), los odontocetos (orcas y delfines) y pinnípedos (lobos y leones marinos) como los grupo más comunes de *KS*, encontrados en los ecosistemas globales, el análisis fue basado en la revisión de los indicadores de 101 modelos EwE. Las orcas, son seguidas en importancia por merluza común adulta y juvenil, cuya biomasa ha disminuido debido a la presión ejercida por la pesca. En este sentido, cambios menores en la biomasa de la merluza pueden generar efectos en cascada sobre sus presas, afectando especialmente al langostino colorado. El colapso de la merluza común a partir del año 2004 se vio asociado con una recuperación del stock de langostino colorado tal como lo indicaron los resultados obtenidos en Ecosim (ver Fig. 4, Capítulo 2). Sin embargo, estos indicadores no pueden utilizarse para realizar predicciones, ya que no tienen una dimensión temporal. *MTI* y *KS* sólo permiten generar hipótesis que posteriormente son evaluadas mediante el módulo dinámico temporal, Ecosim (Walters *et al.* 1997, Christensen *et al.* 2004).

En cuanto al ajuste del modelo a las series de tiempo utilizadas, Ecosim (EwE) no logra proyectar exitosamente la magnitud de los datos observados de la biomasa de langostinos y camarón nailon, pero si las tendencias. La dinámica de merluza común adulta es explicada principalmente por la mortalidad por pesca, representando *F* en promedio un 56,3% (SD 24,9%) de la mortalidad total (*Z*) entre 1992 y 2018. En cambio, para merluza común juvenil y langostino colorado juvenil y adulto, la dinámica es explicada

principalmente por la depredación, representado $M2$ en promedio el 83,3%, 84,2% y 86,2% (SD 3,2%; 8,8% y 15,1%) respectivamente, de Z entre 1992 y 2018. Sin embargo, podrían estar actuando otras variables o factores, quizás asociados a los cambios en el ambiente que no fueron incluidas en las simulaciones, como por ejemplo oxígeno y temperatura. Para langostino colorado [Gallardo et al. \(2017\)](#) encontraron que el oxígeno disuelto y la clorofila-a explicaron la presencia de hembras ovígeras ($p < 0,05$). La probabilidad de aumento de hembras ovígeras, incrementó significativamente al aumentar la concentración de oxígeno disuelto (umbral 0,5 mL/L de oxígeno disuelto). Además, encontraron una relación negativa significativa entre la frecuencia de hembras ovígeras y la clorofila-a ($p = 0,0350$). En cuanto a la temperatura, fue un factor importante en las fases de desarrollo embrionario y larvario. Esto es, con el aumento de 1°C en la temperatura, observaron el aumento del desarrollo embrionario y larvario. [Gallardo et al. \(2017\)](#) realizaron un análisis GLM entre concentración de oxígeno disuelto, temperatura del fondo, clorofila-a, y, la presencia o ausencia de *G. monodon* en estado juvenil, hembras ovígeras y no ovígeras. Basaron el estudio en muestras obtenidas de campañas cuasimensual entre 2010 y 2011. Los cambios en estos factores podrían alterar el éxito reproductivo de langostino colorado, y a su vez la disminución en la biomasa de esta especie.

Para la merluza común, EwE proyectó tanto la trayectoria de los datos observados de la biomasa y capturas de adultos y juveniles. Sin embargo, el máximo observado entre los años 1997 y 2000 pudo deberse a los sub-reportes de las capturas, lo que influye en las estimaciones de la biomasa. Según [Arancibia et al. \(2017\)](#) en el periodo 1998 a 2015 las capturas anuales fueron en promedio 2,37 veces los desembarques oficiales anuales. EwE no logró buen ajuste a la tendencia observada en la biomasa de sardina común y anchoveta, especialmente por la variabilidad y altos niveles de biomasa reportados para sardina común entre los años 2010 y 2016, y en anchoveta adulta en los años 2004 y 2007 (Fig. 4, Capítulo 2). Sin embargo, el ajuste realizado al modelo con las capturas de anchoveta y sardina predijo de mejor forma la tendencia observada. La dinámica de las especies

pelágicas pequeñas (forraje) por lo general refleja alta variabilidad natural producto de los cambios de régimen de productividad y el ambiente.

El Capítulo 3 de esta Tesis es el primer modelo dinámico espacial en el tiempo (Ecospace) construido para Chile centro sur. El modelo integra grupos funcionales desde detritos hasta depredadores topos, factores ambientales y pesqueros que funcionan como modeladores de los ecosistemas marinos. El modelo aquí realizado fue construido para evaluar la propuesta de implementación de AMP en Chile centro sur, destinadas a proteger el stock del potencial reproductivo de *G. monodon*, otros crustáceos demersales y especies de asociadas, que son de interés comercial. Se ha documentado p.e. la influencia que tienen la profundidad, la temperatura y el oxígeno disuelto en la reproducción, supervivencia y alimentación del langostino colorado (Gallardo *et al.* 2017, Guzmán *et al.* 2020, Ahumada *et al.* 2021, Alarcón *et al.* 2023). En este sentido, Ecospace incluye dentro de sus herramientas un modelo de capacidad de hábitat y/o preferencia de la especie para alimentarse, que permite estudiar la relación entre factores ambientales y la biomasa de las especies (Christensen *et al.* 2024). El modelo de Ecospace desarrollado acá proyectó un cambio positivo o de incremento en la biomasa asociada a la salinidad en las etapas juveniles de langostino colorado, y de disminución de la biomasa de adultos asociado al oxígeno disuelto.

La hipótesis planteada en este estudio “si implementar AMP y eliminar la pesca en sus focos de mayor abundancia, ayudaría a la recuperación del potencial reproductivo del stock de langostino colorado hasta niveles sostenibles”, no fue apoyada de forma categórica por los resultados del modelo Ecospace. Lo que sí se evidencia, por un lado, en la biomasa adulta de langostino colorado estimada por el modelo (Fig. 7A, Capítulo 3), presentó tendencias similares y con fluctuaciones mínimas, en todos los escenarios simulados con y sin AMP. Aunque se observó cierta recuperación en todos los casos, el tiempo y la magnitud de la recuperación de la biomasa fueron variables. Podríamos sugerir que las AMP contribuyen a la recuperación ya que los escenarios con AMP (E4 y E5) son donde la biomasa se recupera rápidamente, en 5 años. Sin embargo, para los juveniles los

escenarios sin AMP (E1 y E2) alcanzan niveles cercanos a la biomasa inicial, y se mantiene en ese rango (E2, Fig. 7B, Capítulo 3). En todos los escenarios la biomasa juvenil proyectada por el modelo fue mayor que la observada durante la mayor parte del periodo. Por lo tanto, las AMP contribuyen a la recuperación del potencial reproductivo del langostino colorado, pero no lo garantizan. La inclusión de AMP tiene un impacto diferencial entre langostino colorado adulto y juvenil. Parece favorecer la concentración de la biomasa de adultos, lo que podría estar relacionado con la capacidad de estas zonas para ofrecer condiciones óptimas para la reproducción y el crecimiento, pero no parece influir de manera significativa en los juveniles que tienden a dispersarse fuera de las AMP.

El modelo Ecospace permitió analizar la efectividad de las AMP, destacando que, contribuyen a la recuperación de la biomasa, pero no garantizan la sostenibilidad a largo plazo de todas las especies. Los escenarios sin AMP mostraron ser más efectivos para la estabilidad de la biomasa de langostino colorado adultos que la juvenil, asumiendo que las vedas son de estricto cumplimiento ($F=0$).

Se hace necesario el diseño y priorización de áreas protegidas basadas en la identificación de los hábitats críticos de las especies y su interacción con el ecosistema, siendo fundamental para asegurar la renovación o restauración del stock estudiado y de las especies asociadas que se quieren proteger en forma responsable y sostenible. En Chile, las AMP cubren el 43% de la zona económica exclusiva, pero enfrentan desafíos como la pesca ilegal y la falta de financiamiento en cuanto a programas de vigilancia, investigación, educación pública, y un sinnúmero de conflictos de interés económico y social (www.mma.gob.cl). Además, el proceso de creación de las AMP tienen múltiples etapas que pueden durar entre 7 y 14 años. Por lo que nuestros resultados sugieren que un manejo más estricto de las vedas ya establecidas podría ser más rápido y efectivo en la recuperación de la población de *G. monodon*.

7. CONCLUSIONES

Del Capítulo 1 se concluye que:

- El potencial reproductivo anual promedio de *G monodon* estimado para la zona centro sur de Chile entre los años 2005 y 2018 fue de aproximadamente 78.055 mhp, con una densidad promedio de 74 mhp/km², siendo mayor en la zona norte.
- Se identificaron dos áreas principales de altas densidades del potencial reproductivo de langostino colorado, una frente a San Antonio (33°30' S a 34°00' S) y otra entre Punta Achila y Biobío (34°40' S a 36°20' S), con presencia contante durante al menos seis años consecutivos, lo que resalta la importancia de estas zonas como hábitat esencial para la reproducción *G. monodon*.
- Entre el año 2008 y el 2012, *G. monodon* mantuvo una migración de la población hacia el norte, sugiriendo cambios en la distribución geográfica del stock, la que fue revertida por la presión pesquera, lo que resalta la vulnerabilidad de la población a la pesca.

Del Capítulo 2 se concluye que:

- La mortalidad por depredación en los grupos langostino colorado juvenil y langostino adulto en las últimas décadas ha llegado a representar sobre 80% de la mortalidad total.
- El principal depredador del langostino colorado es la merluza común, que puede llegar a depredar hasta dos veces más la fracción juvenil (pre-recluta) que la adulta.
- La dinámica del stock de langostino colorado y del langostino amarillo en las últimas décadas habría estado influenciada fuertemente por la depredación que ejercen peces demersales como la merluza común sobre individuos pre-reclutas de langostino colorado, y el lenguado sobre langostino amarillo.

Del Capítulo 3 se concluye que:

- Las actuales vedas temporales aportan a la recuperación del recurso langostino colorado y también benefician a langostino amarillo, camarón nailon y otros peces demersales (e.g. merluza común)
- La recuperación y sostenibilidad de la biomasa de *G. monodon* es efectiva en un periodo de 7 a 9 años, únicamente con las vedas. Aunque se observa una recuperación en tiempo similar al incluir en el cierre ambas flotas langostinera y merlucera de 9 y 7 años), respectivamente, el incremento de la biomasa es menor en el tiempo.
- El cierre prolongado por más de tres meses de la flota merlucera, favorece el incremento de la biomasa de merluza común y lenguado afectando la biomasa de langostino colorado por efecto de la depredación.
- Las AMP contribuirían con la concentración de la biomasa adulta de langostino colorado, pero su impacto en los juveniles no es claro.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Acuña E., Alarcón R., Arancibia H., Cid L., Cortés A., Cubillos L., León R., Neira S. 2004. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII regiones, año 2004. Informes Técnicos FIP, FIP/IT N° 2004-11, 398 pp.

Acuña E., Alarcón R., Cid L., Arancibia H., Cubillos L., Cortés A. 2005. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII Regiones, año 2005. Informe Final Proyecto FIP N° 2005-09. Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Pesca y Acuicultura. 349 p.

Acuña E., Thiel M., Andrade M., Cortés A., Espinoza N., Hinojosa I. 2008. Dinámica reproductiva del langostino amarillo y langostino colorado en la III y IV Región. Informes Técnicos FIP. FIP/IT No 2006-43, 156 pp.

Acuña E., Alarcón R., Cortés A., Cid L., Arancibia H., Cubillos L. 2012. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII Regiones, año 2011. Informe Final. Proyecto FIP I/T N° 2011-01, 457 pp.

Acuña E., Alarcón R., Arancibia H., Cortés A., Cubillos LA., Cid L. 2014. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII Regiones, año 2013. Informe Final Proyecto FIP N° 2013-02, 32 pp.

Acuña E., Alarcón R., Bravo L., Cortés A., Cubillos L., Gallardo M.A., Morales M.C., Véliz C., Yannicelli B. 2021. Estudio del reclutamiento in situ de crustáceos demersales. Informe Final. FIPA N° 2017-66, 487 pp.

Ahumada M., Queirolo D., Apablaza P., Wiff R., Plaza G., Lima M., Montero J., Flores A., Klarian S. 2021. Informe Final, Convenio de desempeño 2020, Evaluación directa de langostino amarillo, langostino colorado y camarón nailon entre las regiones de Antofagasta y Biobío, año 2020. Subsecretaría de Economía y EMT. 92 págs. + Anexos.

Alarcón R., Cubillos L., Cortés, A., Acuña E. 2023. Evaluación directa de langostino amarillo, langostino Colorado y camarón nailon entre las regiones de Antofagasta y Biobío, año 2022. Informe Final. Convenio de Desempeño 2021. Subsecretaría de Economía y EMT / Instituto de Fomento Pesquero- IFOP / Investigaciones Marinas Cimar® LTDA, Universidad Católica del Norte / Universidad de Concepción. 84 p + Anexos.

Alexander K.A., Meyjes S.A., Heymans J.J., 2016. Spatial ecosystem modelling of marine renewable energy installations: Gauging the utility of Ecospace. Ecological Modelling, Ecopath 30 years – Modelling ecosystem dynamics: beyond boundaries with EwE 331, 115–128. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.01.016>

- Allison G.W., Lubchenco J., Carr M.H. 1998. Marine reserves are necessary but not sufficient for marine conservation. *Ecological Applications* 8 (sp1): S79-S92
- Arana, P. Arredondo M. 1993. Dinámica de los focos de abundancia del langostino colorado (*Pleuroncodes monodon*) frente a la Región del Bío-Bío. *Estud. Doc., Universidad Católica de Valparaíso*, 2(A) 93, 105 pp.
- Arancibia H., Toro J., Fernández V., Meléndez R. 1986. Estimación de la mortalidad por depredación del langostino colorado (*Pleuroncodes monodon*) por la merluza común (*Merluccius gayi*) en el área 35°45'S-37°10'S. En: P. Arana (ed.). *La pesca en Chile*. Escuela de Ciencias del Mar, Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, pp. 57-67.
- Arancibia H., Robotham H., Alarcón R., Barros M., Santis O., Sagua C. 2017. Informe Final Proyecto FIP N° 2015-45. Metodología para la estandarización de capturas totales anuales históricas. Casos de estudio: pesquerías merluza común y merluza del sur. Universidad de Concepción, 215 p. + Anexos.
- Arriagada A., Neira S., Muñoz N., Rivera R., Alarcón R., Narváez D. 2024. Climate change effects on the habitat suitability of the main fishing resources off central Chile". Workshop University of Concepcion – Scripps Institution of Oceanography: "Understanding the implications of climate-induced changes in marine ecosystems through cross-disciplinary collaboration". Concepción, Chile. Abril 22-24 de 2024.
- Bakun, A. 1989. Recruitment in fishery resources and its relationship to environment: accesible pathways to greater insight. *Pacífico Sur*, Número Especial, 25-34 pp.
- Bahamonde N., Henríquez G., Zuleta A., Bustos H., Bahamonde R. 1986. Population dynamics and fisheries of squat lobsters, family Galatheidae, in Chile. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 92: 254-268.
- Bahamonde N., Roa R. 1992. Evaluación del grado de recuperación del foco poblacional de Achira del langostino colorado. Informe técnico instituto de fomento pesquero (IFOP). 60 p.
- Barros M.E., Alarcón R., Arancibia H. 2023. Spatiotemporal distribution of the reproductive potential of the female squat lobster (*Pleuroncodes monodon*) stock in central and southern Chile. *Ciencias Marinas*, 49. <https://doi.org/10.7773/cm.y2023.3321>
- Barros M.E., Arriagada A., Arancibia H., Neira S. 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*, 487:110546. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2023.110546>.
- Bradshaw C., Iburg S., Morys C., Sköld M., Pusceddu A., Ennas C., Jonsson P., Nascimento F.J. 2024. Effects of bottom trawling and environmental factors on benthic bacteria, meiofauna and macrofauna communities and benthic ecosystem processes. *Science of the Total Environment*, 921, 171076.

- Bucarey D., Canales C., Montenegro C., Zilleruelo M., Párraga D. 2015. Convenio de desempeño 2015. Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales al año 2016: langostino colorado. Subsecretaría de Economía – IFOP. Informe Final, 70 p + Anexos.
- Bucarey D., Cavieres J., Zilleruelo M., Bravo C. 2016. Informe 2 de Estatus. Convenio Desempeño 2016 Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales año 2017: Langostino colorado 2017. Subsecretaría de Economía – IFOP. 91 p + Anexos.
- Bustos H., Aracena O., Mora S., Palma W. 1982. Estudio de crecimiento y edad en el recurso langostino colorado (*Pleuroncodes monodon* H. Milne Edwards, 1837)
- Cadrin SX. 2020. Defining spatial structure for fishery stock assessment. Fish Res. 221:105397. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2019.105397>
- Canales C., Montenegro C., Pool H., Peñailillo T., Díaz C. 1997. Análisis y evaluación directa de la pesquería de langostino colorado en la zona centro-sur. Informe Final FIP 96-20. Fondo de Investigación Pesquera. 49 p + Tabla, Figuras y Anexos.
- Canales C., Barbieri M.A., Bahamonde R., Leiva B., Arana P., Palma S., Melo T. 2002. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII Regiones, Año 2001. Informes Técnicos FIP. FIP/IT 2001-06: 269 pp.
- Canales C., Company J., Arana P. 2017. Population structure of nylon shrimp *Heterocarpus reedi* (Crustacea: Caridea) and its relationship with environmental variables off Chile. Lat. Am. J. Aquat. Res. 44(1): 144-154. <https://10.3856/vol44-issue1-fulltext-15> [Accessed 15 Jan. 2025].
- Cavieres G., Yáñez A., Zilleruelo M., Bravo C. 2018. Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales, año 2018: Langostino colorado, 2018. Informe 3 consolidado. Valparaíso (Chile): IFOP. 87 p.
- Christensen V., Walters C. 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. Ecological Modelling 72: 109-139. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.09.003>
- Christensen V., Walters C.J. 2024. Ecosystem Modelling with EwE. Vancouver, BC: The University of British Columbia. Available from <https://pressbooks.bccampus.ca/ewemodel>. <https://doi.org/10.14288/24d7-ab68>
- Coll M., Pennino M.G., Steenbeek J., Sole, J., Bellido J.M., 2019. Predicting marine species distributions: Complementarity of food-web and Bayesian hierarchical modelling approaches. Ecological Modelling 405, 86–101. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.05.005>

Colléter M., Valls A., Guitton J., Gascuel D., Pauly D., Christensen V. 2015. Global overview of the applications of the Ecopath with Ecosim modeling approach using the EcoBase models repository. *Ecological Modelling*, 302, 42-53.

Cubillos LA., Alarcón C., Arancibia H. 2007. Selectividad por tamaño de las presas en merluza común (*Merluccius gayi gayi*), zona centro-sur de Chile (1992-1997). *Investigaciones marinas*, 35(1): 55-69. <https://dx.doi.org/10.4067/S0717-71782007000100005>

Dahood A., de Mutsert K., Watters G.M. 2020. Evaluating Antarctic marine protected area scenarios using a dynamic food web model. *Biological Conservation* 251, 108766. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108766>

Day J., Dudley N., Hockings M., Holmes G., Laffoley D., Stolton S., Wells S. 2012. Directrices para la Aplicación de las Categorías de Gestión de Áreas Protegidas de la UICN en Áreas Marinas Protegidas, Gland, Suiza: UICN. 36pp

de Mutsert K., Coll M., Steenbeek J., Ainsworth C., Buszowski J., Chagaris D., Christensen V., Heymans S., Lewis K., Libralato S., Oldford G., Piroddi P., Romagnoni G., Serpetti N., Spence MA., Walters C. 2023. Advances in spatial-temporal coastal and marine ecosystem modeling using Ecospace. Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-90798-9.00035-4>

Dudley N. (Editor). 2008. Directrices para la aplicación de las categorías de gestión de áreas protegidas. Gland, Suiza: UICN. x + 96 p.

Espinoza P., Lorrain A., Ménard F., Cherel Y., Tremblay-Boyer L., Argüelles J., Tafur R., Bertrand S., Tremblay Y., Ayón P., Munaron J.-M., Pierre R., Bertrand A. 2017. Estructura trófica en el sistema de la corriente de Humboldt del norte: nuevas perspectivas a partir del análisis de isótopos estables. *Mar. Biol.*, 164, 86.

FAO. 2022. El estado mundial de la pesca y la acuicultura 2022. Hacia la transformación azul. Roma, FAO. <https://doi.org/10.4060/cc0461es>

FAO. 2024. El estado mundial de la pesca y la acuicultura 2024. La transformación azul en acción. Roma. ISSN 2663-8649 (en línea). <https://doi.org/10.4060/cd0683es>

Fernández M., Castilla JC. 2005. Marine Conservation in Chile: Historical Perspective, Lessons, and Challenges. *Conserv. Biol.*, 19: 1752–1762.

Gallardo V.A., Bustos H., Acuña A., Díaz L., Erbs V., Meléndez R. 1980. Relaciones ecológicas de las comunidades bentónicas y bentodemersal de la plataforma continental de Chile central. Informe Final. Convenio Subsecretaría de Pesca / Universidad de Concepción, 325 pp.

Gallardo V., Cañete J., Enríquez-Briones S., Roa R., Acuña A., Baltazar M. 1993. Biología del langostino colorado, *Pleuroncodes monodon* (H. Milne Edwards, 1983) y especies afines (Crustacea, Decapoda, Anomomura, Galatheidae): Sinopsis. In F, Faranda

y O. Parra (Eds) Elementos básicos para la gestión de los recursos vivos marinos costeros de la región del Biobío. Programa EULA, Universidad de Concepción, Monografías científicas, 2: 67-113.

Gallardo V., Cañete J., Roa R., Enríquez-Briones, Baltazar M. 1994. Recruitment of the squat lobster *Pleuroncodes monodon* on the continental shelf off central Chile. *Journal of Crustacean Biology*, 14 (4):665-669. ICES. 2005. Report of the Workshop on Survey Design and Data Analysis (WKSAD), 9-13 May 2005, Sète, France. ICES CM 2005/B:07. 170 pp.

Gallardo V., Palma M., Carrasco F., Gutiérrez D., Levin A., Cañete J. 2004. Macrobenthic zonation caused by the oxygen minimum zone on the shelf and slope off central Chile. *Deep-Sea Res. II*, 51(20-21):2475-2490

Gallardo M.A, González A., Ramos M., Mujica A., Muñoz P., Sellanes J., Yannicelli B. 2017. Reproductive patterns in demersal crustaceans from the upper boundary of the OMZ off north-central Chile. *Continental Shelf Research*, 141:26-37. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2017.04.011>.

Gálvez M. 1997. Remoción del potencial reproductivo por efecto de la pesca: el caso del camarón nailon (*Heterocarpus reedi* Bahamonde, 1955). *Invest. Mar., Valparaíso*, 25: 187-202.

Graham JE., Stuart-Smith RD., Willis TJ., Kininmonth S., Baker SC., Banks S., Barrett NS., Becerro MA, Bernard AT, Berkhout J, Buxton CD, Campbell SJ, Cooper AT, Davey M, Edgar S, Försterra G, Galván D, Irigoyen AJ, Kushner DJ, Moura R, Parnell PE, Shears NT, Soler G, Strain EM, Thomson RJ. 2014. Global conservation outcomes depend on marine protected areas with five key features. *Nature*, 506: 216–220. doi: 10.1038/nature13022. Epub 2014 Feb 5.

Guzmán F., Bascur M., Olavarria L., Mora S., Riera R., Urzúa A. 2020. Seasonal and interannual changes in reproductive parameters and eggs biochemical composition of the fishery resource *Pleuroncodes monodon* (Decapoda: Munididae) from the Humboldt Current System, *Fisheries Research*, 221:105404. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2019.105404>.

Haig J. 1955. Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-49. The Crustacea Anomura of Chile. *Lunds Universitets Årsskrift. NF. Avd. 2*. 51: 1-68.

Ibarra M., Garcés E., Yáñez A. 2024. Informe Técnico Asesoría Científica Convenio de Desempeño 2024. Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentable de los principales recursos pesqueros nacionales, año 2025: Crustáceos demersales. Subsecretaría de Economía y EMT / septiembre 2023. 385 p.

Ibarra M., Yáñez A. 2022. Informe de Estatus Convenio de Desempeño 2022. Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentable de los principales recursos

pesqueros nacionales, año 2023: Crustáceos demersales. Subsecretaría de Economía y EMT/septiembre 2022. 363 p.

Kell L., Nash R., Dickey-Collas M., Mosqueira I., Szuwalski C. 2016. Is spawning stock biomass a robust proxy for reproductive potential? *Fish and Fisheries*, 17: 596–616.

Kilada R., Acuña E. 2015. Direct age determination by growth band counts of three commercially important crustacean species in Chile. *Fish. Res.*, 170, 134–143. <https://www.mdpi.com/2076-2615/13/14/2279>

Lester S.E., Halpern B. S., Grorud-Colvert K., Lubchenco J., Ruttenberg B. I., Gaines S. D., Airamé S., Warner R.R. 2009. Biological effects within no-take marine reserves: a global synthesis. *Marine Ecology Progress Series* 384: 33–46.

Le Pape O, Delavenne J, Vaz S. 2014. Quantitative mapping of fish habitat: A useful tool to design spatialised management measures and marine protected area with fishery objectives. *Ocean Coastal Manage.* 87:8-19. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2013.10.018>

Libralato S., Christensen V., Pauly D. 2006. A method for identifying keystone species in food web models. *Ecological Modelling*, 195:153-171.

Lovrich G., Thiel M. Ecology, physiology, feeding and trophic role of squat lobsters. In *The Biology of Squat Lobsters*, 1st ed. Poore G.C.B., Ahyong S.T., Taylor J., Eds. CSIRO Publishing: Clayton, Australia, 2011. pp. 183–221.

Machumu M., Yakupitiyage A. 2013. Effectiveness of Marine Protected Areas in Managing the Drivers of Ecosystem Change: A Case of Mnazi Bay Marine Park, Tanzania. *Ambio*, 42(3): 369–380. doi: 10.1007/s13280-012-0352-8

Marshall CT, Kjesbu OS, Yaragina NA, Solemdal P, Ulltang O. 1998. Is spawner biomass a sensitive measure of the reproductive and recruitment potential of northeast Arctic cod? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55: 1766–1783.

Martell S.J., Essington T.E., Lessard B., Kitchell J.F., Walters C.J., Boggs C.H. 2005. Interactions of productivity, predation risk, and fishing effort in the efficacy of marine protected areas for the central Pacific. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62(6), 1320-1336.

Neira S., Arancibia H., Cubillos L. 2004. Comparative analysis of trophic structure of commercial fishery species off Central Chile in 1992 and 1998. *Ecological Modelling*, 172 (2-4): 233-248. Elsevier. ISSN: 0304-3800.

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

Nogues Q., Raoux A., Araignous E., Chaalali A., Hattab T., Leroy B., Ben Rais Lasram F., David V., Le Loc'h F., Dauvin J-C., Niquil N. 2021. Cumulative effects of marine

renewable energy and climate change on ecosystem properties: Sensitivity of ecological network analysis, *Ecological Indicators*, 121, 107128. ISSN 1470-160X. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107128>

Palma S., Arana P. 1990. Aspectos reproductivos del langostino colorado (*Pleuroncodes monodon* H. Milne Edwards, 1837) en la zona centro-sur de Chile. *Estud. Doc., Univ. Católica Valparaíso*, 1(90): 77.

Palma S. 1994. Distribución y abundancia de larvas de langostino colorado *Pleuroncodes monodon* frente a la costa de Concepción, Chile. *Invest. Mar., Valparaíso*, 22: 13 - 29.

Palma S., Arana P. 1997. Aspectos reproductivos del langostino colorado (*Pleuroncodes monodon* H. Milne Edwards, 1837), frente a la costa de Concepción, Chile. *Investigaciones Marinas, Valparaíso* 25: 203-221.

Parada C., Yannicelli B., Hormazábal S., Vásquez S., Porobić 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. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 41(1): 1-28. <https://doi.org/103856/vol41-issue1-fulltext-1>

Pendleton L.H., Ahmadi G.N., Browman H.I., Thurstan R.H., Kaplan D.M., Bartolino V. 2018. Debating the effectiveness of marine protected areas. *ICES Journal of Marine Science*, 75(3), 1156-1159.

Ponce T., Cubillos L.A., Ciancio J., Castro L.R., Araya M. 2021. Isotopic niche and niche overlap in benthic crustacean and demersal fish associated to the bottom trawl fishing in south-central Chile. *Journal of Sea Research*, 173:102059. ISSN 1385-1101. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2021.102059>.

Poore G., Ahyong S. Taylor J. (Eds). 2011. *The biology of squat lobsters*. CSIRO Publishing, Australia. 363 p.

Queirolo D., Ahumada M., Wiff R., Apablaza P., Lima M., Flores A. 2018. Evaluación directa de langostino amarillo y langostino colorado entre la II y VIII Regiones, año 2017. Informe Final. Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Economía and EMT. 70 p.

Quispe-Machaca M., Zilleruelo M., Espinoza P., Torres G., Urzúa Á. 2024. Living Along Distribution Margins: Differences in the Body and Biochemistry of Red Squat Lobster Morphotypes (*Grimothea monodon*) from the Humboldt Current System. *Fishes*, 9, 445. <https://doi.org/10.3390/fishes9110445>

Riquelme, K. 2010. Indicadores poblacionales para evaluar la Recuperación del stock de langostino colorado, *Pleuroncodes monodon* (Decápoda - Galatheididae), durante ocho años de veda en Chile centro-sur (2001-2009). Tesis Magíster en Ciencias del Mar, Coquimbo, 71 p.

- Rovira J., Ortega D., Álvarez D., Molt K. CONAMA. 2008. Capítulo “Áreas Protegidas en Chile. En Biodiversidad de Chile: Patrimonio y Desafíos, Segunda Edición, Editorial Ocho libros, 639 pp.
- Roa R., Bahamonde R. 1993. Growth and expansion of an exploited population of the squat lobster (*Pleuroncodes monodon*) after 3 years without harvesting. *Fisheries Research* 18: 305-319.
- Roa R., Cid L., Tapia F., Quiñones R., Arancibia H., Figueroa D., Lépéz I. 1998. Evaluación directa del stock de langostino amarillo en el litoral de la V a VIII regiones. Informe FIP, FIP/IT N° 97-23, 123 pp.
- Roberts C.M., Hawkins J.P. 2000. Reservas marinas totalmente protegidas: una guía. Campaña Mares en Peligro del WWF, 1250 24th Street, NW, Washington, DC 20037, EE.UU. y Environment Department, University of York, York, YO10 5DD, Reino Unido.
- Rodríguez L., Bahamonde R., Henríquez G. 1987. Impacto de las medidas de manejo en el recurso y perspectivas de la pesquería de langostino colorado (Resumen). In: Manejo y Desarrollo Pesquero, P. Arana (Ed.), Escuela de Ciencias del Mar, UCV, 81-82.
- Sagua C., Cubillos L.A., Canales C.M., Alarcón-Muñoz R. 2021. The recruitment dynamics of the nylon shrimp *Heterocarpus reedi*, effects of climate and predation off Chile, *Fisheries Research*, 235, 105817. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105817>.
- San Martín M., Wiff R., Saavedra-Nievas J.C., Cubillos LA., Lillo S. 2013. Relationship between Chilean hake (*Merluccius gayi gayi*) abundance and environmental conditions in the central-southern zone of Chile. *Fisheries Research*, 143:89-97. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2013.01.010>.
- Sielfeld W., Barraza J., Amado N. 2018. Patrones locales de alimentación del león marino sudamericano *Otaria byronia*: El caso de Punta Patache, Norte de Chile. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 53, 307–319.
- Sierralta L., Serrano R., Rovira J., Cortés C. (eds.). 2011. Las áreas protegidas de Chile antecedentes, institucionalidad, estadísticas y desafíos. Ministerio del Medio Ambiente. 35 pp.
- Subsecretaría de Pesca y Acuicultura (SUBPESCA). 2016. Estado de situación de las principales pesquerías chilenas, año 2015. Departamento de Pesquerías, División de Administración Pesquera. 92 p + Anexos.
- Subsecretaría de Pesca y Acuicultura (SUBPESCA). 2023. Estado de la situación de las principales pesquerías chilenas, 2022. Departamento de Pesquerías, División de Administración Pesquera, 137 p.
- Subsecretaría de Pesca y Acuicultura (SUBPESCA). 2024. Estado de la situación de las principales pesquerías chilenas, 2023. Departamento de Pesquerías, División de

Administración Pesquera, 137 p. https://www.subpesca.cl/portal/618/articles-117812_recurso_1.pdf

Stock A., Murray C.C., Gregr E.J., Steenbeek J., Woodburn E., Micheli F., Christensen V., Chan K.M.A. 2023. Exploring multiple stressor effects with Ecopath, Ecosim, and Ecospace: Research designs, modeling techniques, and future directions. *Science of The Total Environment*, 869: 161719. ISSN 0048-9697. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.161719>.

Tapia F. 1999. Distribución espacial del potencial reproductivo de la población de langostino colorado (*Pleuroncodes monodon*) de Chile centro-sur [MSc thesis]. Concepción (Chile): Universidad de Concepción. 58 p.

Tognelli M.F., Fernández M., Marquet P.A. 2009. Assessing the performance of the existing and proposed network of marine protected areas to conserve marine biodiversity in Chile. *Biol. Conserv.*, 142: 3147-3153

Trippel EA. 1999. Estimation of stock reproductive potential: history and challenges for Canadian Atlantic gadoid stock assessments. *J Northw Atl Fish Sci.* 25:61-81. <https://doi.org/10.2960/j.v25.a6>

Valls, A., Coll, M., Christensen, V. 2015. Keystone species: toward an operational concept for marine biodiversity conservation. *Ecological Monographs*, 85(1):29–47.

Vilas D., Coll M., Corrales X., Steenbeek J., Piroddi C., Calò A., Di Franco A., Gont T., Guidetti P., Ligas A., Llorca J., Prato G., Sahyoun R., Sartor P., Claudet J. 2020. The effects of marine protected areas on ecosystem recovery and fisheries using a comparative modelling approach. *Aquatic Conserv: Mar Freshw Ecosyst.* 2020; 30: 1885–1901. <https://doi.org/10.1002/aqc.3368>

Vilas D., Buszowski J., Sagarese S., Steenbeek J., Siders Z., Chagaris D. 2023. Evaluating red tide effects on the West Florida Shelf using a spatiotemporal ecosystem modeling framework. *Nature Scientific Reports*,13:2541. doi: 10.1038/s41598-023-29327-z

Walters C., Christensen V., Pauly D. 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 7: 139-172. <https://doi.org/10.1023/A:1018479526149>

Walters C., Pauly D., Christensen V. 1999. Ecospace: Prediction of mesoscale spatial patterns in trophic relationships of exploited ecosystems, with emphasis on the impacts of marine protected areas. *Ecosystems*, 2(6), 539-554. doi: 10.1007/s100219900101

Worm B., Barbier E.B., Beaumont N., Duffy J.E., Folke C., Halpern B.S., Watson R. 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* 314(5800): 787-790.

Wright P. 2013. Methodological challenges to examining the causes of variation in stock reproductive potential. *Fisheries Research*, 138(2013):14-22 p. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2012.06.002>

Yannicelli B., Castro L., Parada C., Schneider W., Colas F., Donoso D. 2012. Distribution of *Pleuroncodes monodon* larvae over the continental shelf of south-central Chile: Field and modeling evidence for partial local retention and transport. *Progress in Oceanography*, 92–95:206-227. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2011.07.005>.

Yannicelli B., Castro L. 2013. Limitaciones ecofisiológicas de las larvas de *Pleuroncodes monodon* y sus implicancias para su estrategia reproductiva en aguas poco oxigenadas de la subcorriente Chile-Perú. *Journal of Plankton Research*, 35 (3): 566–581. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbs090>

Yáñez E., Lang C, Barbieri M.A., Montenegro C., Andrade C. 2022. Informe del Seminario Internacional: Manejo de Recursos Acuáticos con Enfoque Ecosistémico: Avances, Brechas y Perspectivas. Organizan Sociedad Chilena de Ciencias del Mar e Instituto de Fomento Pesquero, Chile. Ediciones del Instituto de Fomento Pesquero, Valparaíso, Chile, 52 páginas. Disponible en línea: <https://www.ifop.cl/enfoque-ecosistemico/>

Yapur-Pancorvo A.L., Quispe-Machaca M., Guzmán-Rivás F., Urzúa Á., Espinoza P. 2023. The Red Squat Lobster *Pleuroncodes monodon* in the Humboldt Current System: From Their Ecology to Commercial Attributes as Marine Bioresource. *Animals*, 13, 2279. <https://doi.org/10.3390/ani13142279>

