



UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y OCEANOGRÁFICAS

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

**DINÁMICA ESPACIOTEMPORAL DE LAS FRACCIONES ADULTA Y
JUVENIL DE MERLUZA COMÚN (*Merluccius gayi gayi*) EN LA ZONA
CENTRO SUR DE CHILE (1997-2018): IDENTIFICACIÓN DE ÁREAS DE
RIESGO DE CAPTURA DE JUVENILES.**

Tesis presentada a la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas de la
Universidad de Concepción para optar al grado académico de Doctor en
Ciencias con mención en Manejo de Recursos Acuáticos Renovables

POR: DANIELA V. YEPSÉN DURÁN

Profesor Guía: Luis Antonio Cubillos Santander

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. Luis A. Cubillos
Depto. De Oceanografía
Universidad de Concepción

Comisión evaluadora:

Dr. Eduardo Hernández
Depto. de Oceanografía
Universidad de Concepción

Dr. Leonardo Castro
Depto. de Oceanografía
Universidad de Concepción

Dr. Carlos Montenegro
División de Investigación Pesquera
Instituto de fomento Pesquero

Dr. Hugo Arancibia

Se autoriza la reproducción total o parcial, con fines académicos, por cualquier medio o procedimiento, incluyendo la cita bibliográfica del documento.

Dedicada a Dios, a mi abuela y a mis perritas.

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis no podría haberse llevado a cabo sin el constante apoyo de muchas personas e instituciones a quienes me gustaría reconocer con profundo respeto y gratitud.

A mi familia por su amor y apoyo incondicional.

A mi Profesor guía Luis Cubillos, por apoyarme con esta idea de tesis, orientarme y creer en que podría llevar a cabo esta investigación.

Al Gobierno de Chile, quien mediante las Becas de Doctorado Nacional financió todos estos años de estudio.

Al Doctorado en Ciencias con Mención en Manejo de Recursos Acuáticos Renovables y a su cuerpo académico, quienes me entregaron valiosas herramientas para el desarrollo de esta tesis.

A mis compañeros de Doctorado Antonio y Elier.

Al Instituto de Fomento Pesquero por facilitar informes y datos de merluza.

Tesista Centro COPAS Coastal de la Universidad de Concepción; financiamiento Centro COPAS Coastal ANID F8210021.

Finalmente, y citando a Snoop Dogg *“Quiero agradecerme por creer en mí. Quiero agradecerme por hacer todo este gran trabajo. Quiero agradecerme por no tener días libres. Quiero agradecerme por nunca renunciar”*.

TABLA DE CONTENIDOS

ÍNDICE DE TABLAS	vii
ÍNDICE DE FIGURAS	viii
RESUMEN	x
ABSTRACT	xiii
INTRODUCCIÓN	1
HIPÓTESIS	14
OBJETIVOS	15
ESTRUCTURA DE LA TESIS	16
CAPITULO I. JUVENILE HAKE <i>Merlucciys gayi</i> SPATIOTEMPORAL EXPANSION AND ADULT-JUVENILE RELATIONSHIPS IN CHILE.....	18
CAPITULO II. SPATIOTEMPORAL ANALYSIS OF JUVENILE HAKE, LOOKING FOR NURSERY AREAS IN THE HUMBOLDT UPWELLING ECOSYSTEM OFF CHILE.	36
CAPÍTULO III. INDICES DE ABUNDANCIA POR EDAD Y ÁREAS DE RIESGO DE CAPTURA DE JUVENILES DE MERLUZA COMÚN <i>Merluccius gayi</i> (Guichenot 1848) EN CHILE CENTRAL.	66
DISCUSION GENERAL	93
CONCLUSIONES	101
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	103
MATERIAL SUPLEMENTARIO	114

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1.1: Year, survey code, and number of specimens and fishing tows utilized to build the database.....	21
Tabla 1.2: Models evaluated to explain the number of Chilean hake juveniles of age groups 0 (n0) and 1 (n1), during the austral winter, between 1997 and 2018.	26
Tabla 2. 1: Spatiotemporal models: constant geostatistical spatial field (m1), spatiotemporal geostatistical field modulated by an autoregressive temporal process (m2) and replicated spatiotemporal geostatistical field (m3) for occurrence and density of juvenile (ages 0, 1, 2) and older adults (ages 7+) of Chilean hake data in bottom trawl surveys (1997-2018)..	50

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1: Study area shown in the square in Chile (**left**) and distribution of the fishing hauls (**right**) obtained during the Chilean hake stock assessment survey in the period between 1997 and 2018.....22

Figura 1.2: Survey data processing flow to obtain catch-at-age data, and hence an abundance index per age group i , fishing hauls k , and year t . Age (i), length (j), and sex (s) from fishing hauls allowed us to obtain a pooled age-length key (both sexes) for survey t , which was utilized to obtain catch at age from pooled length-frequency (both sexes). The abundance index is catch in number per unit of area, where the area is the swept area of each haul.....23

Figura 1.3: Coefficients of Spearman correlation obtained between the abundance index per age groups of Chilean hake, where n_0, n_1, \dots, n_{7+} represent the NPUA (individuals per km^2) of age groups 0, 1, 2, ..., 7 and older.....25

Figura 1.4: Spatiotemporal distribution of the abundance of Chilean hake juvenile of age 0, from 1997 to 2018.....27

Figura 1.5: Spatiotemporal distribution of the abundance of Chilean hake juvenile of age 1, from 1997 to 2018.....28

Figura 1.6: Relationships between the abundance of juvenile Chilean hake of age 0 and relevant variables for spatiotemporal effects latitude (**A**), longitude (**B**), year (**C**), bottom depth (**D**) and endogenous effects of older adult hake of age 7+ (**E**) and juvenile hake of age-1 (**F**), according to the best model fitted.....29

Figura 1.7: Relationships between the abundance of juvenile Chilean hake of age 1 and relevant variables for spatiotemporal effects of latitude (**A**), longitude (**B**), year (**C**), bottom depth (**D**), and endogenous effects of older adult hake of age 7+.....(**E**) and juvenile hake of age-2 (**F**), according to the best model fitted.....30

Figura 1.8: Temporal changes in log abundance and distribution of the abundance as a function of the bottom depth: log abundance of age 0 (**A,B**), and log abundance of age 7+ (**C,D**).....31

Figura 2. 1: Study area off central-southern Chile. The Brown points show the midpoint location of each tow in bottom trawl surveys (1997-2018). The black points indicate the main localities, and the black line is the 200m bottom Depth. 45

Figura 2. 2: Range of spatial correlation in the Mátern geostatistical function and temporal correlation (Rho for s) in the spatiotemporal random effects of Model 2 for the juveniles (ages 0, 1, and 2) and older adults (ages 7+) of Chilean hake (1997- 2018).	52
Figura 2. 3: Marginal effects on the occurrence and density of juveniles (ages 0, 1, and 2) and older adults (ages 7+) of Chilean hake (1997-2018): A and B are bottom depth effects, and C and D are unstructured temporal effects on the occurrence and density.....	54
Figura 2. 4: A) The average occurrence (Pr), and B) average density (logY=logNPUA) of juveniles (ages 0, 1, and 2) and older adults (ages 7+) of Chilean hake (1997- 2018).....	57
Figura 2. 5: A) The hot-spot occurrence (HotSpot at Pr>0.75), and B) the higher average density NPUA (log_D75) of juveniles (ages 0, 1, and 2) and older adults (ages 7+) of Chilean hake (1997-2018).	58
Figura 3. 1: Área de estudio; A) distribución del stock de merluza común; B) distribución de los lances de pesca obtenidos durante el crucero de evaluación directa de merluza entre los años 1997 y 2018.	74
Figura 3. 2: Estimaciones de abundancia. Series temporales de índices de abundancia en número para las edades 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6 y 7+ de la merluza común entre los años 1997 y 2018.	82
Figura 3. 3: Estimaciones del centro de gravedad de las edades 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6 y 7+ de la merluza común. Los puntos corresponden al centro de gravedad y las líneas a los intervalos de confianza de la coordenada Norte (km) entre los años 1997 y 2018.	84
Figura 3. 4: Estimación de áreas con una probabilidad mayor al 50% de ocurrencia de las edades 0, 1, 2 y 7+. Los contornos en negro, corresponden a las zonas con operaciones de pesca de merluza común entre los años 2019-2023.....	86
Figura 3. 5: Estimación de áreas en donde el número de individuos de las edades 0, 1, 2 y 7+, es superior al 50% de la composición de las edades de merluza común. Los contornos en negro, corresponden a las zonas con operaciones de pesca de merluza entre los años 2019-2023.....	88

RESUMEN

Esta tesis aborda un desafío crítico para la sostenibilidad pesquera: la identificación de áreas de crianza de merluza común (*Merluccius gayi gayi*) y su exposición al riesgo potencial de captura incidental por la flota pesquera que opera sobre el recurso. Mediante un enfoque robusto basado en modelos espaciotemporales, se analizó la distribución y dinámica de las fracciones juvenil (edades 0 y 1), y adulta de merluza común en la zona centro-sur de Chile entre 1997 y 2018. Se utilizaron datos de captura en número por edad y área arrastrada disponibles en los cruceros de evaluación de merluza común que se realizaron anualmente desde Coquimbo a Chiloé (29°39'S–42°10'S).

A través de una combinación robusta de modelos aditivos generalizados, modelos espaciotemporales jerárquicos bayesianos y análisis de sobreposición espacial, se analizó la distribución espaciotemporal de las edades juveniles (0, 1 y 2) y del grupo plus (7+), así como su interacción con la flota industrial de arrastre de fondo.

En el primer capítulo, se examina la distribución espaciotemporal de juveniles (edades 0 y 1) en relación con factores endógenos, destacando el impacto negativo del grupo de edad más viejo (adultos de edad 7+) sobre la abundancia juvenil, como indicador de canibalismo intraespecífico potencial. Los modelos explicaron más del 75% y 95% de la variación para las edades 0 y 1,

respectivamente, revelando un aumento sostenido en la abundancia de juveniles entre 2002 y 2007, y su posterior estabilización. Se demuestra que la distribución espacial juvenil está condicionada por la presencia de adultos caníbales, lo que refuerza la necesidad de proteger áreas de crianza libres de adultos mayores.

El segundo capítulo se aplicaron modelos jerárquicos bayesianos para identificar “puntos calientes” (hotspots) de ocurrencia y densidad de juveniles (edades 0, 1 y 2) y adultos (7+). Se evidencia que los juveniles se concentran en aguas someras, mientras que los adultos mayores ocupan zonas más profundas. Los hotspots de edades 0 y 1 se localizaron preferentemente entre Coquimbo y Valparaíso (29°S–33°S), mientras que los reclutas (edad 2) se distribuyen más al sur, en zonas protegidas del potencial canibalismo. Las áreas entre Corral y Maullín (40°S–42°20'S) no parecen ser aptas para la crianza de juveniles dada la baja ocurrencia y densidad. Estos patrones sugieren que los juveniles no dependen o utilizan la plataforma continental más amplia, sino de hábitats pelágicos específicos.

En el tercer capítulo, se identificaron áreas de alto riesgo de captura de juveniles al analizar la sobreposición entre hotspots y operaciones de la flota de arrastre y artesanal en el periodo 1997–2023. Se observó una alta superposición espacial entre los 33°–34°S y 36°–37°S, coincidiendo con zonas de alta ocurrencia y densidad de edades 0, 1 y 2. Además, se analizaron desplazamientos de los

centros de gravedad por edad, destacando un notable corrimiento hacia el sur del centro de gravedad de la edad 0 (casi 500 km entre 1997 y 2018). Estos hallazgos evidencian una distribución dinámica del reclutamiento juvenil y la necesidad urgente de considerar la selectividad por edad y limitar a las operaciones de pesca para evitar la captura incidental de juveniles de merluza común.

En conjunto, esta tesis aporta herramientas analíticas de alto valor para la gestión espacial del recurso, ofreciendo una base científica sólida para reducir la captura incidental de juveniles, optimizar medidas de manejo adaptativo y avanzar hacia una pesquería sustentable de *Merluccius gayi gayi* en Chile.

ABSTRACT

This thesis addresses a critical challenge for fisheries sustainability: identifying nursery areas for the hake (*Merluccius gayi gayi*) and their exposure to the potential risk of incidental catch by the fishing fleet operating on the resource. Through a robust approach based on spatiotemporal models, the distribution and dynamics of juvenile fractions (ages 0 and 1) and adult hake were analyzed in the south-central zone of Chile between 1997 and 2018. Data on catch in numbers by age and trawled area from the annual hake assessment surveys conducted from Coquimbo to Chiloé (29°39'S–42°10'S) were used.

Through a robust combination of generalized additive models, Bayesian hierarchical spatiotemporal models, and spatial overlap analysis, the spatiotemporal distribution of juvenile ages (0, 1, and 2) and the plus group (7+) was analyzed, as well as their interaction with the industrial bottom trawl fleet.

In the first chapter, the spatiotemporal distribution of juveniles (ages 0 and 1) is examined considering endogenous factors, highlighting the negative impact of the older age group (age 7+ adults) on juvenile abundance as an indicator of potential intraspecific cannibalism. The models explained more than 75% and 95% of the variation for ages 0 and 1, respectively, revealing a sustained increase in juvenile abundance between 2002 and 2007, followed by stabilization. It is demonstrated that juvenile spatial distribution is conditioned by the presence of cannibalistic adults, reinforcing the need to protect nursery areas free of older adults.

In the second chapter, Bayesian hierarchical models were applied to identify hotspots of occurrence and density of juveniles (ages 0, 1, and 2) and adults (7+). It is shown that juveniles are concentrated in shallow waters, while older adults occupy deeper areas. The hotspots for ages 0 and 1 were mainly located between Coquimbo and Valparaíso (29°S–33°S), while recruits (age 2) are distributed further south, in areas protected from potential cannibalism. The areas between Corral and Maullín (40°S–42°20'S) do not appear suitable for juvenile nursery grounds due to low occurrence and density. These patterns suggest that juveniles do not depend on or utilize the broader continental shelf but rather specific pelagic habitats.

The third chapter identified high-risk areas for juvenile catch by analyzing the overlap between hotspots and operations of the trawl and artisanal fleets from 1997–2023. High spatial overlap was observed between 33°–34°S and 36°–37°S, coinciding with areas of high occurrence and density of ages 0, 1, and 2. Additionally, shifts in the centers of gravity by age were analyzed, highlighting a notable southward shift in the center of gravity for age 0 (almost 500 km between 1997 and 2018). These findings demonstrate a dynamic distribution of juvenile recruitment and the urgent need to consider age selectivity and limit fishing operations to avoid the incidental catch of juvenile South Pacific hake.

Overall, this thesis provides high-value analytical tools for spatial resource management, offering a solid scientific basis to reduce the incidental catch of

juveniles, optimize adaptive management measures, and move toward a sustainable fishery of *Merluccius gayi gayi* in Chile.



INTRODUCCIÓN

Merluccius gayi gayi (Guichenot, 1848) es una subespecie del género *Merluccius* y orden Gadiformes, conocida en Chile como merluza común. Esta especie conforma una de las poblaciones más abundantes del ecosistema de surgencia costera del sistema de corrientes de Humboldt. *Merluccius gayi gayi* es una especie que cumple un importante rol ecológico en el ecosistema de Chile central, al alimentarse de eufáusidos, clupeidos, crustáceos bentónicos (langostinos), y además los ejemplares adultos ejercen canibalismo de juveniles (Cubillos *et al.*, 2003; Jurado-Molina *et al.*, 2006; Barros *et al.*, 2024). Dada su abundancia, *M. gayi gayi* sustenta una importante pesquería conformada por una flota industrial de arrastre de fondo y una flota artesanal que opera con espinel y enmalle (Gatica *et al.*, 2015).

La pesquería de *M. gayi gayi* se encuentra declarada en estado y régimen de Plena Explotación (Subsecretaría de Pesca y Acuicultura, decreto exento N° 354 de 1993), lo cual permite a la autoridad implementar cuotas anuales de extracción como medida de manejo. Después del 2001, la merluza común presentó cambios significativos en su abundancia y una disminución en la biomasa, además de cambios estructurales en términos de la composición de juveniles y adultos, evidenciando una estructura demográfica deteriorada del recurso con un alto aporte de ejemplares juveniles, junto con una disminución de la talla de madurez (Gatica *et al.*, 2015; Tascheri *et al.*, 2016; Lillo *et al.*, 2017), lo que llevó al recurso

a un estado de colapso en el 2014. Al año 2023, la pesquería no logró capturar el total de la cuota asignada (Sernapesca, 2023) y en la actualidad el estado de situación de la pesquería de *M. gayi gayi* es de sobreexplotación (SUBPESCA, 2024).

Hábitat de *Merluccius gayi gayi*

El hábitat físico de la merluza común está influenciado por condiciones impuestas por la interacción de tres masas de agua a saber: a) agua ecuatorial subsuperficial (AESS), la cual presenta bajas temperaturas (11 – 12 °C), alta salinidad (>34,9 psu), rica en nutrientes y bajo contenido de oxígeno disuelto (< 1 ml/L); b) agua intermedia antártica (AIA) caracterizada por bajas temperaturas (12 °C), una más baja salinidad (34,2 psu) y altas concentraciones de oxígeno; y, c) agua subantártica (ASA), la cual presenta altas concentraciones de oxígeno y salinidades intermedias (34,1 - 34,8 psu) (Strub *et al.*, 1998; San Martín *et al.*, 2011).

En general, las condiciones ambientales de este hábitat se caracterizan por temperaturas entre 9 y 13°C, salinidades entre 34,1 y 34,8 psu y concentraciones de oxígeno de 0,5 y 4 ml/L (Gatica *et al.*, 2015). Se ha observado un gradiente norte-sur en todas las variables, que se caracteriza por la disminución de la salinidad y la temperatura y el aumento de la concentración de oxígeno. Aunque este patrón es constante a lo largo de los años, las condiciones oceanográficas muestran una variabilidad interanual asociada a los procesos a gran escala (por

ejemplo, eventos El Niño y La Niña) que afecta el hábitat de la merluza común. Estos cambios se han asociado a una variabilidad en el reclutamiento de la merluza, ya que durante los eventos de El Niño de 1982/1983, 1985/1986 y 1990/1991, se reportaron altos reclutamientos (Cubillos and Arancibia, 1992; Arancibia and Cubillos, 1993).

Distribución espacial de *Merluccius gayi gayi*

La merluza común se distribuye a lo largo de la costa chilena desde los 23°39'S hasta los 47°00'S, entre 10 y 500 m de profundidad (Aguayo-Hernández, 1995; Lillo *et al.*, 2017), y con mayor abundancia en la zona centro-sur de Chile (31°S-41°S). La merluza exhibe migraciones diarias en la columna de agua, concentrándose cerca del fondo durante el día, mientras que durante la noche se dispersa en la columna de agua (Tascheri *et al.*, 1999). Además, presenta una migración ontogenética genérico en que los juveniles < 34 cm de longitud total (LT) se presentan en aguas superficiales cerca de la costa (San Martín *et al.*, 2011), mientras que los individuos mayores están asociados a las aguas más profundas de la plataforma continental (100-300m). Durante la temporada principal de desove (julio-noviembre), este patrón se modifica y los individuos maduros se desplazan a la zona costera para desovar (Landaeta and Castro, 2006, 2012; San Martín *et al.*, 2013).

Las características del fondo marino frente a Chile y las variables ambientales dominantes en el área de distribución de la merluza son muy distintivas y

características. El aumento del ancho de la plataforma continental desde el norte hacia el sur (Sobarzo *et al.*, 2007), determina puntos de retención larvaria (Landaeta and Castro, 2006) y condiciones de hábitat favorables para las principales presas que componen la dieta de la merluza común.

Los cambios espaciales y temporales de la abundancia de juveniles y adultos de la merluza común no han sido completamente estudiados en el marco de un análisis espaciotemporal integrado que consideren factores ambientales (temperatura, salinidad, oxígeno disuelto) y biológicos (relaciones entre conespecíficos). Por ejemplo, San Martín *et al.* (2011) encontraron cambios espaciales en la abundancia de merluza juvenil (<34 cm LT) en el centro de Chile (35°S - 38°S), pasando de bajas abundancias entre los años 1997 y 2002 a mayores abundancias en el área, para los años 2004-2006. Los cambios detectados en el aumento de la merluza juvenil en la zona centro de Chile pudieron estar asociados a menor canibalismo por parte de los adultos (San Martín *et al.*, 2011), ya que en las especies del género *Merluccius* el canibalismo hacia los juveniles es común (Pillar and Wilkinson, 1995; Jurado-Molina *et al.*, 2006a; Mahe *et al.*, 2007; Link *et al.*, 2012), aunque no hay evidencia de que la disminución del canibalismo fuera la causa de los cambios en la distribución de la fracción juvenil.

San Martín *et al.* (2013) mostraron un cambio en la distribución espacial del stock de la merluza común respecto a la latitud, longitud y la profundidad, el cual fue

asociado a las condiciones ambientales, tales como la temperatura, la salinidad y el oxígeno disuelto. Sin embargo, los modelos utilizados no explicaron más allá del 51% de la variabilidad observada. No obstante, estos avances fueron realizados mediante modelos aditivos generalizados que asumen una distribución independiente entre años y los factores analizados. La abundancia y la distribución debe ser abordada mediante un enfoque geoespacial que permita incorporar la autocorrelación espacial y temporal de una manera integrada mediante modelos espaciotemporales y considerando la distribución de edades.

Interacciones ecológicas de *Merluccius gayi gayi*

Como fue mencionado, la merluza común juega un rol trófico importante en el ecosistema que habita, ya que depreda sobre pequeños peces pelágicos, tales como la sardina común (*Strangomera bentincki*), anchoveta (*Engraulis ringens*), mictófidios, los propios juveniles de merluza común, además de crustáceos como eufáusidos y langostino colorado (*Grimothea monodon*), entre otros (Cubillos *et al.*, 2003; Jurado-Molina *et al.*, 2006; Arancibia *et al.*, 2010; Barros *et al.*, 2024). Los individuos de merluza común menores a 37 cm de longitud total (LT) se alimentan principalmente de crustáceos planctónicos (eufáusidos), mientras que individuos mayores a 37 cm LT se alimentan de peces (sardina, anchoveta, juveniles de merluza común, entre otros) y crustáceos bentónicos. Al igual que otras especies del género *Merluccius*, en todo el mundo la merluza común es caníbal (Arancibia *et al.*, 2006; Jurado-Molina *et al.*, 2006).

La merluza común es presa de algunos depredadores del sistema de Corriente de Humboldt de Chile central, en donde ha sido reportada como una presa para la jibia (*Dosidicus gigas*) (Alarcón-Muñoz *et al.*, 2008; Neira and Arancibia, 2013) y el lobo de mar (*Otaria flavescens*) (Hückstädt and Antezana, 2003; Hückstädt *et al.*, 2007). No obstante, recientes análisis cuantitativos realizado por Barros *et al.* (2024), indican que la mortalidad por depredación para la merluza común es más importante en juveniles que en adultos, y que el canibalismo es la principal fuente de mortalidad por depredación de sus juveniles.

La pesquería de *Merluccius gayi gayi*

La unidad de pesquería de la merluza común comprende el área marítima entre el límite norte de la Región de Coquimbo (29°10'S) y el paralelo 41°28'6" °S, con actividades industriales y artesanales, hasta una distancia de 60 millas náuticas hacia el oeste, medidas desde la línea base (Subpesca, 2016). La actividad de pesca se realiza entre los 80 m hasta los 350 m, concentrada mayoritariamente entre los 120 m y los 250 m de profundidad (Gatica *et al.*, 2015).

La pesquería comenzó en el año 1938 con desembarques menores a 10 mil toneladas durante la década de los años 40, para rápidamente aumentar hasta alcanzar un desembarque máximo a fines de 1960, con alrededor de 130 mil toneladas. Posteriormente, el desembarque disminuyó y se estabilizó entre 30 y 40 mil toneladas anuales hasta 1987, año a partir del cual comenzó a observarse un nuevo aumento hasta alcanzar nuevamente un nivel máximo en el 2001 de

121,2 mil toneladas. Arancibia *et al.* (2017) indican que las capturas totales de merluza común del año 2021 habrían sido hasta 3 veces mayor al reportado como desembarque oficial por Sernapesca. Después, los desembarques cayeron gradualmente entre los años 2002 y 2003, y drásticamente en el año 2004; año a partir del cual las cuotas de pesca de merluza se redujeron a cerca de 40 mil toneladas por año hasta el 2010. Posteriormente, los desembarques continuaron disminuyendo, fluctuando alrededor de las 20 mil toneladas, para luego incrementar levemente desde el año 2018 llegando a las 30 mil toneladas desembarcadas en el año 2023 según el registro oficial del Servicio Nacional de Pesca y Acuicultura (SERNAPESCA).

Desde el año 2004, la estructura de edad en las capturas muestra una alta presencia de juveniles, y poca presencia de adultos de tallas mayores que 34 cm (San Martín *et al.*, 2011). Distintas hipótesis han surgido intentando explicar el problema existente con la merluza, tales como:

- a) Sobreexplotación (Arancibia and Neira, 2008).
- b) Descarte y captura ilegal, no reportada (Arancibia *et al.*, 2017).
- c) Mortalidad desconocida, probablemente depredación por jibia (Alarcón-Muñoz *et al.*, 2008).
- d) Sobreestimación de la biomasa en cruceros acústicos (Arancibia and Neira, 2008).

e) Canibalismo de juveniles (Jurado-Molina *et al.*, 2006).

f) Cambios demográficos por efectos de la pesca (Cerna *et al.*, 2013).

La sobreexplotación es la explicación más aceptada en términos del estado de situación y estructura demográfica actual del stock, la que estaría asociada con descarte, capturas no declaradas y pesca ilegal (Arancibia and Neira, 2008; Arancibia *et al.*, 2017). Arancibia *et al.* (2017) indican que, en el caso de la merluza común, las capturas totales fueron en promedio 2 veces el desembarque oficial registrado en el SERNAPESCA. Para el caso de la pesca artesanal de merluza común, las capturas fueron 3 a 4 veces el desembarque, mientras que en la flota industrial fueron de 1,4 a 1,8 veces el desembarque.

La hipótesis de mortalidad desconocida se identificó como una causa importante, y se adjudicó a la depredación por jibia (Alarcón-Muñoz *et al.*, 2008). En efecto, en el informe de cuota de SUBPESCA (Subpesca, 2004), se postula que solamente un “fuerte nivel de mortalidad desconocido” entre los años 2003 y 2004, posiblemente por efecto de la jibia (*Dosidicus gigas*), se logra explicar consistencia en la dinámica esperada del stock. Aunque la jibia es un predador importante, el impacto del aumento de su abundancia no habría determinado una mortalidad catastrófica sobre los recursos pesqueros ni fue responsable de la disminución de la merluza común (Arancibia and Neira, 2008; Ibáñez, 2013; Neira and Arancibia, 2013).

Factores denso-dependientes

La distribución espacial de los peces puede cambiar por procesos tanto dependientes de la densidad como independientes de la densidad. Por ejemplo, en peces Gadiformes los juveniles suelen estar separados de los peces adultos (Gillanders *et al.*, 2003; Abella *et al.*, 2005; Bartolino *et al.*, 2008), lo que es más evidente en las especies donde la incidencia del canibalismo es alta (Wikan and Eide, 2004). Por ejemplo, *Merluccius capensis* y *M. paradoxus* a medida que los individuos crecen migran hacia alta mar de tal manera que los adultos se encuentran en aguas más profundas que los juveniles, disminuyendo la probabilidad de ocurrencia de canibalismo (Payne and Punt, 1995). Abella *et al.* (2005) reportaron que el área de distribución de juveniles de *Merluccius merluccius* (0 años) aumenta con una mayor abundancia y biomasa de juveniles. Jansen *et al.* (2016) realizaron un análisis espaciotemporal de la merluza del Cabo (*Merluccius capensis*) encontrando diferencias en su distribución según el tamaño de los peces.

Junto con ser necesario identificar la distribución de una población, también es importante determinar las causas de las fluctuaciones que tiene la densidad y la abundancia en el tiempo y espacio (Royama, 1992; Berryman and Turchin, 2001; Belgrano *et al.*, 2004) y, además comprender que los cambios en la dinámica de una población son el resultado de una combinación de factores endógenos y exógenos. Entender cómo y cuándo operan los procesos dependientes de la

densidad es de particular interés en la pesca debido a que las poblaciones de peces con frecuencia muestran grandes fluctuaciones en el reclutamiento (Myers, 2001). Por ejemplo, Ohlberger *et al.* (2014) encontraron que: (i) la denso-dependencia en la etapa de vida juvenil del bacalao es compensatoria, es decir, un aumento en la densidad reduce la supervivencia de las clases juveniles, y (ii) que el canibalismo del bacalao adulto afecta la supervivencia del bacalao de edad 0. Mientras que Tamdrari *et al.* (2010), identificaron que en el bacalao los cambios en la densidad media y en el espacio ocupado están asociados a la denso-dependencia, esto debido a que la expansión geográfica fue atribuible al aumento de la biomasa total del bacalao (juvenil y adulto).

Modelos de distribución de especies

Los indicadores espaciales siguen estando poco desarrollados, ya que las herramientas accesibles para analizar grandes conjuntos de datos se han encontrado a disposición de los investigadores recientemente, tales como, INLA (Rue *et al.*, 2009); VAST (Thorson, 2019) y TMB (Kristensen *et al.*, 2016). Estos avances computacionales recientes y el desarrollo de modelos espacio-temporales permiten a los investigadores estimar la variación en el espacio y en el tiempo considerando explícitamente la estructura del campo espacial con modelos geoestadísticos y la estructura temporal con autocorrelación serial para datos de abundancia a la edad, desarrollando así indicadores integrados y estandarizados. La inferencia a partir de modelos espacialmente explícitos

permitirá una gestión más efectiva y reduce la posibilidad de que se tomen decisiones de gestión incorrectas o subóptimas.

En el caso de los modelos que consideran cambios simultáneos en la distribución y en la abundancia de una población (Nielsen *et al.*, 2014; Thorson and Barnett, 2017; Thorson and Haltuch, 2019), la distribución espaciotemporal de una población explotada podría estar condicionada al ambiente en que se desarrollan juveniles y adultos determinando funciones de distribución diferentes en las fracciones de juveniles y adultos (Kristensen *et al.*, 2014; Kai *et al.*, 2017). Investigaciones recientes en las ciencias pesqueras indican que los modelos espacio-temporales pueden proporcionar información útil para las evaluaciones de poblaciones, hábitats y ecosistemas (Jansen *et al.*, 2016; Thorson and Barnett, 2017; Thorson, 2018).

Los modelos espacio-temporales se están utilizando cada vez más para abordar diversas problemáticas (Maunder *et al.*, 2020; Ducharme-Barth *et al.*, 2022; Indivero *et al.*, 2023). Al tener en cuenta las diferencias espaciales persistentes (es decir, la variación espacial) y las diferencias espaciales que cambian con el tiempo (es decir, la variación espacio-temporal) en los datos de la tasa de captura, estos modelos pueden proporcionar mejores estimaciones de la abundancia anual en áreas con datos faltantes (Breivik *et al.*, 2021), extrapolar a años no muestreados (O'Leary *et al.*, 2022) y corregir las diferencias en la intensidad del muestreo (Maunder *et al.*, 2020). Asimismo, estos modelos pueden

inferir sobre la composición de la captura, como la edad y el tamaño de los peces capturados (Thorson *et al.*, 2020). Por ejemplo, Maunder *et al.* (2020) introdujo una alternativa a la “ponderación por el área” al calcular los índices de abundancia, proponiendo el uso de la "ponderación de la captura", donde la densidad prevista en cada ubicación se pondera por la captura de la pesquería en esa misma ubicación para calcular una estimación imparcial de las extracciones de la pesquería para varias categorías de tamaño, longitud, edad y sexo. Maunder *et al.* (2020) demostraron que la ponderación de la captura y del área producen diferentes estimaciones de la proporción por longitud para el atún aleta amarilla *Thunnus albacares* en el Océano Pacífico oriental. Por otra parte, Kristensen *et al.*, (2014) utilizaron un modelo espaciotemporal para predecir áreas de riesgo de captura de juveniles, las cuales definen como áreas en donde la biomasa de juveniles es superior al 15% de la biomasa de su especie de en el área determinada. Por lo tanto, los modelos espaciotemporales son una alternativa para la modelación de las edades de merluza común y para la identificación de potenciales áreas de riesgo de captura de juveniles.

Objetivo de investigación

En Chile no se ha evaluado la distribución de las edades juveniles de merluza común y su variación a través del tiempo, siendo el principal propósito generar modelos de distribución espaciotemporal de especies que permitan identificar zonas recurrentes y áreas de riesgo de captura de juveniles considerando la

importancia que tiene el resguardar a la fracción juvenil de las áreas de pesca para mantener la sustentabilidad del recurso. Los resultados de la distribución de algunas edades de adultos y juveniles, podrían ser utilizados para dirigir el manejo espacial de la merluza común. Igualmente, con estos modelos de distribución se espera obtener mejores estimaciones sobre la densidad de la merluza común, lo cual permitiría contar con nuevos índices de abundancia y estimaciones de biomasa, elementos claves en la evaluación del stock.

HIPÓTESIS

Si en peces Gadiformes los juveniles suelen estar separados de los peces adultos para disminuir la probabilidad de que se produzca el canibalismo, entonces:

Hipótesis 1:

Adultos y juveniles de merluza común presentan una distribución diferenciada.

Hipótesis 2:

Las áreas con mayor ocurrencia (>50%) y densidad de juveniles que se sobreponen con las zonas de pesca de la flota determinan áreas con alto riesgo de captura de juveniles.

OBJETIVOS

Objetivo general:

Determinar la distribución espaciotemporal de las fracciones adulta y juvenil de merluza común en la zona centro-sur de Chile.

Objetivo específico 1:

Evaluar con modelos GAM variables potencialmente predictoras de la distribución espaciotemporal de juveniles y adultos de merluza común, separadamente.

Objetivo específico 2:

Desarrollar y evaluar un modelo de distribución espaciotemporal para adultos y juveniles de merluza común.

Objetivo específico 3:

Determinar áreas con alto riesgo de captura de juveniles.

ESTRUCTURA DE LA TESIS

Los resultados de esta tesis se presentan en tres capítulos autocontenidos, cada uno de ellos presentados secuencialmente y asociados con cada objetivo específico.

Capítulo 1: Corresponde al primer objetivo específico, donde se detalla la fuente de datos y el procesamiento de los mismos para determinar la captura por edad y área arrastrada como índice de densidad. De esta manera, se obtuvo el número por unidad de área (NPUA) por edad para cada año del periodo 1997-2018 en que se ejecutó el crucero de evaluación de merluza común en la zona centro-sur. En este capítulo, se presenta la base de datos, la distribución espaciotemporal de juveniles (edades 0 y 1), y su relación con la profundidad de fondo y efectos endógenos con adultos viejos potencialmente caníbales (edad 7+). Estos resultados fueron publicados en la revista “Fishes” con el título “Juvenile hake *Merluccius gayi* spatiotemporal expansion and adult-juvenile relationships in Chile” (<https://doi.org/10.3390/fishes7020088>).

Capítulo 2: Corresponde al segundo objetivo específico, donde se modela la estructura espaciotemporal de la ocurrencia y densidad de juveniles (edades 0, 1 y 2) y de adultos potencialmente caníbales (edad 7+) mediante modelos espaciotemporales Bayesianos. Este capítulo está orientado a determinar zonas de crianza (edades 0 y 1), de reclutamiento (edad 2) y de adultos, a través de puntos calientes (hotspots) con alta ocurrencia (presencia > 75%) y densidad

(cuartil 75%). Estos resultados forman parte de un artículo científico enviado a la revista Deep Sea Research Part II, titulado “Spatiotemporal analysis of juvenile hake, looking for nursery areas in the Humboldt upwelling ecosystem off Chile” (ver Anexo).

Capítulo 3: Corresponde al tercer objetivo específico, donde se evalúa la sobreposición de la operación de la flota pesquera con las áreas de crianza de juveniles (edades 0 y 1) y de reclutamiento (edad 2) para identificar zonas de riesgo de pesca incidental. Asimismo, se realiza un análisis espaciotemporal por grupos de edad, a objeto de indagar cambios espaciotemporales demográficos mediante centros de gravedad modelo-basados e índices de abundancia que podrían ser de utilidad para la evaluación y manejo de la pesquería de merluza común. Estos resultados forman parte de un artículo científico titulado “Índices de abundancia por edad y áreas de riesgo de captura de juveniles de merluza común *Merluccius gayi* (Guichenot 1848) en Chile central”, el cual aún no se somete a publicación, en espera de aceptación del artículo sometido en el capítulo 2.

CAPITULO I. JUVENILE HAKE *Merlucciys gayi* SPATIOTEMPORAL EXPANSION AND ADULT-JUVENILE RELATIONSHIPS IN CHILE.

Article published as: Yepsen, D. V., Cubillos, L. A., & Arancibia, H. (2022). Juvenile hake *Merluccius gayi* spatiotemporal expansion and adult-juvenile relationships in Chile. *Fishes*, 7(2), 88. <https://doi.org/10.3390/fishes7020088>

Resumen



La abundancia de peces juveniles es modulado por procesos endógenos, y determinar las relaciones funcionales entre conespecíficos es esencial para el manejo de las pesquerías. La merluza (*Merluccius gayi*) es un pez demersal sobreexplotado y ampliamente distribuido en Chile, desde los 23°39'S hasta los 47°00'S en aguas someras y profundas, sobre la plataforma continental y el quiebre de plataforma. Se determina la distribución espaciotemporal de juveniles de merluza (edades 0 y 1), enfatizando en las relaciones endógenas entre juveniles y adultos (edades 7+). Los datos de abundancia por edad fueron obtenidos de cruceros de arrastre de fondo realizados en el invierno austral entre 1997 y 2018. Modelos aditivos generalizados mostraron un patrón espaciotemporal similar para las edades entre 0 y 1, y efectos negativos de la merluza adulta 7+ sobre la abundancia de la generación joven. En cuanto a los cambios en la abundancia de juveniles, la desviación residual de los modelos seleccionados explicó 75,9% (para la edad 0) y 95,3% (para la edad 1) de la desviación nula, mostrando un aumento significativo en la abundancia de

juveniles desde 2002 a 2007 y una posterior estabilidad de la abundancia en niveles superiores. Además, la expansión en la abundancia de juveniles después de 2002 se vio favorecida por la baja abundancia de adultos mayores de merluza, la mayoría de los cuales son capaces de canibalizar a las merluzas jóvenes. Nuestros resultados resaltan la importancia de los factores endógenos en la distribución espacial de los juveniles de merluza común para identificar criaderos o áreas juveniles libres de potenciales adultos caníbales.

Palabras clave: Merluza común; distribución espacial; GAM; espaciotemporal; efectos endógenos

Article

Juvenile Hake *Merluccius gayi* Spatiotemporal Expansion and Adult-Juvenile Relationships in Chile

Daniela V. Yepsen ¹, Luis A. Cubillos ^{1,2,*} and Hugo Arancibia ¹

¹ Programa de Doctorado en Ciencias mención Manejo en Recursos Acuáticos Renovables, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción 4070386, Chile; daniela.yepsen@gmail.com (D.V.Y.); harancib@udec.cl (H.A.)

² Centro COPAS COASTAL, Departamento de Oceanografía, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción 4070386, Chile

* Correspondence: lucubillos@udec.cl

Abstract: The abundance of juvenile fish changes due to endogenous processes, and determining the functional relationships among conspecifics is essential for fisheries' management. The hake (*Merluccius gayi*) is an overexploited demersal fish widely distributed in Chile, from 23°39' S to 47°00' S in shallow and deep water over the continental shelf and shelf break. We studied the spatiotemporal distribution of hake juveniles (from ages 0 and 1), emphasizing endogenous relationships among juveniles and adults. The abundance per age data were obtained from bottom trawl cruises carried out in the austral winter between 1997 and 2018. Generalized additive models showed a similar spatiotemporal pattern for ages between 0 and 1, and negative effects of adult hake aged seven and older on the abundance of the young generation. Regarding the changes in juvenile abundance, the residual deviance of selected models explained 75.9% (for the age 0) and 95.3% (for the age 1) of the null deviance, revealing a significant increase in juvenile abundance from 2002 to 2007 and subsequent abundance stability at higher levels. Furthermore, the expansion in the abundance of juveniles after 2002 was favored by the low abundance of older adult hake, most which are able to cannibalize young hake. Our results highlight the importance of endogenous factors in the spatial distribution of Chilean hake juveniles to identify nurseries or juvenile areas free of potential cannibal adults.

Keywords: Chilean hake; spatial distribution; GAM; spatiotemporal; endogenous effects



Citation: Yepsen, D.V.; Cubillos, L.A.; Arancibia, H. Juvenile Hake *Merluccius gayi* Spatiotemporal Expansion and Adult-Juvenile Relationships in Chile. *Fishes* **2022**, *7*, 88. <https://doi.org/10.3390/fishes7020088>

Academic Editor: Yongjun Tian

Received: 23 February 2022

Accepted: 6 April 2022

Published: 12 April 2022

Publisher's Note: MDPI stays neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



Copyright: © 2022 by the authors. Licensee MDPI, Basel, Switzerland. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

1. Introduction

It is critical to understand the causes of commercially exploited fish population distribution [1,2], which could change due to density-independent and density-dependent processes [3,4]. Density-dependent changes are related to changes in predation intensity [5,6], food availability [7,8], or variation in habitat temperature [9,10]. There is also a consensus that density dependence is a feature of population dynamics for most species [11,12]. However, most models of exploited population dynamics assume that density-dependent regulation only affects early life processes [13]. For example, Ohlberger et al. [4] found that the juvenile life stage of Atlantic cod (*Gadus morhua*) is compensatory, and that adult cod cannibalism affects the survival of age-0 cod. Andersen et al. [14] showed that habitat size determines density-dependent regulation and can occur early in large habitats. Consequently, the fishing yield is higher when mainly juvenile fish are exploited as density-dependent regulation occurs at late ages, while adults' exploitation may maximize yield when density-dependent regulation occurs early and through a compensatory stock–recruitment relationship. Lorenzen and Camp [15] provide empirical evidence for determining an appropriate recruitment size or age when juveniles are not subject to density-dependent mortality. In the Northwestern Mediterranean Sea, adults were generally more densely concentrated than juveniles, and occupied areas were included in the distribution of juveniles [16]. In

Gadiformes, juvenile individuals are usually separated from adult fish [17–19]. Understanding the spatiotemporal distribution of juveniles can contribute to identifying nursery areas that could be protected to enhance the recruitment and recovery of fish populations [20].

We evaluated the spatiotemporal effects on the distribution of juveniles and the endogenous effects on the abundance of juveniles from older adults of a cannibalistic species of wide spatial distribution, such as the hake (*Merluccius gayi*) in Chile. The distribution of the species extends along the coast from 23°39' S to 47°00' S, with demersal habits at depths between 10 and 500 m [21–23], and greater abundance is found between 31 °S and 41 °S. The acoustic biomass of hake showed an abrupt decrease in 2004, from about 1 million tons before 2003 to 300–400 thousand tons after 2004 [22,23]. At the same time, with the decrease in total abundance, a juvenilization of age composition and decreased maturity length has been observed [24,25].

Reduction in the adult fraction of the stock would result from intense fishing [26], predation by the jumbo squid *Dosidicus gigas* [27], less cannibalism of juveniles [24], and environmental effects [28,29]. However, endogenous relationships between juveniles and adults have not yet been evaluated, mainly regarding whether that relationship is significant and determinant of hake juveniles' temporal and spatial distribution. Indeed, hake is a cannibal, such as other species in the *Merluccius* genus [30–32], and the effects of density-dependent interactions may inhibit or expand the spatial distribution of juveniles. In this paper, the objective was to determine the spatial distribution of juvenile abundance (between ages 0 and 1) and the endogenous relationship between juvenile and adult hake in a spatiotemporal context.

2. Materials and Methods

2.1. Study Area and Data

The study area corresponds to the spatial extent of the Chilean hake stock's assessment cruises, carried out from 1997 to 2018 between 29°39' S and 42°10' S every year at the same time (Figure 1). The stock assessment cruises are carried out yearly during the austral winter by a staff member of the Instituto de Fomento Pesquero (IFOP), although no assessment cruises were undertaken in 1998 and 2003 [23]. Although the survey is designed for acoustic estimates of biomass, we utilized logbook data consisting of survey catches and fishing effort, length–frequency data, and length–age keys by sex (Table 1). The code of each research survey allowed us to obtain the database with the grant number allocated by Fondo de Investigación Pesquera y Acuicultura (<https://www.subpesca.cl/fipa> accessed on 7 April 2022) and IFOP (<https://www.ifop.cl> accessed on 7 April 2022). IFOP provides information of the swept area (km²) for each fishing haul every year.

Table 1. Year, survey code, and number of specimens and fishing tows utilized to build the database. Code = grant number of the survey. ALK = age–length key, where n is the number of specimens (=otoliths) utilized to build the ALK for each year. WLD = weight–length data, where n is the total number of specimens utilized to obtain length–weight relationships, and hence the mean weight of length classes. LFD = length–frequency data, where n is the total number of specimens sampled in each year. Tows = number of trawls, where n is the number per year. Source: technical reports available in <https://www.subpesca.cl/fipa/> (accessed on 7 April 2022) and <https://www.ifop.cl> (accessed on 7 April 2022).

Year	Code	ALK (n)	WLD (n)	LFD (n)	Tows (n)
1997	1997-12	972	3754	23,497	133
1999	1999-04	999	3699	15,035	135
2000	2000-04	1011	2216	21,952	124
2001	2001-18	1045	2693	26,427	141
2002	2002-03	1138	3778	29,210	153
2004	2004-09	1013	3624	17,570	137
2005	2005-05	726	3321	16,516	138

Table 1. Cont.

Year	Code	ALK (n)	WLD (n)	LFD (n)	Tows (n)
2006	2006-03	1117	3599	17,819	134
2007	2007-16	997	4669	28,080	171
2008	2008-14	993	4240	26,648	153
2009	2009-13	572	4335	16,673	149
2010	2010-10	544	3226	12,102	125
2011	2011-03	647	3800	12,310	138
2012	2012-04	659	3648	11,375	138
2013	2013-12	635	3679	13,645	146
2014	682-020	627	3387	13,397	136
2015	682-032	621	2995	9419	104
2016	682-042	653	4155	13,914	145
2017	682-046	644	3548	11,947	127
2018	682-056	625	3813	11,935	135

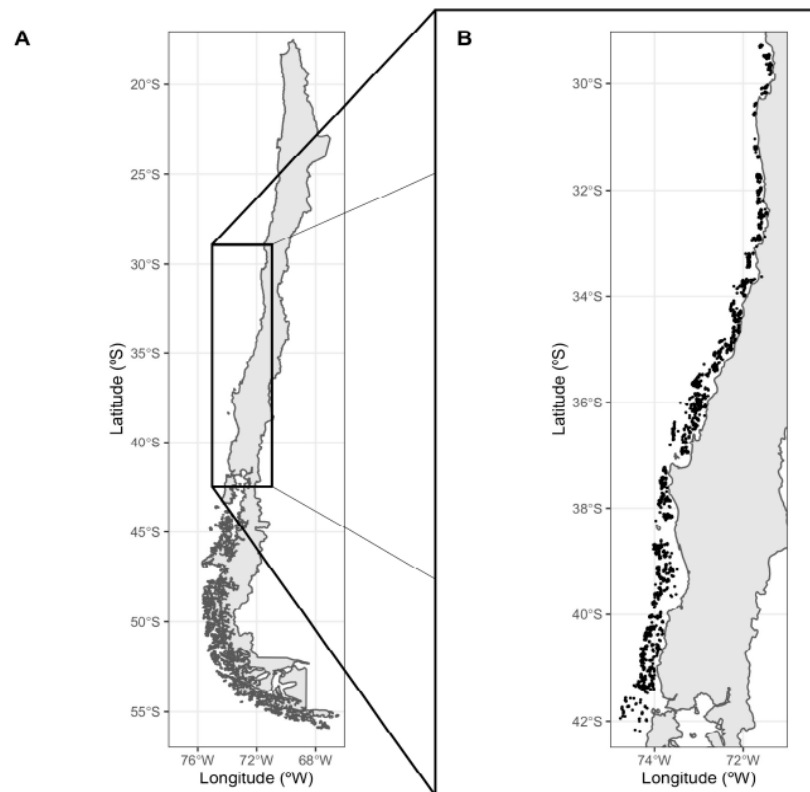


Figure 1. Study area shown in the square in Chile (left) and distribution of the fishing hauls (right) obtained during the Chilean hake stock assessment survey in the period between 1997 and 2018.

2.2. Age Composition and Abundance per Unit Area

Length–age keys were available by sex for each annual survey and obtained by sampling a fixed number of otoliths. The age composition for each fishing haul was obtained from length–frequency data according to the procedure summarized in Figure 2. Age–length keys (ALK) allowed us to obtain the probability that a fish of age i comes from

size j ($q_{i,j}$); i.e., $q_{i,j} = a_{i,j} / \sum_j a_{i,j}$, where $a_{i,j}$ is the number of individuals with known age i in length class j [33]. For each year and fishing haul, we obtained the number of fish at length class j ($f_{j,k}$) from length–frequency data per fishing haul (k). The length–frequency data were expanded to the catch (kg) of the fishing haul (Y_k) using the average weight, i.e., $C_{j,k} = (Y_k / \bar{W}_k) f_{j,k}$, where $C_{j,k}$ is number caught and \bar{W}_k is the average weight (kg). Thus, the number of individuals caught by age results from multiplying the number of fish caught at size j ($C_{j,k}$) by $q_{i,j}$, i.e., $A_{i,k} = q_{i,j} C_{j,k}$, where $A_{i,k}$ is the number of individuals at the age i in set k . We obtained the number of fish at each age for each fishing haul, which ranged from age 0 to age 14+ (corresponding to fish that were 14 years old or older), and the swept area (km²) allowed us to consider number per unit area (NPUA) as an index of abundance.

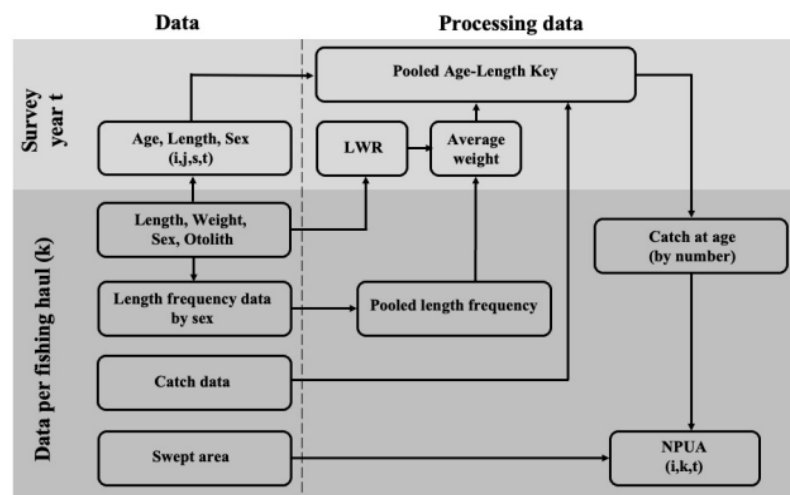


Figure 2. Survey data processing flow to obtain catch-at-age data, and hence an abundance index per age group i , fishing hauls k , and year t . Age (i), length (j), and sex (s) from fishing hauls allowed us to obtain a pooled age–length key (both sexes) for survey t , which was utilized to obtain catch at age from pooled length–frequency (both sexes). The abundance index is catch in number per unit of area, where the area is the swept area of each haul.

2.3. Spatial Distribution and Juvenile–Adult Relationships

We modeled the spatial distribution of Chilean hake juveniles considering the abundance of age groups 0 and 1 using generalized additive models (GAM), a flexible framework for modeling spatial and temporal effects and the relationship between co-variables through smoother functions [34]. Mainly, we used the “mgcv” package [35] for the statistical software R [36].

Abundance is represented by the NPUA by age groups, whose spatial and temporal distribution often involves a large proportion of zeroes in observations, i.e., zero-inflated data [16,20]. However, the proportion of zeros varied yearly, and the spatial pattern represents several annual realizations observed in each survey, and the sample size defined by the number of hauls was large enough (Table 1). Therefore, we chose a negative binomial distribution to represent the spatiotemporal variable, i.e., $Z(s, t) \sim \text{NB}(\mu(s, t), \theta)$, where $Z(s, t)$ represents the abundance in the spatial locations $s = 1, 2, \dots, S$, and temporal index $t = 1, 2, \dots, T$, and θ is the dispersion parameter. In GAM, we analyzed the expected number of fish on a log link according to the following expression:

$$\log(Z(s, t)) = \alpha + \sum_{i=1}^I f_i(X_i(s, t)) + \log(a(s, t)) \quad (1)$$

where α is the intercept, $f_i()$ represents smoother applied to covariables $X_i(s, t)$, and $\log(a(s, t))$ is the logarithm of the swept area, without a coefficient to represent the NPUA index; i.e., $\log(n_{i,t,k}) = \log(a_{i,t,k})$, where $n_{i,t,k}$ is the number caught of the age group i in year t and fishing haul k , and $a_{i,t,k}$ is the swept area. According to GAM nomenclature, we analyzed spatial and temporal effects separately on the abundance of hake juveniles according to the following linear predictor function:

$$n_i \sim s(t) + s(x, y, bs = gp, k = 200) + \text{offset}(\log(a)) \quad (2)$$

where n_i is the abundance of either age group 0 or age group 1, and $s(t)$ is the temporal effects ($t = \text{year}$) considering a smoother spline. $s(x, y, bs = gp, k = 200)$ is the smoother spline associated with spatial effects, i.e., the locations of fishing hauls where x and y represent longitude and latitude, respectively. The smoother considered a Gaussian process ($bs = gp$), based on a Matérn covariance function [34,37], and we set $k = 200$ as an upper limit on the degree of freedom for smooths. Finally, the $\text{offset}(\log(a))$ is the logarithm of swept areas (a) without estimating a coefficient. We omitted subindices for fishing haul and year for better representation of the model.

To investigate significant interactions, we chose a tensor product interaction to detect spatial, temporal, and spatiotemporal effects on the abundance of juveniles. Therefore, we added $ti(x, y, t, bs = gp, d = c(2, 1), k = 200)$ to the previous model, and we evaluated significant interaction effects applying an analysis of variance (ANOVA) using a chi-squared test. In addition, San Martín et al. [28] found that juveniles tend to be in shallower waters. The abundance and presence, or detection probability, are often related [16,20,38]. Therefore, we added the bottom depth to complete the spatiotemporal distribution modeling of hake juveniles' abundance, i.e., $s(d, k = 10)$, where d is bottom depth.

Once the spatiotemporal distribution model was completed, we analyzed the endogenous effects through the relationship between juvenile and adult abundance. The average age at maturity was approximately 3.5 years, but since 2004, it has been from around 2.5 to 3 years of age, and hake have begun to reach full maturity by age 5 [25]. Therefore, to avoid the transition from immature to mature individuals in the modeling, we utilized the NPUA of age groups 5, 6, and 7+. The latter is the sum of the abundance of seven-year and older adults. Accordingly, we incorporated the abundance of those age groups into the previous spatiotemporal model sequentially, applying a cubic spline smooth to NPUA of age 5 and 7+, e.g., $s(n_5, bs = cs)$, where n_5 is the NPUA of age group 5. In addition, considering that abundance of age 0 and 1 was correlated, we added the NPUA of age 1 to explain the abundance of age 0 juveniles by considering a yearly random effect smoother, i.e., $s(n_1, t, bs = re)$. Similarly, we incorporated the NPUA of age 2 for modeling juvenile abundance of age 1.

The nomenclature for labeling the model of the relative abundance of age group 0 and age group 1 was M0 and M1, respectively. Models M0.v and M1.v, where $v = 1, 2, \dots, 7$, represent models. We compared the models through the explained deviance and log-likelihood and utilized the Akaike Information Criterion (AIC) to select the best model, where $AIC = -2 \log(L) + 2p$, $\log(L)$ is the maximum value of the likelihood function for the model and p is the number of estimated parameters in the model [39]. In addition, we utilized the difference between AIC (ΔAIC) and the relative weight of ΔAIC to compare the performance of the best model, i.e., $w_m = \exp(-0.5 \Delta AIC_m) / \sum_{m=1}^M \exp(-0.5 \Delta AIC_m)$, where m is a given model from all models in the candidate set [40].

Finally, and with comparative purposes, we utilized GAM to describe changes in the abundance of the older adult hake (NPUE 7+). The structure of the model for older adult hake was like the spatiotemporal effect model for age 0 hake, including bottom depth.

3. Results

The abundance of the 0- and 1-year age groups of Chilean hake juveniles had similar patterns of variability, which expresses the positive correlation between these age groups

(Figure 3). Likewise, the abundance of juvenile age groups 0 and 1 negatively correlated with the abundance of adults of age groups 5, 6, and 7+. On the other hand, the abundance of adult Chilean hake showed positive correlations, particularly the abundance of age groups 5 and 6, and less with the abundance of older adults (7+).

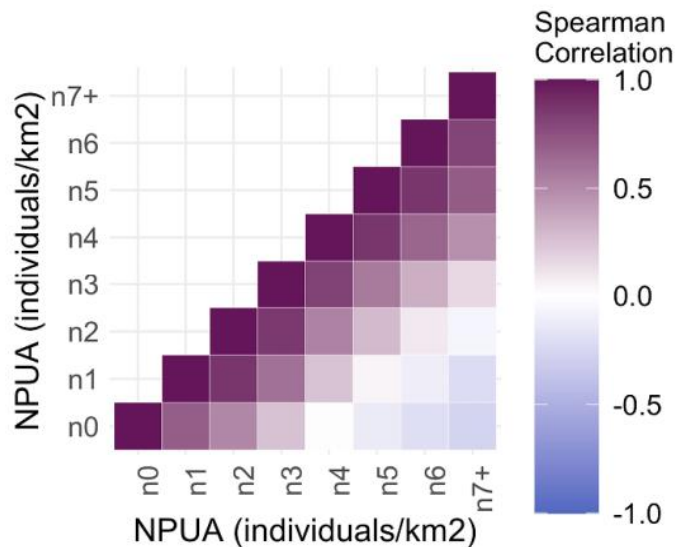


Figure 3. Coefficients of Spearman correlation obtained between the abundance index per age groups of Chilean hake, where n_0, n_1, \dots, n_{7+} represent the NPUA (individuals per km^2) of age groups 0, 1, 2, \dots , 7 and older.

The spatiotemporal interaction improved the performance of the M0 and M1 models (chi-squared test < 0.01), and the spatial distribution for the abundance of age groups 0 and 1 considering only spatiotemporal effects is summarized through models M0.1 and M1.1, respectively (Table 2). The models M0.1 and M1.1 explained 58.6 and 44.1% of the deviance, respectively. The dispersion parameters of the negative binomial showed low values in agreement with an excess of variability in observations and clumped distribution (Table 2). In addition, the bottom depth significantly improved the spatiotemporal models, increasing the previous deviance explained to 60.8% and 51.8% for models M0.2 and M1.2, respectively (Table 2).

Table 2. Models evaluated to explain the number of Chilean hake juveniles of age groups 0 (n_0) and 1 (n_1), during the austral winter, between 1997 and 2018. The GAM model considered the negative binomial distribution and link log. The number of age 7 (n_7) is the number per unit area of 7-year-old and older adult hake. The nomenclature is t = year, x = longitude, y = latitude, a = swept area, and d = bottom depth. The GAM smoother terms are explained in the text, and $NB(\theta)$ is the estimated dispersion parameter of negative binomial distribution. The selected model is M07 and M1.8 according to the Akaike's Information Criterion (AIC).

Model	Linear Predictor	NB(θ)	Deviance Explained	Log-Likelihood	AIC	Δ AIC	AIC Weight
M0	$n_0 \sim s(t) + s(x, y, bs = gp, k = 200) + \text{offset}(\log(a))$	0.138	55.5	-9675.9	18,961.87	572.29	0.0
M0.1	$M0 + ti(x, y, t, bs = gp, d = c(2, 1), k = 200)$	0.147	58.6	-9645.5	18,874.29	484.71	0.0
M0.2	$M0.1 + s(d, k = 10)$	0.160	60.8	-9392.1	18,606.05	216.47	0.0
M0.3	$M0.2 + s(n_5, bs = cs)$	0.163	61.5	-9386.8	18,584.78	195.20	0.0
M0.4	$M0.3 + s(n_1, t, bs = re)$	0.179	76.7	-9333.4	18,420.24	30.66	0.0
M0.5	$M0.2 + s(n_1, t, bs = re) + s(n_5, n_6)$	0.179	75.6	-9327.5	18,418.53	28.95	0.0
M0.6	$M0.2 + s(n_7, bs = cs)$	0.164	61.9	-9381.0	18,571.10	181.52	0.0
M0.7	$M0.6 + s(n_1, t, bs = re)$	0.181	75.9	-9315.8	18,389.58	0.00	61.3
M0.8	$M0.7 + s(n_5, n_6)$	0.182	76.8	-9314.5	18,390.50	0.92	38.7
M1	$n_1 \sim s(t) + s(x, y, bs = gp, k = 200) + \text{offset}(\log(a))$	0.230	40.5	-13,664.0	26,955.16	1333.84	0.0
M1.1	$M1 + ti(x, y, t, bs = gp, d = c(2, 1), k = 200)$	0.244	44.1	-13,619.0	26,822.37	1201.05	0.0
M1.2	$M1.1 + s(d, k = 10)$	0.288	51.8	-13,242.0	26,256.11	634.79	0.0
M1.3	$M1.2 + s(n_5, bs = cs)$	0.295	52.9	-13,227.0	26,198.38	577.06	0.0
M1.4	$M1.3 + s(n_2, t, bs = re)$	0.365	95.1	-12,936.0	25,641.25	19.93	0.0
M1.5	$M1.2 + s(n_2, t, bs = re) + s(n_5, n_6)$	0.368	95.3	-12,932.0	25,631.72	10.40	0.5
M1.6	$M1.2 + s(n_7, bs = cs)$	0.289	52.0	-13,240.0	26,251.62	630.30	0.0
M1.7	$M1.6 + s(n_2, t, bs = re)$	0.365	95.1	-12,938.0	25,644.33	23.01	0.0
M1.8	$M1.7 + s(n_5, n_6)$	0.369	95.3	-12,926.0	25,621.32	0.00	99.5

In addition, the endogenous component of the models also showed better explained deviance, especially the effects of the abundance of Chilean hake seven years and older (NPUA 7+) (Table 2). The best endogenous and spatiotemporal model for the abundance of age group 0 juveniles was model M0.7, in which the abundance of age group 1 was also included (Table 2). The deviance explained by model M0.7 was 75.9%. However, note that model M0.8 had a similar performance with an AIC weight of 38.7%. In addition, model M0.8 included the interaction between ages groups 5 and 6, which were correlated (Figure 3). Finally, the best model for the abundance of age one juveniles was model M1.8, including the abundance of age group 2 (Table 2). Model M1.8 explained 95.3% of the deviance with an AIC weight of 99.5%. Those models show that the spatial distribution of hake juveniles varied slightly across years between 1997 and 2018 (Figures 4 and 5).

In these models, and according to partial effects, slight differences in temporal, spatial, and depth effects and negative effects of the abundance of older adults were observed. The abundance of juveniles at age 0 tended to be distributed along the coast with relative maxima between 35 °S and 40°30' S, peaking at 29 °S, 36 °S a 37°30' S (Figure 6A). The western distribution tended to decline offshore after 73°30' W (Figure 6B). The abundance of juveniles of age 0 was located over the continental shelf (<200 m), declining faster after the shelf break (>300 m) (Figure 6D). The temporal effect showed an increment in the abundance from 2002 to 2007, subsequently remaining at high levels (Figure 6E). The endogenous effects show the negative influence of 7-year-old and older adult Chilean hake abundance, and positive effects of age-1 juveniles (Figure 6E,F).

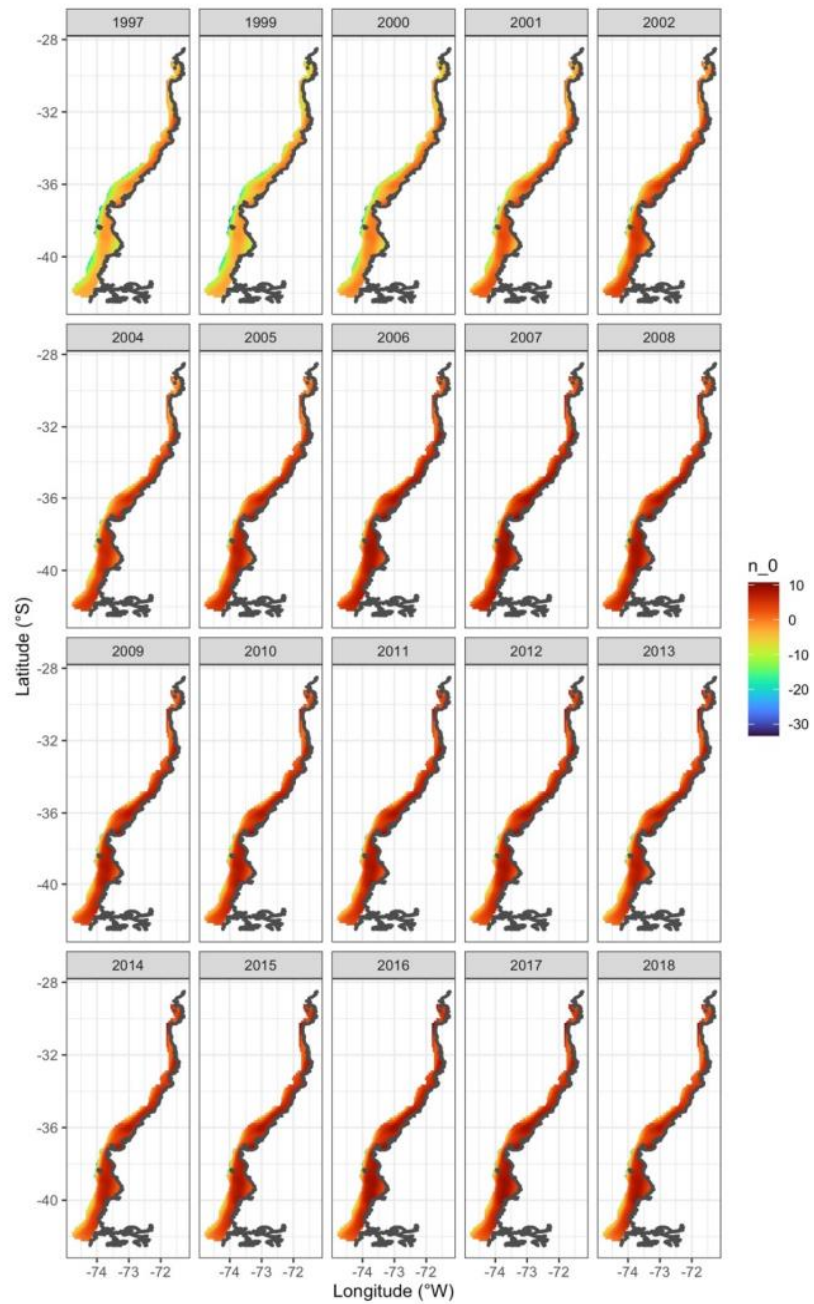


Figure 4. Spatiotemporal distribution of the abundance of Chilean hake juvenile of age 0, from 1997 to 2018 (Model M0.7, Table 2).

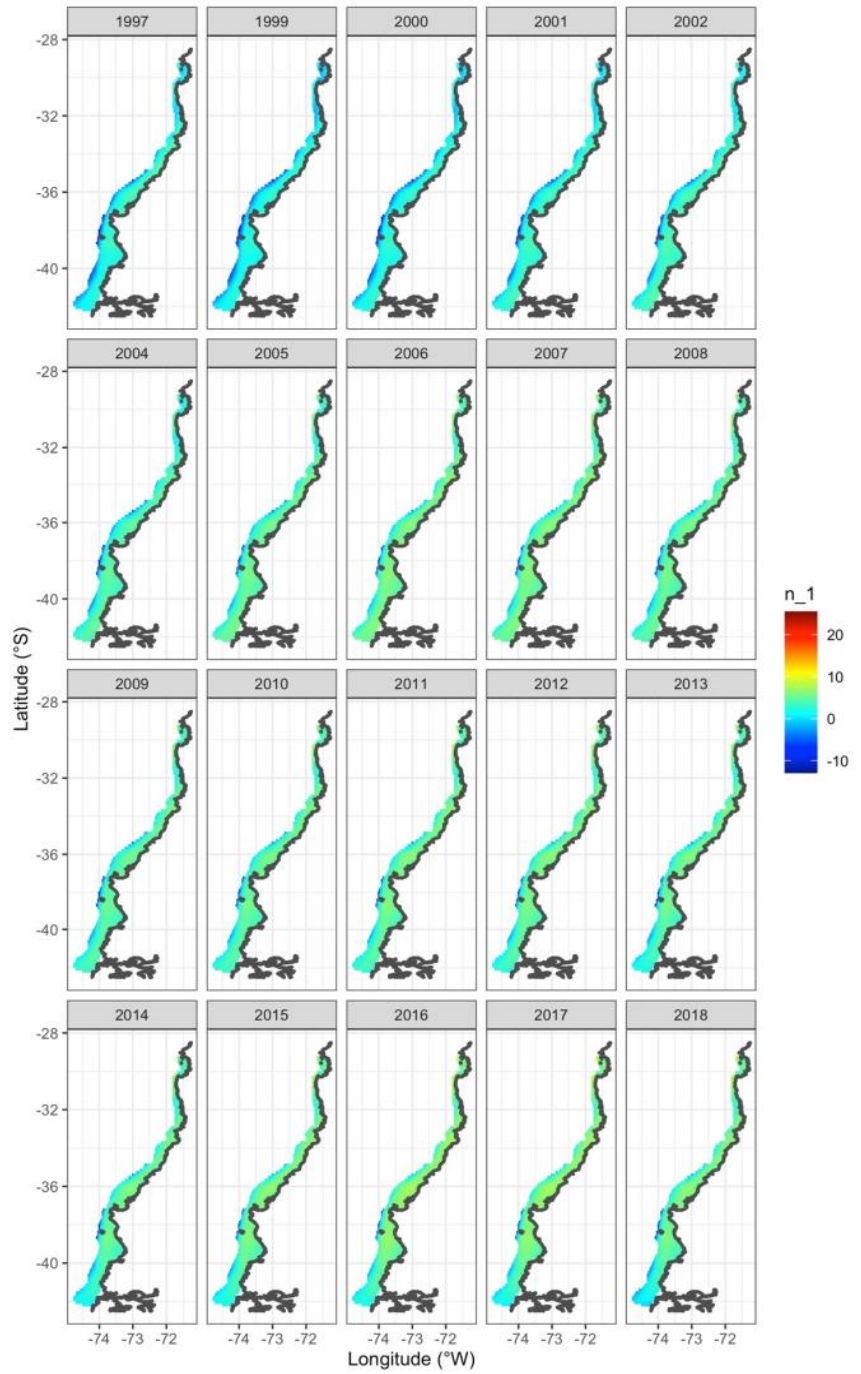


Figure 5. Spatiotemporal distribution of the abundance of Chilean hake juvenile of age 1, from 1997 to 2018 (Model M1.8, Table 2).

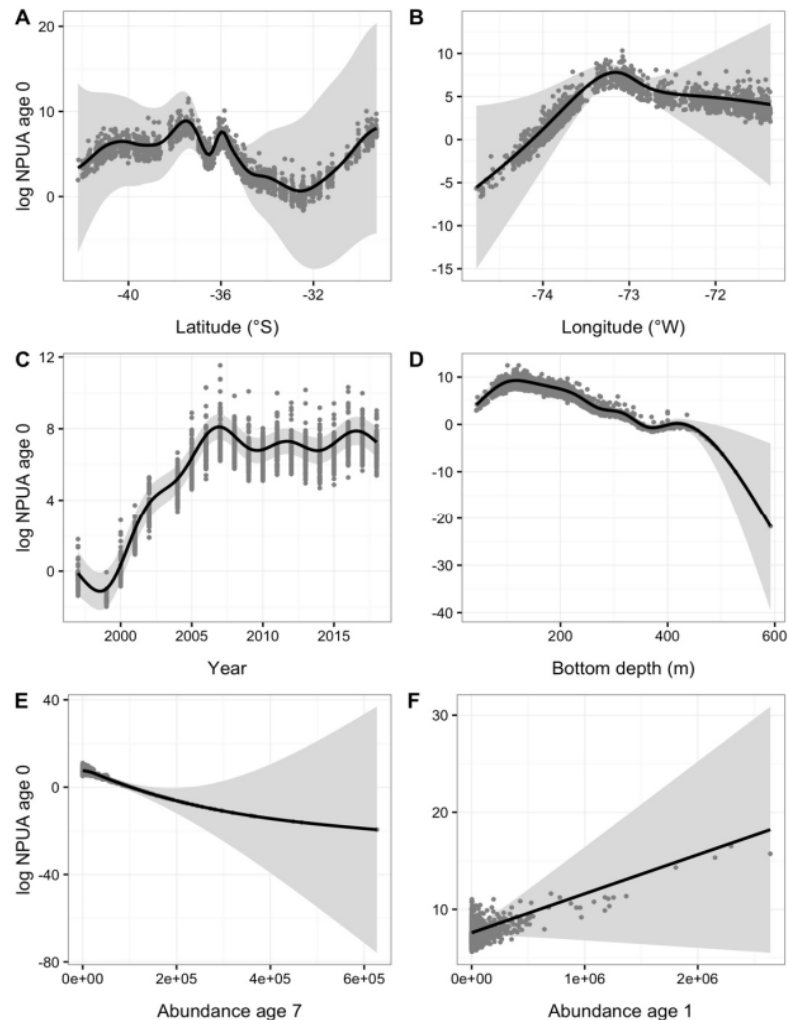


Figure 6. Relationships between the abundance of juvenile Chilean hake of age 0 and relevant variables for spatiotemporal effects latitude (A), longitude (B), year (C), bottom depth (D) and endogenous effects of older adult hake of age 7+ (E) and juvenile hake of age-1 (F), according to the best model fitted (Model M0.7, Table 2).

The abundance of age one increased between 36 °S and 40 °S, increasing toward the north of 32 °S (Figure 7A), tended to decline offshore, from 73 °W to 75 °W (Figure 7B), and was located over the continental shelf (<200 m), declining after the shelf break (Figure 7D). The temporal effects showed an increment in abundance after 2000, stabilizing with fluctuations after 2007 and peaking in 2015 (Figure 7C). The endogenous component of the model showed negative effects of older adult hake (7+) (Figure 7E) and positive effects of 2-year-old juvenile hake (Figure 7F).

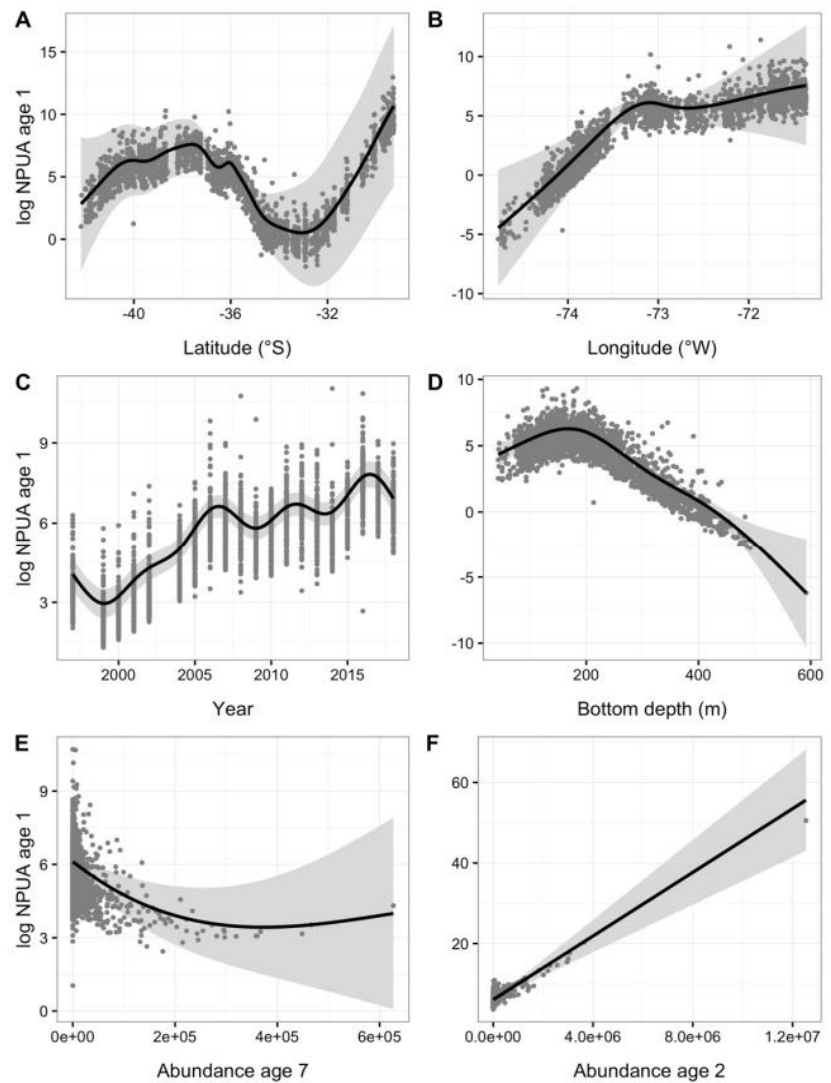


Figure 7. Relationships between the abundance of juvenile Chilean hake of age 1 and relevant variables for spatiotemporal effects of latitude (A), longitude (B), year (C), bottom depth (D), and endogenous effects of older adult hake of age 7+ (E) and juvenile hake of age-2 (F), according to the best model fitted (Model M1.8, Table 2).

With a comparative purpose, the spatiotemporal model for the abundance of seven-year-old and older hake was significant ($p < 0.01$), with an explained deviance of 40%. Thus, the abundance of the younger and older fraction of the stock fluctuated in opposite trends, and the abundance of seven-year-old and older adult hake tended to be distributed at a deeper bottom depth (>200 m) than juveniles of age 0 (Figure 8). Note that there were few data for the depths deeper than 500 m, determining an increase in the confidence limits (Figure 8B,D).

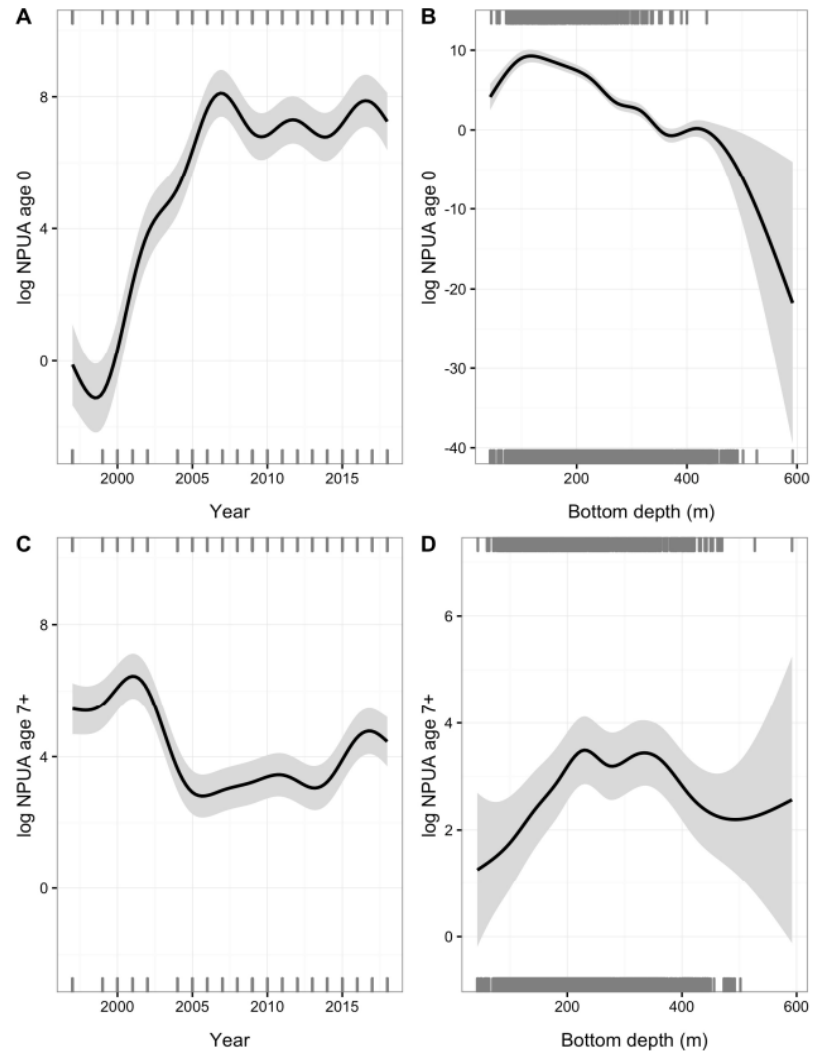


Figure 8. Temporal changes in log abundance and distribution of the abundance as a function of the bottom depth: log abundance of age 0 (A,B), and log abundance of age 7+ (C,D).

4. Discussion

The relationship between youth and adults in a space–time context indicates population processes associated with endogenous effects on abundance. However, if the juvenile spatial pattern is due to negative interactions with adults, the juvenile abundance may move across the area through time, i.e., changing its spatial distribution [16]. In hake, the spatial distribution of juveniles changed yearly due to changes in abundance rather than in spatial structure. Indeed, the temporal effects showed that the abundance of juvenile hake grew from 2002 to 2007, reaching subsequent stability at higher levels. Thus, juveniles of age 0 and 1 showed similar spatial patterns in abundance, particularly between 35° S and 40°30' S and north of 32° W in shallower depths over the continental shelf, and declining abundance at depths lower than the shelf break. The latitudinal pattern in the younger abundance of hake is coincident with the offshore extension of the continental shelf, which

tends to be wide, particularly from 35 °S to 37 °S and from 38 °S to 40 °S [41]. In these areas, the continental shelf and shelf break are bathed by the subsurface Peru–Chile Current flowing towards the pole [42], and the mixing of water masses between the Equatorial Subsurface Water ($O_2 < 1 \text{ mL L}^{-1}$, 12–13 °C, 35 psu) and the Antarctic Intermediate Water (oxygenated and cold water, 11–12 °C) [43]. Thus, the preference of juvenile hake for shallower waters could be associated with oxygenated waters, but environmental variables contribute little to explain the presence–absence of abundance of Chilean hake [28,29].

Specimens of age 2 were immature individuals before 2004 [25]. However, after 2004, fish of two years reached a proportion of 48% maturity due to the reduction in the maturity length [25,44]. Therefore, immature juveniles of age one began to move towards deeper waters as they grow older [28], explaining the positive correlation of ages 0, 1, and 2, and the negative correlation from age five onwards. Other species of the *Merluccius* genus show that juveniles prefer to occupy shallow areas [18,45,46], and exhibit an ontogenetic migration from the nurseries to the end of the continental shelf [47–49]. Therefore, to minimize the probability of harvesting juvenile age groups during the recruitment process, it is essential to restrict bottom-trawling operations to areas deep enough to consolidate the recruitment process. In Chile, the first five nautical miles of the coast are exclusive to small-scale fishing operations, and industrial bottom trawling is not allowed. In this context, to avoid fishing for age-0 and -1 juvenile recruiting, it is essential to ensure an optimal selection of artisanal spinel and gillnet fishing gear [50,51].

Previous studies showed that juveniles' presence started in 2004 [22,28]. However, these studies designated fish smaller than 34 cm in length as juveniles. Here, we used abundance by age to study endogenous effects on age-0 and -1 fish. We know that fish abundance can vary in response to environmental variables [9,52–54], migration [18,55,56], and fishing pressure [57,58]. Hake seems to tolerate different environmental conditions due to the wide range of habitats it occupies, from benthic to pelagic through diel migrations [24,28,29,59]. In this context, exogenous factors would not be limiting the distribution of 0- and 1-year-old juveniles, except in the bottom depth and the spatial configuration of the coast, in terms of extension and reduction in the continental shelf and shelf break along the coast. We conclude that the expansion in the abundance of juveniles after 2002 and consolidations after 2007 was favored by the low abundance of older adult hake. However, it is important to study the overlap between juveniles and adults in a spatiotemporal context using more rigorous spatiotemporal analysis, such as Bayesian hierarchical models, to identify refuges or nursery areas along the coast [38]. Indeed, generalized additive models (GAM) could only smooth the spatial trend, and autocorrelation in residuals could be approximated by mixed GAM (GAMM) [34]. In part, we used a Gaussian field approach for the smoother spatial term through the covariance function suggested by Kammann and Wand (see details in [35]). Still, the hotspot of juveniles could be identified by hurdle models or by calculating the exceedance probabilities of juvenile abundance being more significant than a given threshold value that is of interest for managers and fishers.

Age-0 and -1 fish could seek refuge in neritic habitats, which would allow them to increase survival by decreasing the risk of predation [31,60], particularly the predation of hake by their ichthyophagous congeners [32]. The negative relationship between the abundance of juveniles at ages 0 and 1 and older adults (7+), shows the potential pressure cannibalism could indirectly exert on younger ages [4,30,31]. These relationships suggest that removing adults by fishing (overexploitation, illegal capture, and discarding) [24,26] could expand the spatial distribution of juveniles in the stock, such as the higher occurrence of juveniles after 2003. These results could contribute to fisheries' management, recognizing that the juvenile expansion in space–time would help the stock's sustainability over time. Therefore, it is essential to identify juveniles' nurseries or recurrent areas outside the fishing grounds and quantify their contribution to the adult stock. The results here are a good starting step to understanding the fundamental factors of the Chilean hake population ecology that are currently not accounted for in stock assessment and management.

Author Contributions: Conceptualization, D.V.Y. and L.A.C.; methodology, L.A.C.; formal analysis, D.V.Y. and L.A.C.; investigation, D.V.Y.; resources, L.A.C.; data curation, D.V.Y.; writing—original draft preparation, D.V.Y.; writing—review and editing, L.A.C. and H.A.; supervision, L.A.C. and H.A.; project administration, L.A.C.; funding acquisition, L.A.C. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Funding: This study was funded by Agencia Nacional de Investigación y Desarrollo (ANID) through scholarship ANID-PFCHA/Doctorate National/2017-21170986 to DVY, and LAC was partially funded by Grant COPAS Sur-Austral (ANID PIA APOYO CTE AFB170006) and COPAS COASTAL (ANID FB210021).

Data Availability Statement: The data that support the findings of this study are available from the corresponding author upon reasonable request.

Acknowledgments: D.V.Y. and L.A.C. thank the “Fondo de Investigación Pesquera y acuicultura” <https://www.subpesca.cl/fipa> (accessed on 7 April 2022) and Instituto de Fomento Pesquero <https://www.ifop.cl> (accessed on 7 April 2022) for facilitating the final reports and data associated with the acoustic surveys of Chilean hake.

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest.

References

- Link, J.S.; Nye, J.A.; Hare, J.A. Guidelines for incorporating fish distribution shifts into a fisheries management context. *Fish Fish.* **2011**, *12*, 461–469. [CrossRef]
- Ward, E.J.; Jannot, J.E.; Lee, Y.-W.; Ono, K.; Shelton, A.O.; Thorson, J.T. Using spatiotemporal species distribution models to identify temporally evolving hotspots of species co-occurrence. *Ecol. Appl.* **2015**, *25*, 2198–2209. [CrossRef] [PubMed]
- Ciannelli, L.; Bailey, K.; Olsen, E.M. Evolutionary and ecological constraints of fish spawning habitats. *ICES J. Mar. Sci.* **2015**, *72*, 285–296. [CrossRef]
- Ohlberger, J.; Rogers, L.A.; Stenseth, N.C. Stochasticity and determinism: How density-independent and density-dependent processes affect population variability. *PLoS ONE* **2014**, *9*, 98940. [CrossRef] [PubMed]
- Ahrens, R.N.M.; Walters, C.J.; Christensen, V. Foraging arena theory. *Fish Fish.* **2012**, *13*, 41–59. [CrossRef]
- Hammerschlag, N.; Heithaus, M.R.; Serafy, J.E. Influence of predation risk and food supply on nocturnal fish foraging distributions along a mangrove-seagrass ecotone. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **2010**, *414*, 223–235. [CrossRef]
- Dalpadado, P.; Bogstad, B.; Eriksen, E.; Rey, L. Distribution and diet of 0-group cod (*Gadus morhua*) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) in the Barents Sea in relation to food availability and temperature. *Polar Biol.* **2019**, *32*, 1583–1596. [CrossRef]
- Nøttestad, L.; Giske, J.; Holst, J.C.; Huse, G. A length-based hypothesis for feeding migrations in pelagic fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **1999**, *56*, 26–34. [CrossRef]
- Eriksen, E.; Ingvaldsen, R.; Stiansen, J.E.; Johansen, G.O. Thermal habitat for 0-group fish in the Barents Sea; how climate variability impacts their density, length, and geographic distribution. *ICES J. Mar. Sci.* **2012**, *69*, 870–879. [CrossRef]
- Thorson, J.T.; Ianelli, J.N.; Kotwicki, S. The relative influence of temperature and size-structure on fish distribution shifts: A case-study on Walleye pollock in the Bering Sea. *Fish Fish.* **2017**, *18*, 1073–1084. [CrossRef]
- Brook, B.W.; Bradshaw, C.J.A. Strength of evidence for density dependence in abundance time series of 1198. *Ecology* **2006**, *87*, 1445–1451. [PubMed]
- Herrando-Pérez, S.; Delean, S.; Brook, B.W.; Bradshaw, C.J.A. Density dependence: An ecological Tower of Babel. *Oecologia* **2012**, *170*, 585–603. [PubMed]
- van Gemert, R.; Andersen, K.H. Challenges to fisheries advice and management due to stock recovery. *ICES J. Mar. Sci.* **2018**, *75*, 1864–1870.
- Andersen, K.H.; Jacobsen, N.S.; Jansen, T.; Beyer, J.E. When in life does density dependence occur in fish populations? *Fish Fish.* **2017**, *18*, 656–667.
- Lorenzen, K.; Camp, E.V. Density-dependence in the life history of fishes: When is a fish recruited? *Fish. Res.* **2019**, *217*, 5–10.
- Morfin, M.; Fromentin, J.-M.; Jadaud, A.; Bez, N. Spatio-temporal patterns of key exploited marine species in the Northwestern Mediterranean sea. *PLoS ONE* **2012**, *7*, e37907.
- Bartolino, V.; Ottavi, A.; Colloca, F.; Ardizzone, G.D.; Stefánsson, G. Bathymetric preferences of juvenile European hake (*Merluccius merluccius*). *ICES J. Mar. Sci.* **2008**, *65*, 963–969.
- Jansen, T.; Kristensen, K.; Kainge, P.; Durholtz, D.; Strømme, T.; Thygesen, U.H.; Wilhelm, M.R.; Kathena, J.; Fairweather, T.P.; Paulus, S.; et al. Migration, distribution and population (stock) structure of shallow-water hake (*Merluccius capensis*) in the Benguela Current Large Marine Ecosystem inferred using a geostatistical population model. *Fish Res.* **2016**, *179*, 156–167.
- Tamdrari, H.; Castonguay, M.; Brêthes, J.C.; Duplisea, D. Density-independent and -dependent habitat selection of Atlantic cod (*Gadus morhua*) based on geostatistical aggregation curves in the northern Gulf of St Lawrence. *ICES J. Mar. Sci.* **2010**, *67*, 1676–1686.

20. Izquierdo, F.; Paradinas, I.; Cerviño, S.; Conesa, D.; Alonso-Fernández, A.; Velasco, F.; Preciado, I.; Punzón, A.; Saborido-Rey, F.; Pennino, M.G. Spatio-temporal assessment of the European hake (*Merluccius merluccius*) Recruits in the Northern Iberian Peninsula. *Frontiers Mar. Sci.* **2021**, *8*, 614675.
21. Aguayo-Hernández, M. Biology and fisheries of Chilean hakes (*M. gayi* and *M. australis*). In *Hake: Biology, Fisheries and Markets*; Alheit, J., Pitcher, T.J., Eds.; Springer: Dordrecht, The Netherlands, 1995; pp. 305–337.
22. Evaluación Directa De Merluza Común. 2016. Instituto de Fomento Pesquero, Valparaíso. Available online: <https://www.ifop.cl> (accessed on 22 February 2022).
23. Evaluación Directa De Merluza Común. 2018. Instituto de Fomento Pesquero, Valparaíso. Available online: <https://www.ifop.cl> (accessed on 22 February 2022).
24. Gatica, C.; Neira, S.; Arancibia, H.; Vásquez, S. The biology, fishery and market of Chilean hake (*Merluccius gayi gayi*) in the Southeastern Pacific Ocean. In *Hakes*; Arancibia, H., Ed.; Wiley-Blackwell: Hoboken, NJ, USA, 2015; pp. 126–153.
25. Instituto de Fomento Pesquero. *Estatus Y Posibilidades De Explotación Biológicamente Sustentables De Los Principales Recursos Pesqueros Nacionales, Año 2018: Merluza común*; Instituto de Fomento Pesquero: Valparaíso, Chile, 2018.
26. Arancibia, H.; Neira, S. 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.* **2008**, *49*, 104–115.
27. Alarcón-Muñoz, R.; Cubillos, L.; Gatica, C. Jumbo squid (*Dosidicus gigas*) biomass off central Chile: Effects on Chilean hake (*Merluccius gayi*). *CalCOFI Rep.* **2008**, *49*, 157–166.
28. San Martín, M.A.; Cubillos, L.A.; Saavedra, J.C. The spatio-temporal distribution of juvenile hake (*Merluccius gayi gayi*) off central southern Chile (1997–2006). *Aquat. Living Resour.* **2011**, *24*, 161–168. [[CrossRef](#)]
29. San Martín, M.A.; Wiff, R.; Saavedra-Nievas, J.C.; Cubillos, L.A.; Lillo, S. Relationship between Chilean hake (*Merluccius gayi gayi*) abundance and environmental conditions in the central-southern zone of Chile. *Fish. Res.* **2013**, *143*, 89–97. [[CrossRef](#)]
30. Cubillos, L.A.; Alarcón, C.; Arancibia, H. Selectividad por tamaño de las presas en merluza común (*Merluccius gayi gayi*), zona centro-sur de Chile (1992–1997). *Investig. Mar.* **2007**, *35*, 55–69. [[CrossRef](#)]
31. Link, J.S.; Lucey, S.M.; Melgey, J.H. Examining cannibalism in relation to recruitment of silver hake *Merluccius bilinearis* in the U.S. northwest Atlantic. *Fish. Res.* **2012**, *114*, 31–41. [[CrossRef](#)]
32. Jurado-Molina, J.; Gatica, C.; Cubillos, L.A. Incorporating cannibalism into an age-structured model for the Chilean hake. *Fish. Res.* **2006**, *82*, 30–40. [[CrossRef](#)]
33. Kimura, D.K. Statistical Assessment of the Age–Length Key. *J. Fish. Board Can.* **1977**, *34*, 317–324. [[CrossRef](#)]
34. Wood, S. *Generalized Additive Models: An Introduction with R*, 2nd ed.; CRC/Taylor & Francis: New York, NY, USA, 2017.
35. Cran. Available online: <https://cran.r-project.org/web/packages/mgcv/index.html> (accessed on 22 February 2022).
36. R-project. Available online: <https://www.R-project.org/> (accessed on 22 February 2022).
37. Simpson, G.L. Modelling palaeoecological time series using Generalised Additive Models. *Frontiers Ecol. Evol.* **2018**, *6*, 149. [[CrossRef](#)]
38. Paradinas, I.; Conesa, D.; López-Quílez, A.; Bellido, J.M. Spatio-temporal model structures with shared components for semi-continuous species distribution modelling. *Spat. Stat.* **2017**, *22*, 434–450. [[CrossRef](#)]
39. Akaike, H. A new look at the statistical model identification. *IEEE T. Automat. Contr.* **1974**, *19*, 716–723. [[CrossRef](#)]
40. Buckland, S.T.; Burnham, K.P.; Augustin, N.H. Model selection: An integral part of inference. *Biometrics* **1997**, *53*, 603–618. [[CrossRef](#)]
41. Sobarzo, M.; Bravo, L.; Donoso, D.; Garcés-Vargas, J.; Schneider, W. Coastal upwelling and seasonal cycles that influence the water column over the continental shelf off central Chile. *Prog. Oceanogr.* **2007**, *75*, 363–382. [[CrossRef](#)]
42. Contreras, M.; Pizarro, O.; Dewitte, B.; Sepulveda, H.H.; Renault, L. Subsurface mesoscale eddy generation in the ocean off Central Chile. *J. Geophys. Res. Oceans* **2019**, *124*, 5700–5722. [[CrossRef](#)]
43. Silva, N.; Neshyba, S. On the Southernmost Extension of the Peru-chile Undercurrent. *Deep-Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* **1979**, *26*, 1387–1393.
44. Biología Reproductiva de Merluza Común. FIPA 2006-16. Available online: <https://www.subpesca.cl/fipa/613/w3-article-89139.html> (accessed on 22 February 2022).
45. Cantafaro, A.; Ardizzzone, G.; Enea, M.; Ligas, A.; Colloca, F. Assessing the importance of nursery areas of European hake (*Merluccius merluccius*) using a body condition index. *Ecol. Ind.* **2017**, *81*, 383–389. [[CrossRef](#)]
46. Carlucci, R.; Giuseppe, L.; Porzia, M.; Francesca, C.; Alessandra, M.C.; Letizia, S.; Teresa, S.M.; Nicola, U.; Angelo, T.; D’Onghia, G. Nursery areas of red mullet (*Mullus barbatus*), hake (*Merluccius merluccius*) and deep-water rose shrimp (*Parapenaeus longirostris*) in the Eastern-Central Mediterranean Sea. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **2009**, *83*, 529–538. [[CrossRef](#)]
47. Abella, A.; Serena, F.; Ria, M. Distributional response to variations in abundance over spatial and temporal scales for juveniles of European hake (*Merluccius merluccius*) in the Western Mediterranean Sea. *Fish. Res.* **2005**, *71*, 295–310. [[CrossRef](#)]
48. Fiorentino, F.; Garofalo, G.; Santi, A.D.; Bono, G.; Giusto, G.B.; Norrito, G. Spatio-Temporal distribution of recruits (0 group) of *Merluccius merluccius* and *Phycis blennoides* (Pisces, Gadiformes) in the Strait of Sicily (Central Mediterranean). In *Migrations and Dispersal of Marine Organisms*; Developments in Hydrobiology; Jones, M.B., Ingólfsson, A., Ólafsson, E., Helgason, G.V., Gunnarsson, K., Svavarsson, J., Eds.; Springer: Dordrecht, The Netherlands, 2003; Volume 174, pp. 223–236.
49. Maynou, F.; Leonart, J.; Cartes, J.E. Seasonal and spatial variability of hake (*Merluccius merluccius* L.) recruitment in the NW Mediterranean. *Fish. Res.* **2003**, *60*, 65–78. [[CrossRef](#)]

50. Queirolo, D.; Gaete, E.; Ahumada, M. Gillnet selectivity for Chilean hake (*Merluccius gayi gayi* Guichenot, 1848) in the bay of Valparaíso. *J. Appl. Ichthyol.* **2013**, *29*, 775–781. [[CrossRef](#)]
51. Queirolo, D.; Flores, A. Seasonal variability of gillnet selectivity in Chilean hake *Merluccius gayi gayi* (Guichenot, 1848). *J. Appl. Ichthyol.* **2017**, *33*, 699–708. [[CrossRef](#)]
52. Capuzzo, E.; Lynam, C.P.; Barry, J.; Stephens, D.; Forster, R.M.; Greenwood, N.; McQuatters-Gollop, A.; Silva, T.; van Leeuwen, S.M.; Engelhard, G.H. A decline in primary production in the North Sea over 25 years, associated with reductions in zooplankton abundance and fish stock recruitment. *Glob. Change Biol.* **2018**, *24*, e352–e364. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
53. Malick, M.; Hunsicker, M.; Haltuch, M.; Parker-Stetter, S.; Berger, A.; Marshall, K. Relationships between temperature and Pacific hake distribution vary across latitude and life-history stage. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **2020**, *639*, 185–197. [[CrossRef](#)]
54. Thiaw, M.; Auger, P.A.; Ngom, F.; Brochier, T.; Faye, S.; Diankha, O.; Brehmer, P. Effect of environmental conditions on the seasonal and inter-annual variability of small pelagic fish abundance off North-West Africa: The case of both Senegalese sardinella. *Fish. Oceanogr.* **2017**, *26*, 583–601. [[CrossRef](#)]
55. Kathena, J.N.; Yemane, D.; Bahamon, N.; Jansen, T. Population abundance and seasonal migration patterns indicated by commercial catch-per-unit-effort of hakes (*Merluccius capensis* and *M. paradoxus*) in the northern Benguela Current Large Marine Ecosystem. *Afr. J. Mar. Sci.* **2018**, *40*, 197–209. [[CrossRef](#)]
56. Vine, J.R.; Kanno, Y.; Holbrook, S.C.; Post, W.C.; Peoples, B.K. Using side-scan sonar and n-mixture modeling to estimate Atlantic sturgeon spawning migration abundance. *N. Am. J. Fish. Manag.* **2019**, *39*, 939–950. [[CrossRef](#)]
57. Camara, M.L.; Mériqot, B.; Leprieur, F.; Tomasini, J.A.; Diallo, I.; Diallo, M.; Jouffre, D. Structure and dynamics of demersal fish assemblages over three decades (1985–2012) of increasing fishing pressure in Guinea. *Afr. J. Mar. Sci.* **2016**, *38*, 189–206. [[CrossRef](#)]
58. Kuparinen, A.; Boit, A.; Valdovinos, F.S.; Lassaux, H.; Martinez, N.D. Fishing-induced life-history changes degrade and destabilize harvested ecosystems. *Sci. Rep.* **2016**, *6*, 22245. [[CrossRef](#)]
59. Ponce, T.; Cubillos, L.A.; Ciancio, J.; Castro, L.R.; Araya, M. Isotopic niche and niche overlap in benthic crustacean and demersal fish associated to the bottom trawl fishing in south-central Chile. *J. Sea Res.* **2021**, *173*, 102059. [[CrossRef](#)]
60. Olsson, K.H.; Andersen, K.H. Cannibalism as a selective force on offspring size in fish. *Oikos* **2018**, *127*, 1264–1271. [[CrossRef](#)]

CAPITULO II. SPATIOTEMPORAL ANALYSIS OF JUVENILE HAKE, LOOKING FOR NURSERY AREAS IN THE HUMBOLDT UPWELLING ECOSYSTEM OFF CHILE.

Artículo en revisión como: Yepsen, D. V., & Cubillos, L. A. Spatiotemporal analysis of juvenile hake, looking for nursery areas in the Humboldt upwelling ecosystem off Chile. *Deep-Sea Research Part II*. Junio 2024 (ver en Material Suplementario).

Resumen

En el ecosistema de surgencia de Humboldt frente a Chile, se desconocen las áreas de crianza de especies demersales como la merluza. Por lo tanto, es esencial comprender cómo los juveniles utilizan el espacio a lo largo de su distribución espacial y cómo se estructuran en las áreas de crianza. Aquí, utilizamos la ocurrencia y densidad (número por unidad de área barrida) de juveniles (edades 0, 1 y 2) y adultos mayores (edades 7+) de estudios de arrastre de fondo (1997-2018) para evaluar la dinámica espaciotemporal e identificar áreas de mayor incidencia de ocurrencia y densidad de juveniles. Aplicamos modelos espaciotemporales jerárquicos bayesianos a los datos en función de la profundidad del fondo, un efecto temporal no estructurado y una estructura espaciotemporal que consiste en un campo espacial geoestadístico modulado por un efecto temporal autorregresivo de primer orden. La ocurrencia y densidad de juveniles fueron mayores en aguas menos profundas que los adultos mayores

(edades 7+). Los hotspots de juveniles de merluza (edades 0 y 1) se distribuyen en áreas del norte (norte de Coquimbo a Valparaíso) (29°-33°S), y los reclutas (edad 2) se extienden hacia áreas del sur, que parecen protegidas de adultos mayores con potencial canibalismo. Las áreas del sur entre Corral y Maullín (40°-42°20'S) parecen desfavorables para los juveniles y, por lo tanto, para las áreas de crianza. Probablemente, los juveniles no requirieron una plataforma continental amplia debido al hábitat de alimentación pelágica. Las áreas de crianza identificadas para la merluza en EBUS frente a Chile son esenciales para la evaluación de stock y la gestión pesquera.

Palabras clave: distribución, demografía, conectividad, estructura poblacional, EBUS

Abstract

In the Humboldt upwelling ecosystem off Chile, the nursery areas of demersal species like hake are unknown. Therefore, it is essential to understand how juveniles utilize space across their spatial distribution and how they are structured in nursery areas. Here, we utilized the occurrence and density (number per unit of swept area) of juveniles (ages 0, 1, and 2) and older adults (ages 7+) from bottom trawl surveys (1997–2018) to assess the spatiotemporal dynamics and identify areas of higher incidence of juvenile occurrence and density. We applied Bayesian hierarchical spatiotemporal models to the data as a function of bottom depth, an unstructured temporal effect, and a spatiotemporal structure consisting of a geostatistical spatial field modulated by a first-order autoregressive temporal effect. Juveniles' occurrence and densities were higher in shallower waters than older adults. The hot spots of hake juveniles (ages 0 and 1) are distributed in northern areas (northern Coquimbo to Valparaíso) (29°-33°S), and recruits (age 2) extend into southward areas, which seem protected from older adults with potential cannibalism. The southern areas between Corral and Maullín (40°-42°20'S) seem unfavorable for juveniles and hence for nursery areas. Probably, juveniles did not require a wide continental shelf because of pelagic feeding habitat. The identified nursery areas for hake in EBUS off Chile are essential for stock assessment and fisheries management.

Key words: distribution, demography, connectivity, population structure, EBUS

Introduction

The productivity of Eastern Boundary Upwelling Systems (EBUS) is expressed in the abundance of small coastal pelagic fish and several benthic species, where demersal fish such as hake dominate (Ware, 1992). Demersal species can have a link between the pelagic and benthic domains, and understanding how juveniles occupy space throughout their spatial distribution and how their occurrence is structured in recurrent high-incidence areas is essential for management and stock assessment. For example, recurrent areas of age-0 juvenile distribution help identify nurseries or protected areas for management.

Hutchings *et al.*, (2002) found that most fish species in southern Africa have reproductive strategies ensuring that sufficient progeny are retained or can enter nursery grounds distributed along the coastline. They found four spawning areas, transport mechanisms, and nursery grounds between Mozambique and Angola. In the Benguela current system, Grote *et al.*, (2007) found that the Benguela Jet Current transports eggs and larvae of *Merluccius spp.* to the northern nursery areas. Thus, the spawning season of *M. capensis* and *M. paradoxus* is tuned to reduced offshore transport to increase larval survival. Wilhelm *et al.*, (2015) found that nursery aggregations were most frequent in central (22–25°S) and southern (26–29°S) Namibia, increasing in density in the south from 2000 to 2007 in northern Benguela. In the California current system, coastal waters off California and Baja California encompass historical spawning venues and nursery grounds

of Pacific hake *M. productus*, which are impacted trophically by ENOS variability (Grover *et al.*, 2002). In addition, Malick *et al.*, (2020) found latitudinal differences in the effects of temperature on mature *M. productus* distribution (i.e., age 3 and older). Phillips *et al.*, (2007) point out that juvenile Pacific hake nursery areas tend to occur along California's coastal shelf and slope and occasionally into southern Oregon during strong El Niño events. However, during 2003-2006, spawning and young of the year expanded approximately 1000 km northward.

In other systems, like the central Mediterranean Sea, Garofalo *et al.*, (2018) identified persistent and potentially highly productive nurseries of European hake off the southern coast of Sicily. Paradinas *et al.*, (2015) show areas of high occurrence and abundance of European hake recruits along the shelf break and the upper slope of the Spanish Mediterranean coast. Despoti *et al.*, (2020) identified and mapped areas that persistently presented high quantities of discarded and undersized catch for different demersal species. For the European hake, the area is located from 50 to 200 m deep. Tserpes *et al.*, (2008) found that nursery grounds are restricted in specific regions, the most important being close to the Saronikos Gulf and its surrounding area. Milisenda *et al.*, (2021) propose explicitly identifying stable concentration areas of undersized individuals using a minimum conservation reference size (MCRS) for commercial species. The advantage of MCRS is clear for the management framework aimed at minimizing discards, as actions like the hotspots conservation of individuals below MCRS could represent an action toward sustainable fisheries. Colloca *et al.*, (2009)

found high temporal persistence areas with a high density of juvenile hake on both a seasonal and annual basis and the most persistent nursery areas, covering about 5% of the study areas.

Developing efficient management and conservation techniques requires careful evaluation of population spatial distribution patterns. Understanding the factors influencing the distribution of exploited fish populations is crucial (Ward *et al.*, 2015). Nagelkerken *et al.*, (2015) introduced the term seascape nurseries. This led to identifying and managing critical nursery areas by focusing on highly productive patches, especially when huge habitats cannot be protected due to socio-economic, practical, or other considerations. Migration pathways connecting such hot spots at larger spatial and temporal scales should be identified and incorporated through ontogenetic habitat shifts or inshore-offshore migrations. This knowledge is increasingly essential to sustainable exploitation by protecting their critical habitats.

Data obtained from annual surveys using the same sampling strategy may be used to identify the spatial distribution and underlying field structure utilized by juveniles along the spatial distribution of a given species. Colloca *et al.*, (2009) utilized a time series of trawl-survey density data to map juvenile hake distribution with Bayesian kriging and geostatistical aggregation curves to find density hot spots. Fish density is more similar between nearby locations and years than between distant ones (Maunder *et al.*, 2020; Thorson, 2019; Thorson *et al.*, 2020).

Hence, although spatiotemporal models could estimate relative abundance indices by assuming that density may vary spatially from year to year, it is also essential to identify different spatiotemporal structures, such as recurrent, opportunistic, or progressive models (Paradinas *et al.*, 2017). Indeed, recurrent spatiotemporal distribution implies a constant spatial realization of fish occurrence and density. According to Paradinas *et al.*, (2017), a recurrent distribution occurs when fish remain in the same areas yearly under a constant spatial field in time. Instead, an opportunistic or progressive distribution could occur when the spatial field changes annually. An opportunistic distribution of juveniles would imply changes in dispersion/aggregation processes in responses to the environment. Instead, a progressive distribution of juveniles would imply a spatial field that is autocorrelated temporally.

In the EBUS off Chile, the hake *Merluccius gayi* is an important demersal fish for small scale and industrial fleets, distributed extensively from Antofagasta to southern Chile over the continental shelf and upper shelf break from 50 to 500 m depth (Aguayo-Hernández, 1995; Gatica *et al.*, 2015). Galleguillos *et al.*, (2000) found that hake appears to be genetically homogeneous along the coast of Chile. However, Canales *et al.*, (2023) found latitudinal changes in demographic traits like size, gonad weight, condition factor, and maturity. Estimates of the biomass of the Chilean hake population are obtained annually by executing acoustic surveys from northern Coquimbo (29°S) to southern Chile (42°S). In the surveys, fishing hauls are carried out to identify echoes for the acoustic biomass estimation

and estimates of the catch and age composition (Lillo *et al.*, 2017; Yepsen *et al.*, 2022). San Martín *et al.*, (2011) analyzed the presence of hake juveniles and found that fish less than 34 cm were distributed in shallow and oxygenated waters. Yepsen *et al.*, (2022) found that the density of hake juveniles (ages 0 and 1) correlated positively and distributed similarly but negatively with potential cannibal conspecific adults (ages 7+). However, the spatial analysis conducted by San Martín *et al.*, (2011) and Yepsen *et al.*, (2022) did not consider the spatiotemporal structure of the juvenile distribution (ages 0, 1, and 2), and they did not identify potential nursery areas to study the fish population dynamics.

Furthermore, analyzing the bottom depth effects in spatiotemporal models may be necessary as hake grows from shallow to deeper waters (Bartolino *et al.*, 2008; San Martín *et al.*, 2011). According to Yepsen *et al.*, (2022), the abundance of juveniles (ages 0 and 1) and recruits (age 2) of Chilean hake tends to be positively correlated but negatively correlated with adults (ages 4 to 6) and older adults (ages 7+). Therefore, we hypothesized that hake would exhibit a progressive spatiotemporal structure rather than a recurrent or opportunistic one. In addition, if adult hakes utilize areas for spawning as younger hakes utilize the same areas as refuges or nurseries, then an overlapped distribution could be observed. This study aims to define the spatial organization of juvenile hake populations in the EBUS off the coast of Chile and pinpoint zones with significant occurrences for potential designation as nurseries or conservation areas.

Materials and methods

Study area and data

The study area is located from northern Coquimbo (29°S) to southern Chile (42°) (Figure 2.1). In this area, the Instituto de Fomento Pesquero evaluates the total biomass of Chilean hake from acoustic data and age composition from bottom trawl hauls. We utilized the bottom trawl data provided by Yepsen *et al.*, (2022), covering the years 1997 to 2018 and consisting of numbers at age, swept area (km), and bottom depth (m). We used the number per area unit for ages 0, 1, 2, and older adults (ages 7+) to analyze spatiotemporal changes in abundance. Instead, we labeled bottom trawl hauls with a catch as successful fishing and null as unsuccessful, allowing us to study spatiotemporal occurrence analysis (see below).

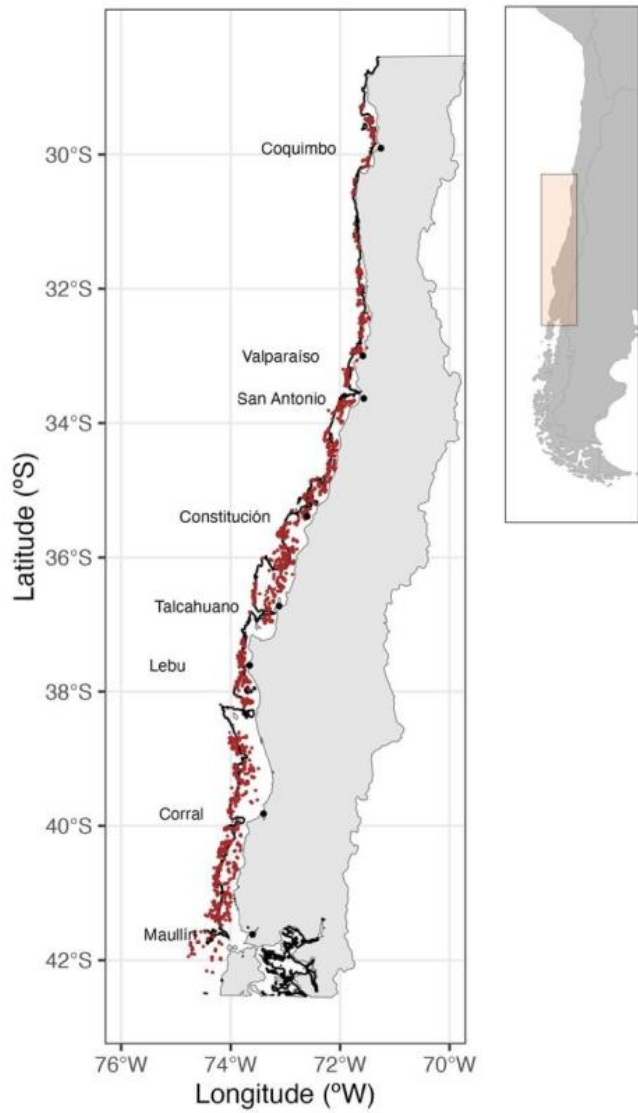


Figure 2. 1: Study area off central-southern Chile. The Brown points show the midpoint location of each tow in bottom trawl surveys (1997-2018). The black points indicate the main localities, and the black line is the 200m bottom Depth.

Spatiotemporal models

We utilized Bayesian hierarchical models using INLA (Integrated Nested Laplace Approach) for the R language (Rue *et al.*, 2009). We modeled spatiotemporal changes in the distribution of juveniles (ages 0, 1, and 2) and older adults (ages 7+), considering the occurrence (presence-absence) and number per swept area (NPUA). Occurrence considered presence based on hauls with hake catch and absence or zero catch hauls in the logbook records. For the occurrence modeling, we assumed a Bernoulli process, i.e.,

$$Z_{s,t} = Ber(\pi_{s,t})$$

where $\pi_{s,t}$ is the occurrence in the location s_i , where $i = 1, 2, \dots, n$ and years t_j where $j = 1, 2, \dots, t$. We assumed that NPUA follows a Gamma distribution conditional on occurrence, i.e.,

$$Y_{s,t} = \begin{cases} 0 & \text{if } Z_{s,t} = 0 \\ \text{Gamma}(\mu_{s,t}, c\phi) & \text{if } Z_{s,t} = 1 \end{cases}$$

where the expected value is $E(Y) = \mu$ and the variance is $\text{Var}(Y) = \mu^2/(c\phi)$, where c is a scaling parameter and $1/\phi$ is a dispersion parameter. INLA utilizes a parameterization for Gamma, considering the precision as $(1/\text{variance})$ and equivalent to ϕ . The linear predictors utilized for modeling occurrence and density were:

$$\text{logit}(\pi_{s,t}) = \alpha_z + f(D) + f(T) + V_{s,t}^z$$

$$\log(\mu_{s,t}) = \alpha_y + f(D) + f(T) + V_{s,t}^z$$

where $\pi_{s,t}$ is the occurrence in localities s and year t , and $\mu_{s,t}$ is the mean of NPUA as a function of the scale and shape parameters of the Gamma distribution. In each linear predictor, α_z and α_y are the intercepts, D is the bottom depth, and T is an unconstrained temporal effect. The bottom depth was segmented into ten bins and considered a nonlinear random effect model with random walk type 2, i.e., “rw2”—besides, we modeled the unconstrained random temporal effect with an “iid” random effect. The spatiotemporal field was represented by $V_{s,t} = w_{s,t}$, where $\mathbf{W} \sim \mathbf{N}(0, Q(\kappa, \tau))$ is a geostatistical field with a covariance function defined by the range and standard deviation, as a function of the parameters τ and κ . The matrix \mathbf{Q} represents a sparse precision matrix, whose structure is defined by a Stochastic Partial Differential Equations (SPDE) based approach to represent an approximation of a continuous Gaussian field (GF) through a Gaussian Markov Random Field (GMRF) (Lindgren *et al.*, 2011).

The SPDE approach contains the parameters, κ and τ , related to the range and scale of the Matérn covariance structure. The spatial Matérn correlation implies a scale parameter ($\kappa > 0$) and a smoothing parameter ($\nu > 0$), i.e.,

$$\rho_s(X_s) = \frac{2^{1-\nu}}{\Gamma(\nu)} (\kappa \|s_i - s_j\|)^\nu K_\nu(\kappa \|s_i - s_j\|)$$

where $\|s_i - s_j\|$ denotes the Euclidean distance, and K_ν is the modified second-order Bessel function. The SPDE model is a function of the mesh and an α parameter. By considering a two-dimensional spatial triangulated domain as representing the spatial process defined through the nodes of a mesh, a projection matrix linking the spatial GRF to the observed data locations can be obtained. A priori values for the field marginal standard deviation σ and practical range r can be set by a likelihood such that $\Pr(r > r_o) = p$ and $\Pr(\sigma > \sigma_o) > p$, where $r_o = 200$ km and $\sigma_o = 2$ are priors and $p = 0.5$ is a given probability.

To model the spatiotemporal random effects, we considered the nomenclature of Paradinas *et al.*, (2017) to define separate spatiotemporal models for occurrence and NPUA. Model 1 considered a constant spatial effect across years indicative of a recurrent spatial distribution of hake. Model 2 was a progressive model consisting of a spatiotemporal structure with a geostatistical spatial field developed through first-order autoregressive temporal effects. Model 3 consisted of a spatial effect changing yearly and representing an opportunistic interannual distribution of hake juveniles (see also Martínez-Minaya *et al.*, 2018).

We utilized the Watanabe-Akaike information criteria (WAIC) and the Deviance Information Criterion (DIC) (Watanabe, 2009; Spiegelhalter *et al.*, 2014) to compare and select the best model. According to Rue *et al.*, (2009), INLA evaluates the deviance at the posterior mean for the latent fields and at the

posterior mode for the hyperparameters, not at the posterior mean of all parameters.

Areas with a higher incidence of juveniles

We obtained the average long-term occurrence and density of juveniles and older fish (age 7+) from the marginal spatiotemporal random effects. Then, we computed the posterior probability of exceeding a fixed threshold to identify the areas with a higher juvenile incidence. Here, we defined exceedance probabilities as the probabilities of relative occurrence greater than a given threshold value $u = 0.75$. For density, the threshold was based on the third quantile of a random variable. For our purpose, the area with the highest occurrence and density represents the hotspot distribution of juveniles. We mapped the spatiotemporal distribution of occurrence and density of hakes to identify recurrent hotspot areas.

Results

Model selection

According to WAIC and DIC, the models for the spatiotemporal random effects demonstrate a progressive process for the occurrence and density of juveniles (ages 0, 1, and 2) and older adults (ages 7+) of Chilean hake (Table 2.1). The fixed intercept parameters and hyperparameters of selected models were significant, except for some intercepts (Table S1).

Table 2. 1: Spatiotemporal models: constant geostatistical spatial field (m1), spatiotemporal geostatistical field modulated by an autoregressive temporal process (m2) and replicated spatiotemporal geostatistical field (m3) for occurrence and density of juvenile (ages 0, 1, 2) and older adults (ages 7+) of Chilean hake data in bottom trawl surveys (1997-2018). The performance of each model shows the marginal log-likelihood, WAIC and DIC. The bold highlights the best model.

Age	Model	Spatiotemporal	Occurrence			Density		
		process	log-like	WAIC	DIC	log-like	WAIC	DIC
0	m1	Constant	-1110.2	2152.2	2154.8	-13393.2	26756.2	26662.7
	m2	Progressive	-1067.1	2022.6	2032.2	-13334.5	26640.3	26505.3
	m3	Opportunistic	-1089.0	2099.7	2105.0	-13338.8	26681.0	26543.5
1	m1	Constant	-1085.3	2132.2	2132.4	-20455.7	40829.2	40729.5
	m2	Progressive	-1034.9	1988.7	1994.4	-20335.0	40503.7	40337.3
	m3	Opportunistic	-1058.6	2041.6	2045.3	-20405.4	40644.1	40517.4
2	m1	Constant	-771.4	1516.1	1520.0	-25709.4	51317.2	51204.1
	m2	Progressive	-750.4	1464.7	1472.4	-25571.6	50935.4	50798.5
	m3	Opportunistic	-796.8	1532.0	1547.4	-25640.3	51123.7	50944.5
7+	m1	Constant	-1320.8	2490.5	2493.8	-17973.6	35815.8	35715.5
	m2	Progressive	-1315.6	2482.5	2492.8	-17916.6	35713.8	35522.0
	m3	Opportunistic	-1386.9	2675.4	2684.8	-17932.5	35807.2	35642.1

The temporal correlation and the spatial range for occurrence and density are interesting. In the Chilean hake juveniles, the range for occurrence fluctuates between 792 km (age 0) and 554.5 km (age 1) but is the lowest in the adults, with 191.5 km (age 7+). For the density of juveniles, the range fluctuates between 232 km (age 0) and 125 km (age 1), and the lowest range was for age 7+ (Figure 2.2 A). The temporal correlation fluctuated between 0.95 (age 0) and 0.89 (age 1) for the occurrence and 0.98 for the adults. For the density, the temporal correlation ranged between 0.72 (age 0) and 0.95 (age 2) (Figure 2.2 B).

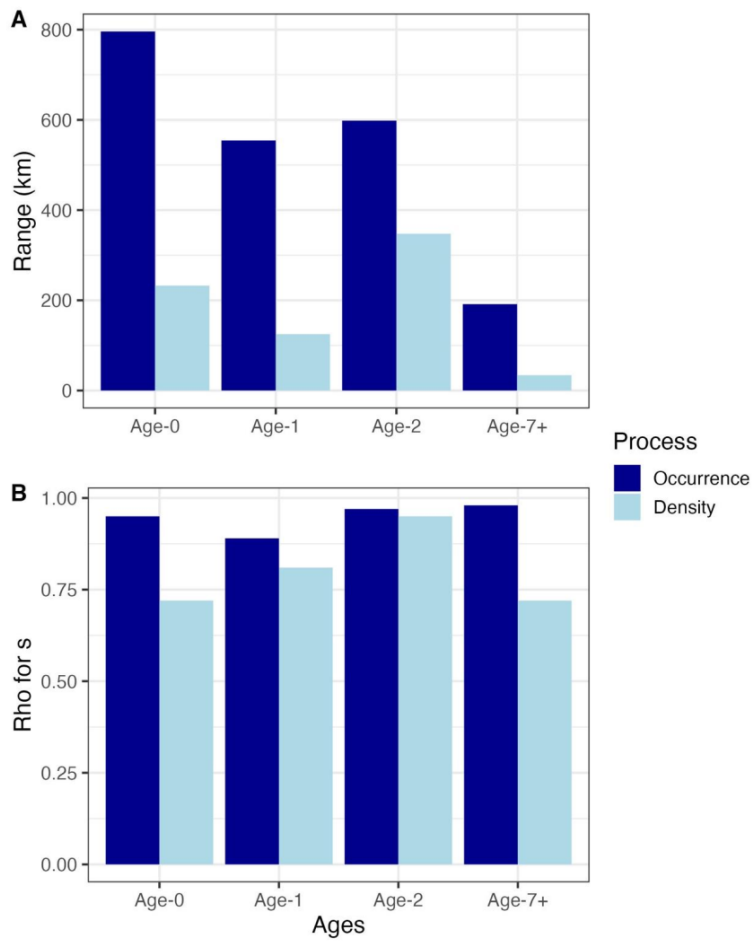


Figure 2. 2: Range of spatial correlation in the Matérn geostatistical function and temporal correlation (Rho for s) in the spatiotemporal random effects of Model 2 for the juveniles (ages 0, 1, and 2) and older adults (ages 7+) of Chilean hake (1997- 2018).

Temporal and bottom-depth effects

The occurrence and abundance of juveniles (ages 0 and 1) show a similar peak in occurrence and density, close to 150 m deep and after a continuous declining trend with bottom depth. The occurrence and density of age-2 recruits peak at 200 m and diminish below 300 m deep. Instead, the older adults (ages 7+) show a deeper distribution in the occurrence but low density below 300 m (Figure 2.3).

The unconstrained random temporal effects show similar interannual changes in the occurrence and density of juveniles (ages 0, 1, and 2). However, older adults (ages 7+) show higher occurrence and density before 2004, negative effects between 2005 and 2010, and a trend to increase from 2010 to 2018 (Figure 2.3).

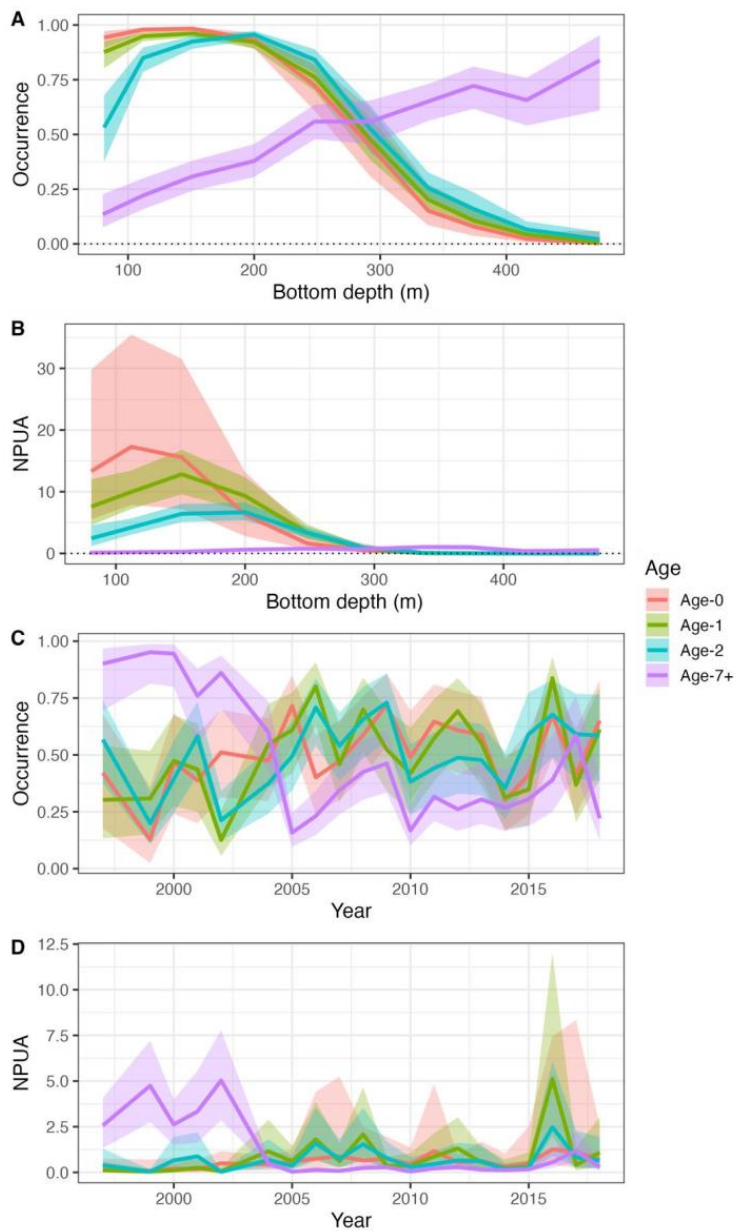


Figure 2. 3: Marginal effects on the occurrence and density of juveniles (ages 0, 1, and 2) and older adults (ages 7+) of Chilean hake (1997-2018): A and B are bottom depth effects, and C and D are unstructured temporal effects on the occurrence and density.

Spatiotemporal random effects

The spatiotemporal random effects for the occurrence and log-NPUA for juveniles and older adults (age 7+) suggest temporal changes in the incidence of juveniles (Figures S1 to S8 in the Supplementary results). In the occurrence, juveniles showed some blocks of years with similar distributions. Indeed, age-0, age-1, and age-2 specimens were distributed between northern Coquimbo and Valparaíso (29°S to 33°S) from 1997 to 2001, with restricted and small areas higher than 75% (Figures S1 to S3). In 2002–2004, the age-0 individuals showed a moderate to higher presence between Lebu and Maullín in the southern part of the study area (Figure S1). From 2005 to 2015, juvenile (ages 0, 1, and 2) occurrences strengthened in northern Coquimbo (29°S), Corral (40°S), and northward Talcahuano (Figures S1 to S3). In 2017–2018, the presence of age-0 individuals diminished in the central part of the study area but remained higher than 75% in the northern part and some areas between Lebu and Corral (Figure S1). However, age-1 and age-2 specimens were distributed along the coast from northern Coquimbo to Talcahuano (Figures S2 and S3). The occurrence of older adults (ages 7+) showed a recurrent distribution between Valparaíso (33°S) and Corral (40°S) (Figures S4).

From 1997 to almost 2002, the density of age-0 and age-1 individuals along the coast was low. Subsequently, the density increased between 2003 and 2005, and after 2005, a higher density of juveniles consolidated between northern

Valparaíso and southern Corral (Figures S5 and S6). The density of advanced juveniles (age 2) showed the same temporal pattern as age 0 and age 1, but age 2 extended the distribution between Constitución to almost Corral (40°S). Conversely, the density of older adults (ages 7+) is low, patchier, and concentrated between Constitución and Corral (Figure S8).

Areas with a higher incidence of juveniles and older adults

A consistent and recurrent pattern of distribution of juveniles (Ages 0, 1, and 2) and older adults (ages 7+) shows the average spatial occurrence and density from 2012 to 2018 (Figure 2.4). Most areas with a higher incidence of juveniles ages 0 and 1 tend to be distributed between northern Coquimbo to Valparaíso, with some spots southward. Instead, the occurrence and density of age-2 specimens extend mainly from northern Coquimbo to Lebu (Figure 2.4). The higher occurrence of older adults (ages 7+) is between Valparaíso and Corral but with a patchy distribution in the density between Valparaíso and Lebu (Figure 2.4).

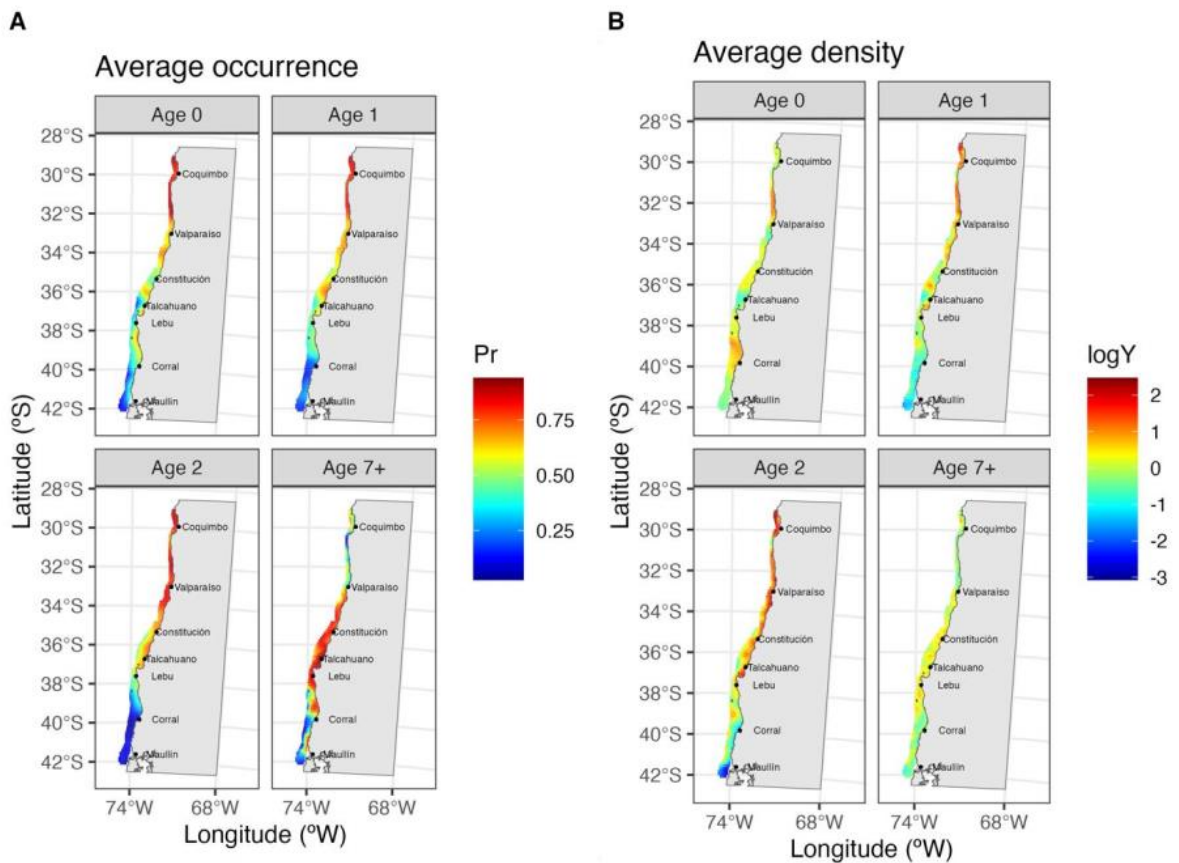


Figure 2. 4: A) The average occurrence (Pr), and B) average density ($\log Y = \log \text{NPUA}$) of juveniles (ages 0, 1, and 2) and older adults (ages 7+) of Chilean hake (1997- 2018).

The hotspot occurrence and density reveal the highest occurrence and density of juveniles recurrently between northern Coquimbo and northern Valparaíso (Figure 5). The hot spot of age-2 juveniles shows a higher distribution area, extending southward Valparaíso up to 34°S. Instead, the hot spot of older adults

(ages 7+) distributes between Constitución and southern Lebu (35°S-38°S) (Figure 5).

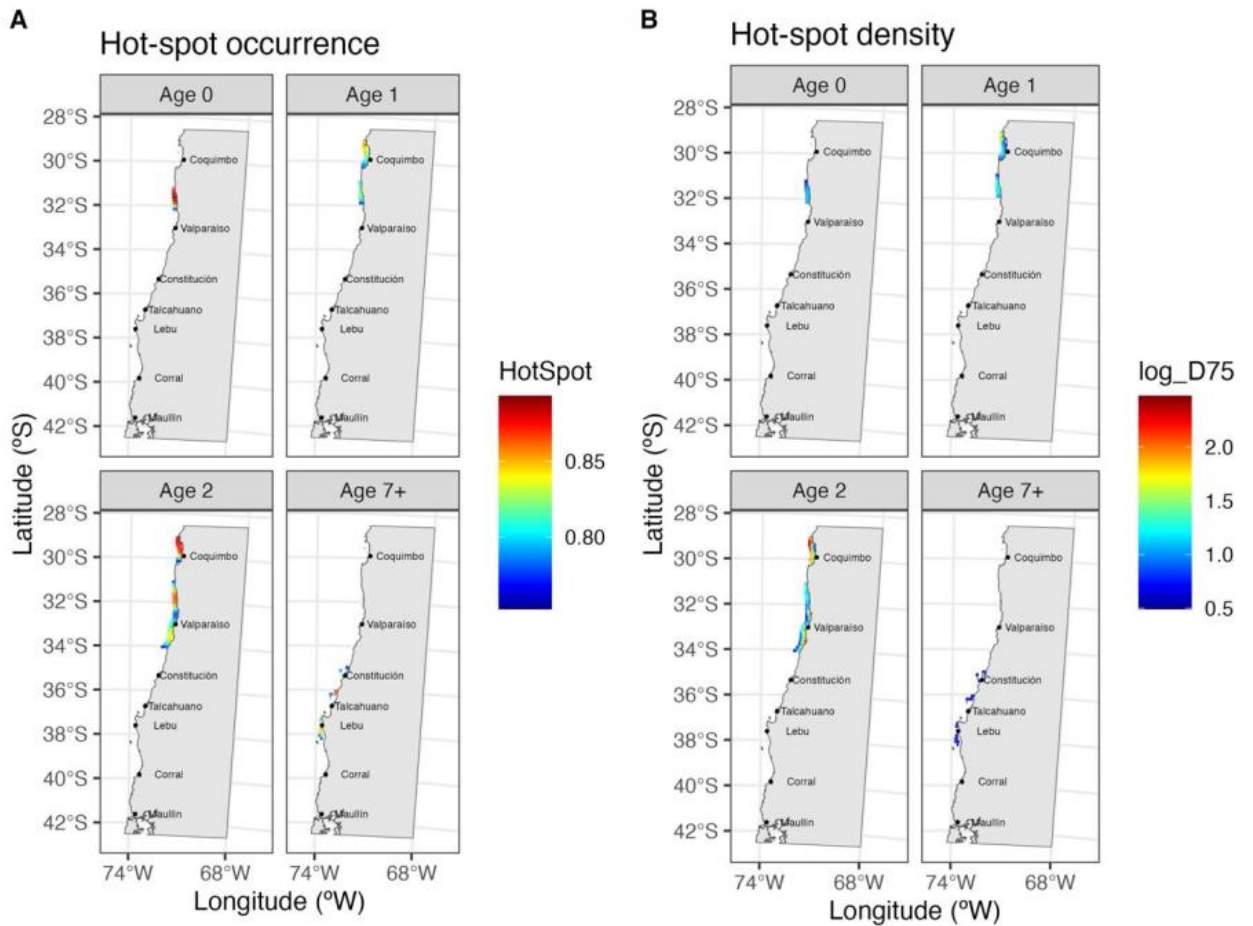


Figure 2. 5: A) The hot-spot occurrence (HotSpot at $Pr > 0.75$), and B) the higher average density NPUA (\log_D75) of juveniles (ages 0, 1, and 2) and older adults (ages 7+) of Chilean hake (1997-2018).

Discussion

This study aimed to determine the spatial organization of juvenile hake populations in the EBUS off Chile and to identify nurseries or conservation areas. Considering the spatiotemporal approach used here, high-quality spatiotemporal models are essential for effectively evaluating the spatiotemporal dynamics of juvenile distribution and identifying nursery areas (Paradinas *et al.*, 2015). At present, there are several spatiotemporal modeling tools, such as brms (Bürkner, 2017), VAST (Thorson, 2019), mgcv (Wood, 2019), sdmTMB (Anderson *et al.*, 2022), and INLA (Rue *et al.*, 2009), and accessible to R users. We utilized INLA by considering their flexibility in modeling hurdle models, having a broad family of discrete and continuous probability and link functions, several random effects structures, and model performance (Martínez-Minaya *et al.*, 2018). Although habitat factors could be crucial for spatiotemporal modeling, we only used bottom depth as one of the crucial factors for demersal species, particularly for those having ontogenetic migrations toward deeper waters like most hake (Bartolino *et al.*, 2008; Yepsen *et al.*, 2022). For example, according to San Martín *et al.*, (2011) and San Martín *et al.*, (2013), spatial location and temporal effects were more important than habitat covariables for Chilean hake. Indeed, most hydrographic variables correlate with bottom-depth effects, particularly in wind-driven upwelling ecosystems (Vaquer-Sunyer and Duarte, 2011; De La Maza and Farías, 2023; Muñoz *et al.*, 2023). In addition, habitat covariables could provide a helpful interpretation of historical events affecting the spatial distribution, such as ENOS

(Grover *et al.*, 2002; Phillips *et al.*, 2007; Muñoz *et al.*, 2023), but our objective here was looking for the endogenous spatiotemporal structure of juveniles rather than exogenous covariables impacting the juvenile distribution. A model incorporating habitat covariables could better predict distribution changes, particularly in changing climate scenarios. However, the endogenous spatiotemporal distribution model applied here is a good starting result.

When looking at the spatiotemporal results, we observed that hake juveniles and adults had a spatiotemporal structure consisting of a geostatistical spatial field and first-order autoregressive temporal effects (Martínez-Minaya *et al.*, 2018; Paradinas *et al.*, 2022). Similar results have been found for demersal species, particularly *Merluccius merluccius* by Martín *et al.*, (2019), Izquierdo *et al.*, (2021), and Paradinas *et al.*, (2022). The first-order autoregressive temporal effect contains a correlation for the spatial field and reflects how similar the subsequent spatial distribution is and the degree of persistence in the process.

Thus, according to the spatiotemporal model approach, the Chilean hake juveniles are distributed extensively along the coast, with an average range in occurrence of 554.5 and 792 km and spatially correlated densities within 125 and 232 km. Furthermore, the occurrence and density of older adults (ages 7+) had the lowest spatial range (191 and 34 km) and high temporal correlations. Thus, the spatial incidence of juveniles (< 2 years) is higher for fishing operations, either for industrial or small-scale fishers, but particularly for fishing grounds located

northward of Valparaíso for ages 0 and 1 and northern Talcahuano for age 2 fish. We found that juveniles' occurrence and densities were higher in shallower waters than older adults. Our results are consistent with the shallower distribution of juveniles reported by San Martín *et al.*, (2011) for lengths smaller than 34 cm. In addition, the higher temporal correlation in occurrence and density means that spatial distribution tends to persist yearly. Thus, more robust year classes could dominate spatially and temporally, facilitating the population expansion of hake in EBUS. Indeed, Yepsen *et al.*, (2022) found that the early ages of Chilean hake were positively correlated and negatively related to adult ages, suggesting that the declining abundance of adults could have determined the spatiotemporal expansion of juveniles.

According to Landaeta and Castro (2006), hake spawning occurs in the EBUS off Chile between Antofagasta (23°S) and Puerto Montt (42°S). However, Landaeta and Castro (2012) indicate that older adults (larger than 50 cm total length) concentrate on spawning schools over the continental shelf between 33° (Valparaíso) and 37°10'S (northern Lebu). According to ichthyoplankton surveys, these spawning areas have been recurrent since the early 1970s (Bernal *et al.*, 1997; Vargas and Castro, 2001; Landaeta and Castro, 2012). Nevertheless, in 1997–2004, there was a lower density of juveniles (ages 0 and 1). In that period, the hake juveniles tended to occur in northern areas (northern Coquimbo to Valparaíso), which seems to be an area protected from older adults that have potential cannibalism (Jurado-Molina *et al.*, 2006). Indeed, Jurado-Molina *et al.*,

(2006) found that the hake predation mortality (cannibalism) rate fluctuated between 0.17 and 1.52 year⁻¹ for age-0 (mean=0.78 year⁻¹) and between 0.03 and 0.78 year⁻¹ for age-1 (mean=0.28 year⁻¹). Thus, avoiding cannibalism could explain the separate areas of hot spots of juveniles (ages 1 and 2), recruits (age 2), and older adults.

On the other hand, it seems that hake has connectivity from the spawning in central-southern areas (Valparaíso to southern Lebu), where most adults distribute, to the nursery areas located northward of Valparaíso in the EBUS off Chile. Juveniles tend to occur in shallower waters, characterized by warmer and saltier surface waters (San Martín *et al.*, 2011). Furthermore, the connectivity between a central-south spawning area and a northward nursery area could be associated with the surface northward flow of the coastal Humboldt current through mesoscale processes of the wind-driven upwelling dynamics. Thus, it would be a coupled physical-biological process, but as hake grow, they migrate ontogenetically southward and into deeper waters where the continental shelf spreads westward off Talcahuano (37°S).

Instead, the southern areas between Corral and Maullín (40°-42°30'S) seem unfavorable for juveniles and hence for nursery areas. Canales *et al.*, (2023) analyzed hake's demographic traits using fishery-dependent and survey data. They found a latitudinal gradient in the average size, body mass, ovary mass, condition factor, and maturity. Thus, the southern area seems more favorable for

older hakes than juveniles and is probably associated with the availability of suitable benthic prey distributed on the continental shelf (Cubillos *et al.*, 2003, 2007). Conversely, the narrow continental shelf in the northern area (northern Coquimbo to Valparaíso) could be a pelagic refuge with suitable pelagic planktonic prey for juveniles, such as euphausiids and particularly *Euphausia mucronata* (Antezana, 2010).

Reducing fishing efforts on juveniles, especially in areas where they are vulnerable to non-selective fishing gear, is fundamental for the sustainability of fisheries in areas with a higher incidence of juveniles. In the last decade, several studies have focused on identifying areas of distribution of juvenile hake, especially in areas where juveniles are vulnerable to unselective fishing gear (Sion *et al.*, 2019; Malick *et al.*, 2020), some of which consider the juvenile distribution (Druon *et al.*, 2015; Jansen *et al.*, 2016). For instance, Davis *et al.*, (2017) discovered a relationship between Gulf Stream variability and the silver hake *Merluccius bilinearis* population. They found that the Gulf Stream, closely linked to changes in bottom temperature, significantly influences the distribution of silver hake. Druon *et al.*, (2015) indicate that for the age group 0 of European hake *Merluccius merluccius* the nursery areas would be characterized by being at the continental shelf break, in addition to a stability in temperature and bottom currents. Izquierdo *et al.*, (2021) evaluated different environmental variables that influence the distribution of individuals smaller than 21 cm and reported that

bathymetry was the most important variable, with recruits preferring the bathymetric range of 120 to 200 m depth, similar to the results here found.

The identified nursery areas in the northern part of the study area suggest that productive upwelling fronts at the shelf break could be important in nursery areas for Chilean hake. The area close to Coquimbo (~30°S) is characterized by enhanced upwelling due to a decrease in wind stress along the coast, which creates a zone of cyclonic (negative) wind stress in the coastal zone, lifting the isotherms. Two regions of maximum coastal wind stress are recognized, one centered at ~15°S off Peru and another close to ~30°S (Shaffer *et al.*, 1999; Thomas *et al.*, 2001; Hormazabal *et al.*, 2004). Along the Chilean coast, four zones are known to have a strong upwelling, probably due to their topography: Antofagasta (23°S), Coquimbo (30°S), Valparaíso (33°S) and Talcahuano (37°S). Three of these four zones coincide with our studies as locations with higher hake densities. For example, Coquimbo and Valparaíso are hotspots for ages 0, 1, and 2, while Talcahuano is favorable for adults.

Finally, we postulated that the areas identified here could be defined as nursery areas for juveniles (ages 0 and 1) between northern Coquimbo and Valparaíso, recruitment areas (age 2) extending to Constitución (34°S), and feeding areas for older adults between Constitución and southern Lebu (34°S-38°S). Indeed, there is probable connectivity between the spawning areas located off the central-southern and the northern nursery area and an ontogenetic path toward deeper

waters as hake grows. Thus, the identified nursery areas for hake in EBUS off Chile are essential for stock assessment and fisheries management.

Acknowledgements

DVY was funded by a scholarship from ANID-PFCHA/Doctorate National/2017-2117098 and the Universidad de Concepción, Programa de Doctorado en Ciencias con mención en Manejo de Recursos Acuáticos Renovables (MAREA). LAC was funded by COPAS COASTAL ANID FB210021, Universidad de Concepción, Chile. We thank the Instituto de Fomento Pesquero (IFOP) for providing the data. The authors thank Dr. Sergio Neira, Dr. Carlos Montenegro, Dr. Eduardo Hernández, and Dr. Hugo Arancibia for their comments and observations on the conceptualization of this research. This paper contributes to Research Line 4 (Sustainability of Fisheries and Conservation) of the COPAS-COASTAL Center and the Marine Conservation and Management research line of the MAREA Doctoral Program of the University of Concepcion.

CAPÍTULO III. INDICES DE ABUNDANCIA POR EDAD Y ÁREAS DE RIESGO DE CAPTURA DE JUVENILES DE MERLUZA COMÚN *Merluccius gayi* (Guichenot 1848) EN CHILE CENTRAL.

Artículo en preparación

Resumen

Índices de abundancia estandarizados, por grupos de edad, permiten mejorar el estatus de un recurso, resumir cambios espaciales demográficos mediante de centros de gravedad, e identificar áreas de riesgo de pesca de juveniles. Con el objetivo de estimar índices de abundancia por edad y determinar áreas de riesgo de captura incidental de juveniles de merluza común (*Merluccius gayi*), se utilizaron datos de captura en número por edad y área arrastrada, provenientes de cruceros de evaluación realizados entre 1997 y 2018 en Chile central. Para ello, se aplicaron modelos espaciotemporales bayesianos (sdmTMB), que permiten no solo estandarizar los índices de abundancia, sino también analizar desplazamientos latitudinales por edad mediante centros de gravedad (CG). Con el objeto de detectar zonas de riesgo de captura de juveniles, se utilizaron datos geolocalizados de lances de pesca de la flota que operó sobre merluza común en el periodo 2019-2023 en Chile central. Los índices de abundancia se estimaron por grupo de edad, desde la edad 0 a 7+ (grupo plus), observándose un incremento sostenido en las abundancias de las edades 0, 1, 2 y 3 a partir de 2004. Se detectaron desplazamientos latitudinales significativos en la distribución

espacial por edad, destacando el CG de la edad 0 que se desplazó cerca de 500 km hacia el sur entre 1997 y 2018, lo que aumenta el riesgo de captura de juveniles por la flota que opera en Chile central. A partir de mapas de puntos calientes (hotspots) de ocurrencia y densidad para las edades 0, 1, 2 y 7+, y el dominio espacial de las operaciones de la flota, se observó una alta superposición entre los hotspots de edades juveniles (0, 1 y 2) y las zonas de operación de la flota, particularmente entre los 33°S–34°S y 36°S–37°S, identificándose estas como áreas de alto riesgo de captura incidental de juveniles. Se concluye que los modelos espaciotemporales bayesianos (sdmTMB) constituyen una herramienta robusta y eficaz para generar índices estandarizados de abundancia por edad y analizar cambios espaciales en la población. En este contexto, disponer de índices de abundancia por edad estandarizados es clave para reducir la incertidumbre en los modelos de evaluación de stock estructurados por edad, mejorando el diagnóstico del estado del recurso y apoyando una gestión pesquera más precisa para minimizar riesgo de captura de juveniles.

Palabras clave: índices de abundancia estandarizados, centros de gravedad, crucero de pesca de arrastre, distribución de juveniles, áreas de riesgo, merluza común, sdmTMB, modelos espaciotemporales bayesianos.

Abstract

Standardized abundance indices by age groups allow for improving the status assessment of a resource, summarizing spatial demographic changes through centers of gravity, and identifying areas at risk of juvenile fishing. To estimate abundance indices by age and determine areas at risk of incidental capture of juvenile hake (*Merluccius gayi*), catch data by number, age, and trawled area were used from trawl surveys conducted between 1997 and 2018 in central Chile. For this purpose, Bayesian spatiotemporal models (sdmTMB) were applied, allowing for the standardization of abundance indices and analyzing latitudinal shifts by age through centers of gravity (CG). In order to detect areas at risk of juvenile capture, geolocated fishing set data from the fleet operating on common hake in the period 2019–2023 in central Chile were used. Abundance indices were estimated by age group, from age 0 to 7+ (plus group), showing a sustained increase in abundances of ages 0, 1, 2, and 3 starting in 2004. Significant latitudinal shifts in spatial distribution by age were detected, highlighting the CG of age 0, which moved nearly 500 km south between 1997 and 2018, increasing the risk of juvenile capture by the fleet operating in central Chile. Based on hotspot maps of occurrence and density for ages 0, 1, 2, and 7+, and the spatial domain of fleet operations, a high overlap was observed between the juvenile age hotspots (0, 1, and 2) and the fleet's operating areas, particularly between 33°S–34°S and 36°S–37°S, identifying these as high-risk areas for incidental juvenile capture. It is concluded that Bayesian spatiotemporal models (sdmTMB) are a

robust and effective tool for generating standardized abundance indices by age and analyzing spatial changes in the population. In this context, having standardized abundance indices by age is key to reducing uncertainty in age-structured stock assessment models, improving the diagnosis of the resource status, and supporting more precise fisheries management to minimize the risk of juvenile capture.

Keywords: standardized abundance indices, centers of gravity, trawl survey, juvenile distribution, risk areas, hake, sdmTMB, Bayesian spatiotemporal models.

Introducción

Contar con índices de abundancia por grupos de edad a partir de cruceros de evaluación de stock, y estandarizados con modelos espaciotemporales bayesianos, mejoran sustantivamente el estatus a través de los modelos de evaluación de stock integrados (Breivik *et al.*, 2024; Chen *et al.*, 2024). A su vez, al modelar la estructura correlacionada del campo espacial y temporal, permiten resumir cambios espaciales mediante centros de gravedad que no se basan en los datos sino en las realizaciones de los modelos espaciotemporales. Los índices de abundancia de los grupos de edad juveniles (edades 0, 1 y 2) pueden constituirse en índices de reclutamiento, cuyos desplazamientos latitudinales en el tiempo podrían permitir detectar cambios en las zonas de crianza o de reclutamiento, las cuales podrían aumentar el riesgo de captura, intensificando la

sobrepesca por crecimiento aun cuando las medidas de manejo impliquen poblaciones explotadas a niveles del rendimiento máximo sostenido (Caddy, 2009).

Diversos estudios se han enfocado en identificar áreas de distribución las merluzas (Sion *et al.*, 2019; Malick *et al.*, 2020), algunos de ellos con énfasis en la distribución de juveniles (Druon *et al.*, 2015; Jansen *et al.*, 2016; Davis *et al.*, 2017). Por ejemplo, Izquierdo *et al.* (2021) evaluaron variables ambientales que influyen en la distribución de individuos menores a 21 cm, y reportó que la profundidad de fondo fue la variable más importante con preferencias de los reclutas por el rango batimétrico de 120 a 200 m de profundidad, mientras que Yepsen *et al.* (2022) resaltan la importancia de los factores endógenos en la distribución espacial de los juveniles de merluza común al encontrar una relación negativa entre la abundancia de juveniles de edades 0 y 1 y adultos mayores (edad 7+).

Los modelos bayesianos espaciotemporales desempeñan un papel crucial en la mejora de la evaluación de poblaciones al proporcionar índices de abundancia específicos por edad y mejorar la precisión de las evaluaciones (Chen *et al.*, 2024). Los modelos espacio-temporales se están utilizando cada vez más para abordar diversas problemáticas (Maunder *et al.*, 2020; Ducharme-Barth *et al.*, 2022; Indivero *et al.*, 2023). Por ejemplo, Kristensen *et al.* (2014) utilizaron un modelo espaciotemporal para predecir áreas de riesgo de captura de juveniles,

las cuales definen como áreas en donde la biomasa de juveniles es superior al 15% de la biomasa de su especie de en el área determinada. Breivik *et al.* (2024) muestran que los modelos espaciotemporales incorporan eficazmente la incertidumbre de las observaciones, lo que permite estimaciones más realistas de los índices de abundancia. Al modelar conjuntamente la abundancia por talla y la edad por talla, estos modelos abordan las incertidumbres en la conversión de edad, lo cual es fundamental para evaluaciones precisas del stock (Breivik *et al.*, 2024). A su vez, Chen *et al.* (2024) encuentra que los estimadores basados en modelos producen índices de abundancia más precisos en comparación con los enfoques tradicionales basados en el diseño. Por lo general, los cruceros de evaluación producen estimados que estiman la biomasa, y es usual utilizar dichas estimaciones como datos independientes. En cambio, los modelos espaciotemporales permiten analizar varias hipótesis estructurales relacionadas con el campo espacial y temporal, lo que implican realizaciones no sólo correlacionadas en el espacio sino también en el tiempo. Modelos como INLA (Integrated Nested Laplace Approach) para R (Rue *et al.*, 2009), VAST (Thorson *et al.*, 2019) o modelos como sdmTMB (Anderson *et al.*, 2022) son superiores a los modelos GAM o GLM tradicionalmente utilizados y que asumen independencia entre factores temporales o espaciales (Maunder *et al.*, 2020; Paradinas *et al.*, 2017; Martínez-Minaya *et al.*, 2018). A parte de generar índices de abundancia estandarizados, los modelos espaciotemporales como sdmTMB permite estimar centros de gravedad (COG) y la inercia, que permiten resumir

cambios espaciales en un indicador simple (Thorson and Haltuch, 2019; Anderson *et al.*, 2022).

En Chile, la merluza común *Merluccius gayi* (Guichenot 1848) es una especie de importancia ecológica y comercial (Tascheri *et al.*, 1999), presentando una migración ontogenética, observándose un patrón en que los juveniles se presentan en aguas superficiales cerca de la costa (San Martín *et al.*, 2011), mientras que los individuos mayores se encuentran con mayor frecuencia en las aguas más profundas (200-300m). Yepsen y Cubillos (submitted) encontraron zonas de crianza de juveniles de edades 0 y 1, y de reclutamiento (edad 2), observándose que en el periodo 1997-2018, las zonas de crianza se localizan hacia el norte de Valparaíso en aguas superficiales más someras, mientras que la edad 2 se distribuye hacia el sur y a mayor profundidad. Este patrón de distribución promedio, podría cambiar interanualmente de tal manera que índices de abundancia por grupos de edad podría no sólo medir la cantidad sino también cómo se desplazan los centros de gravedad en el tiempo. Una abundancia alta de juveniles puede ser proxy de un reclutamiento favorable para renovar el stock explotable, pero podría aumentar el riesgo si dicha abundancia se distribuye en zonas de pesca recurrentes de la flota pesquera que opera en Chile central. En efecto, la juvenilización de las capturas de la merluza común es consecuencia de una sobrepesca intensa que se traduce en sobreexplotación, pero también en sobrepesca por crecimiento si a los juveniles se capturan antes que puedan aportar a las capturas con mayor peso promedio a edades más avanzadas.

En este contexto el presente capítulo tiene por objetivo: a) generar índices de abundancia independientes de la pesquería los cuales sirvan como proxy para estimar el estado del recurso, b) determinar los centros de gravedad de cada edad de merluza común, desde la edad 0 hasta la edad 7+, c) identificar potenciales áreas de alto riesgo de captura de juveniles por parte de la flota industrial de arrastre de fondo.

Metodología

Área de estudio y datos

El área de estudio corresponde a la distribución del stock de merluza común, el cual se ubica desde el norte de Coquimbo (29°S) hasta el sur de Chile (42°) (Figura 3.1). En esta área, el Instituto de Fomento Pesquero evalúa la biomasa total de merluza común a partir de datos acústicos y lances de pesca de identificación, desde donde se obtienen datos de frecuencia de tallas por lance para estimar la composición por edad, y muestreos biológico específicos para determinar relaciones longitud-peso, y otolitos para determinar la edad y generar claves talla-edad. Desde la bitácora de pesca, se obtienen datos operacionales que consideran la geolocalización inicial y final de cada lance de pesca, velocidad de arrastre, profundidad de arrastre, tiempo de arrastre. Estos datos operacionales permiten estimar el área arrastrada, lo que en conjunto con los datos de captura, peso promedio y claves talla-edad permiten estimar la captura en número por grupos de edad por área arrastrada (km), o número por unidad de

área que es un proxy de la densidad ($NPUA=n/km$). Los datos fueron preparados y documentados por Yepsen *et al.* (2022) (Capítulo 1), y cubren desde 1997 al 2018, y consisten en NPUA de merluza común y profundidad de fondo (m) por lance. Se utilizaron NPUA para los grupos de edad desde 0 al 7+. Este último grupo de edad representa peces adultos de 7 y mayores (grupo plus) para analizar los cambios espaciotemporales en abundancia.

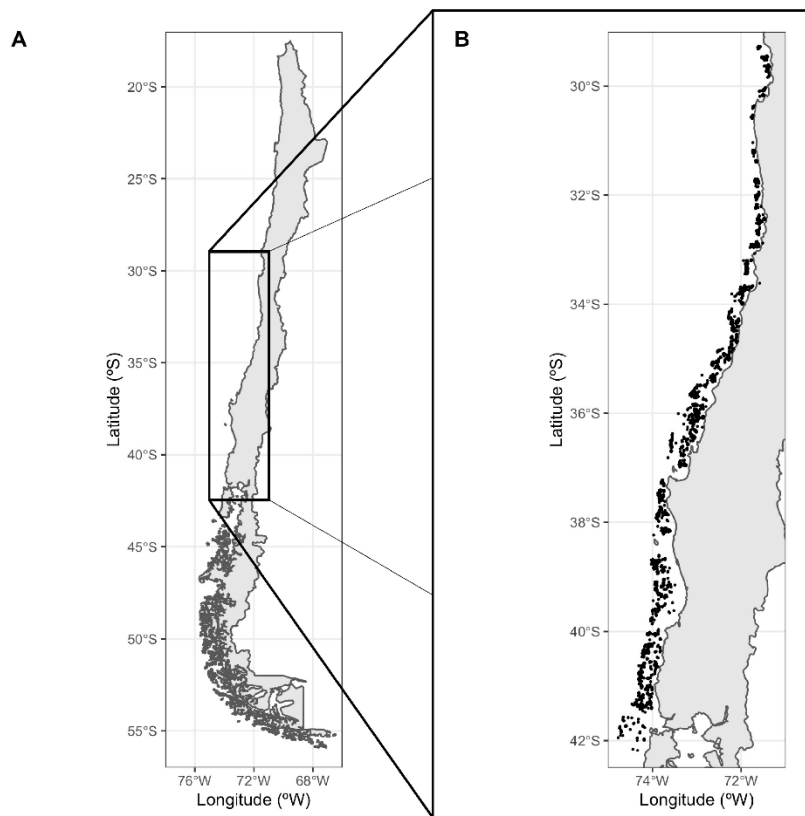


Figura 3. 1: Área de estudio; A) distribución del stock de merluza común; B) distribución de los lances de pesca obtenidos durante el crucero de evaluación directa de merluza entre los años 1997 y 2018.

Modelo espaciotemporal

Los lances con presencia de merluza se asignan como lances positivos, y etiquetados como éxito (=1) mientras que los lances sin capturas de merluza son negativos. Esto sigue una distribución Bernoulli para la presencia (=1) y ausencia (=0) de merluza en cada lance de pesca. A partir de estos datos biológicos, es factible estimar la composición por edad, peso y de lances de arrastre de fondo. La distribución de la NPUA en lances positivos se asume que sigue la distribución Gamma, razón por la cual la función de distribución de probabilidad para la totalidad de los datos considera un modelo Delta-Gamma o modelo Hurdle.

Se utilizó el paquete R *sdmTMB* (Anderson *et al.*, 2022), que integra cálculos de verosimilitud marginal de TMB (Kristensen *et al.*, 2015) y ecuaciones diferenciales parciales estocásticas (SPDE) de INLA (Lindgren *et al.*, 2011). Para construir una trama como un proxy del campo espaciotemporal. Se utilizaron modelos de efectos espaciotemporales aleatorios que demostraron un proceso progresivo para las edades 0, 1, 2 y 7+ en base a Yepsen *et al.* (submitted) (ver capítulo II de esta tesis).

Como se mencionó, la distribución espaciotemporal de la ocurrencia $Z_{s,t}$ en un lance de pesca sigue una distribución Bernoulli, i.e.,

$$Z_{s,t} \sim \text{Bernoulli}(\pi_{s,t})$$

donde $\pi_{s,t}$ es la probabilidad de ocurrencia para una especie en la localidad s_i y año t_j . La NPUA se asume sigue una distribución Gamma conditional a la ocurrencia, i.e.,

$$Y_{s,t} = \begin{cases} \text{Gamma}(\phi, \mu_{s,t}/\phi) & \text{if } Z_{s,t} = 1 \\ 0 & \text{if } Z_{s,t} = 0 \end{cases}$$

donde ϕ es el parámetro de forma y $\mu_{s,t}/\phi$ es la escala, con valor esperado $E(Y) = \mu$ y varianza $\text{Var}(Y) = \mu\phi^2$.

El predictor lineal utilizado para modelar efectos espaciotemporales para la ocurrencia y densidad fueron:

$$\text{logit}(\pi_{s,t}) = s(D) + \epsilon_{s,t}$$

$$\log(\mu_{s,t}) = s(D) + \epsilon_{s,t}$$

donde D es la profundidad de fondo y $\epsilon_{s,t}$ es el efecto aleatorio espaciotemporal. La profundidad de fondo fue modelada con un suavizador spline penalizado $s(D)$ (Bürkner, 2017), mientras que el componente espaciotemporal considera un campo aleatorio Gaussiano de Markov (GMRF), i.e.,

$$\epsilon_{s,t} \sim \text{MVN}(0, \Sigma_\epsilon)$$

donde Σ_ϵ es una matriz de covarianza. La continuidad del GMRF fue modelada utilizando el enfoque Stochastic Partial Differential Equations (SPDE) a través de una trama triangulada que permite representar discretamente el GMRF (Lindgren *et al.*, 2011). El efecto espaciotemporal del campo aleatorio considera una función de covarianza isotrópica Matérn con un parámetro que controla el rango

de la correlación espacial con la distancia y una estructura temporal correlacionada de primer orden o AR (1), tal que:

$$\delta_{t=1} \sim \text{MVN}(0, \Sigma_\epsilon)$$

$$\delta_{t>1} = \rho\delta_{t-1} + \sqrt{1 - \rho^2}\epsilon_t,$$

donde $\epsilon_t \sim \text{MVN}(0, \Sigma_\epsilon)$, ρ es la correlación temporal entre campos aleatorios espaciotemporales subsecuentes, y con límites $-1 < \rho < 1$. Además, el efecto espaciotemporal aleatorio considera una función de covarianza isotrópica Matérn con un parámetro que controla el rango de la correlación espacial con la distancia. La función de covarianza Matérn entre localidades espaciales s_j y s_k se define por

$$\Phi(s_j, s_k) = \tau^2 / \Gamma(\nu) 2^{\nu-1} (\kappa d_{jk})^\nu K_\nu(\kappa d_{jk})$$

donde τ^2 controla la varianza espacial, ν la fluidez, Γ es la función Gamma, $d_{j,k}$ representa la distancia entre las localidades s_j y s_k , K_ν es la función de Bessel modificada, y κ la tasa de decorrelación. Se asume que el parámetro $\nu = 1$ para utilizar el enfoque SPDE al GMFR (Lindgren *et al.*, 2011). En esta parametrización, τ y κ son hiperparámetros que permiten estimar la desviación estándar marginal por:

$$\sigma = 1 / \sqrt{4\pi \exp(2\log(\tau) + 2\log(\kappa))}$$

y rango de correlación por

$$r = \sqrt{8}/\kappa$$

El modelo espaciotemporal implementado en sdmTMB es equivalente a los modelos espaciotemporales utilizados por Yepsen y Cubillos (submitted) con INLA. Además, sdmTMB maximiza la probabilidad marginal del modelo integrando los efectos aleatorios con la aproximación de Laplace utilizando TMB (Kristensen *et al.*, 2016). La ventaja de sdmTMB es que provee funciones para obtener índices de biomasa a partir de la predicción del modelo en una grilla de predicción, como se detalla a continuación.

Índices de abundancia por edad

Para obtener índices de abundancia por edad, se generó una grilla espacial bidimensional para cubrir el rango de distribución espacial. En la predicción, se asume que el campo aleatorio Gaussiano de Markov en cada celda de la cuadrícula de predicción era igual al valor del campo aleatorio en el nodo más cercano. En consecuencia, la superficie a_j (km²) asociada al nodo j se calculó como el número de celdas de la grilla de predicción para cada especie asociado al nodo j multiplicado por la superficie de dichas celdas. A continuación, fue posible obtener un índice de abundancia en el área de distribución para cada año t por

$$\hat{I}_t = \sum_{j=1}^{n_j} a_j \hat{y}_{j,t}$$

donde a_j es la superficie de la celda, y $\hat{y}_{j,t}$ es el estimado del índice de abundancia en cada celda de la grilla es

$$\hat{y}_{j,t} = \exp(\hat{Y}_{j,t}) \times \exp(\hat{Z}_{j,t}) / (1 + \exp(\hat{Z}_{j,t}))$$

Los índices de abundancia por edad de merluza común consideran la integración de la grilla de predicción.

Centros de gravedad

A partir de las estimaciones de NPUA por edad en la grilla de predicción, se calcularon centros de gravedad y su inercia (varianza). Específicamente, el centro de gravedad (COG, por su sigla en inglés) fue calculado a partir de

$$COG_t = \frac{\sum y_{s,t} L_s}{\sum y_{s,t}},$$
 donde L_s es la coordenada (latitud o longitud), y es el estimado

de densidad en la ubicación s del año t .

Áreas de riesgo de captura de juveniles

Se utilizó datos geolocalizados de lances de pesca obtenidos a partir del programa de observadores científicos del Instituto de fomento Pesquero (IFOP), y que cubren la flota industrial de arrastre entre 2019 y 2023. Los datos geolocalizados fueron verificados y procesados considerando sólo los lances de que declararon como especie objetivo del viaje a la merluza común, o bien, que

la declararon como objetivo del lance. En cuanto a las áreas de pesca de la flota industrial de arrastre, se trabajó con el contorno de la operación pesquera acumulada de los años 2019 al 2023, con la función convex-hull que permite obtener un contorno (dominio) que cubren las zonas de pesca. Se aplicó la función convex-hull del paquete para R INLA (Rue *et al.*, 2009).

Finalmente, para identificar las áreas de riesgo de captura de juveniles por parte de la flota industrial de arrastre, utilizamos las áreas con altas ocurrencias y densidades de las edades 0, 1 y 2, definidas como hotspots recurrentes de juveniles y reclutas comunicadas por Yepsen y Cubillos (submitted). Las áreas de superposición espacial son per se áreas de riesgo de captura de juveniles. Se identificaron a) áreas que tienen una probabilidad mayor a 50% de ocurrencia de que en la captura aparezcan juveniles de las edades 0, 1 y 2; b) áreas de riesgo de captura de juveniles, las cuales corresponden al dominio de las zonas de pesca que se superponen a el área con alta densidad de juveniles. Las áreas con altas probabilidades de ocurrencia y altas abundancias en las cuales opera la flota de arrastre de fondo se identificaron como áreas de alto riesgo de captura de juveniles. Como contraste también se obtuvieron estas áreas para el grupo edad 7+.

Resultados

Índices de abundancia

Los índices de abundancia muestran una notable variación temporal entre edades. Los cambios de abundancia entre edades más cercanas tienden a ser más similares, y destacan tendencias opuestas entre las edades más juveniles (edades 0, 1, 2) y las edades 4, 5, 6 y 7+. A su vez, se observan diferencias en la magnitud de la abundancia de las edades 0, 1, 2 y 3, versus las edades 4, 5, 6 y 7+. Las edades juveniles 0 y 1 aumentaron en abundancia consistentemente desde el año 2004, y se mantuvieron altas y fluctuantes durante todo el periodo analizado (Figura 3.2). Mientras que la abundancia de las edades 2 y 3 se incrementan con tendencia al aumento desde el año 2004. Por el contrario, la abundancia de las edades 4, 5, 6 y 7+ disminuyeron a partir del año 2004 y no se recuperan posteriormente (Figura 3.2). Cabe mencionar que todas las edades (a excepción de la edad juvenil 1) presentaron una disminución en sus abundancias en el 2018 respecto de 2017.

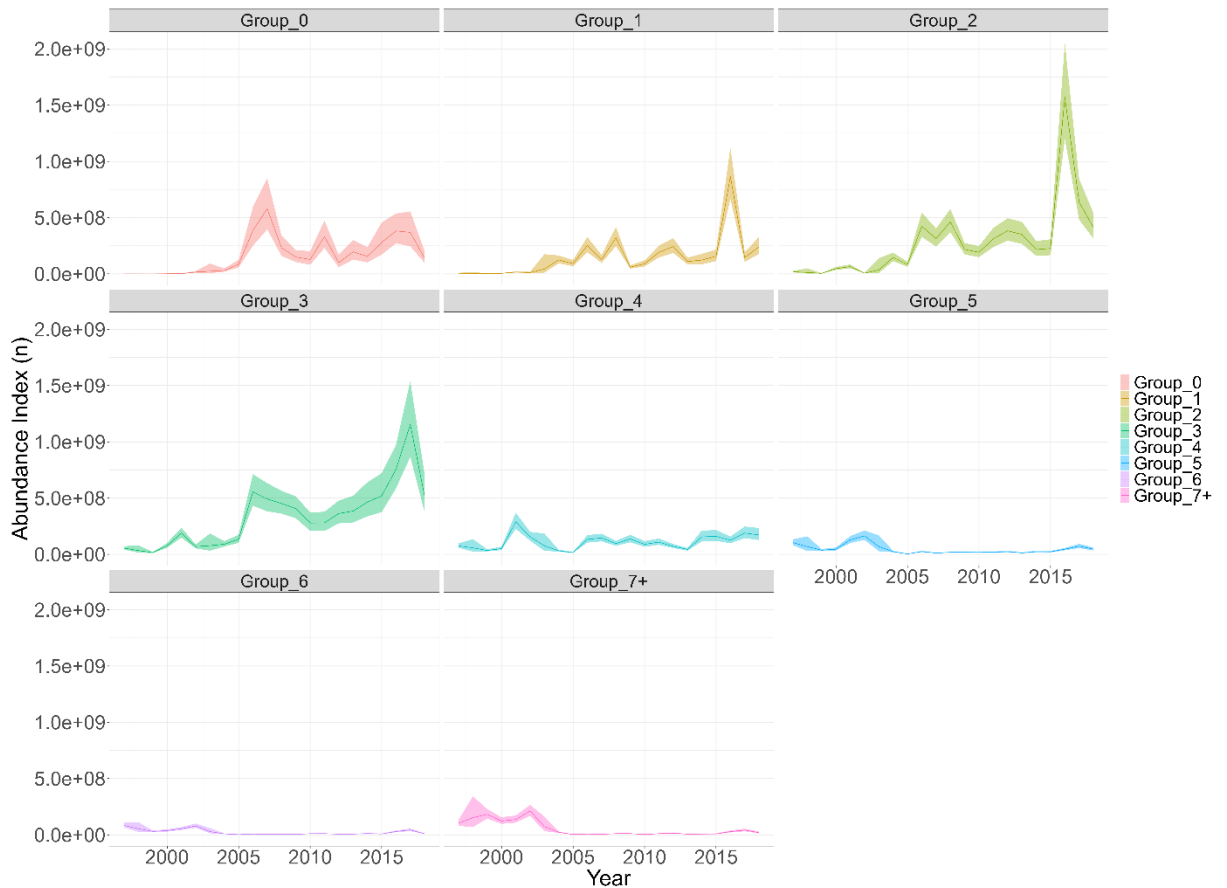


Figura 3. 2: Índices de abundancia por grupos de edad de merluza común entre 1997 y 2018.

Centros de gravedad

Se observan diferencias entre los centros de gravedad por grupos de edad (Figura 3.3). Entre los años 1997 al 2001 el centro de gravedad de juveniles de edad 0 se encontraba más al norte que el resto de las edades. Sin embargo, a partir del año 2001, el centro de gravedad del grupo de edad 0 se desplazó 500

km hacia el sur. En cuanto a los juveniles de 1 año de edad, el centro de gravedad presenta variaciones latitudinales y temporales, concentrándose en los últimos dos años al norte de los centros de gravedad del resto de las edades (Figura 3.3). Respecto a los juveniles de edad 2, este grupo presenta variaciones en la distribución del centro de gravedad de hasta 400 km en el periodo de estudio. Por otra parte, las mayores edades evaluadas (edad 6 y 7+) presentaron distribuciones centradas en el sur y con leves variaciones entre los años (Figura 3.3)

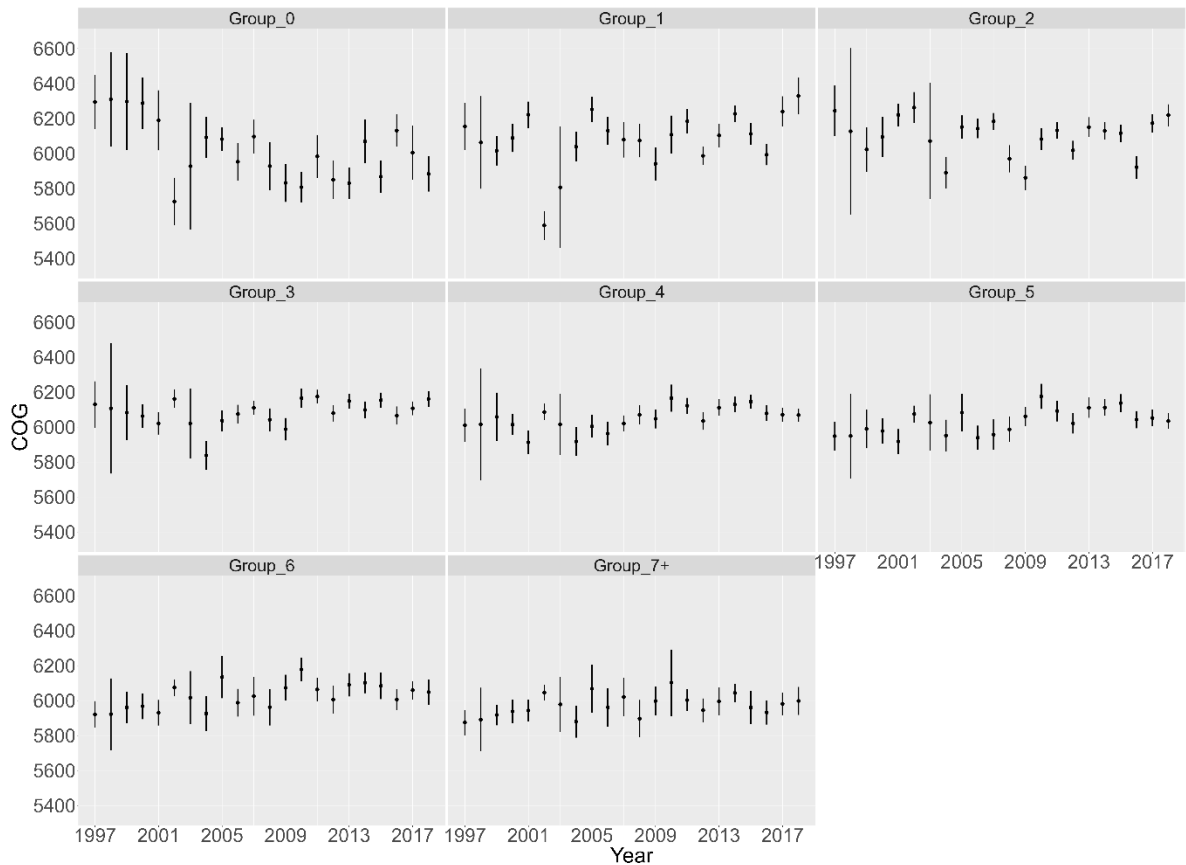


Figura 3. 3: Estimaciones del centro de gravedad (COG, por su sigla en inglés) por grupos de edad de la merluza común. Los puntos corresponden al centro de gravedad y las líneas a los intervalos de confianza de la coordenada Norte (km) entre los años 1997 y 2018.

Áreas de riesgo de captura de juveniles

Los resultados indican que la operación de la flota de arrastre se superpone con un área significativa de los hotspots de ocurrencia de juveniles de merluza común identificados por Yepsen y Cubillos (submitted). La sobreposición ocurre

específicamente entre 33°S-34°S (entre el Sur de Valparaíso y Topocalma) en que la operación de la flota se sobrepone con los hotspots de las edades 1 y 2. Por otra parte, entre 36°S y 37°S (entre el sur de Constitución y el norte de Dichato) la operación de la flota se sobrepone a hotspots de las edades 0, 1 y 2 de merluza común (Figura 3.4).

Los ejemplares del grupo edad 7+ tienen mayor probabilidad de aparecer en las capturas al sur de los 34°S, aunque existen áreas en donde opera la flota industrial, en que la probabilidad de encuentro de este grupo plus es baja (menores al 50%) (Figura 3.4).

Hot-spot occurrence

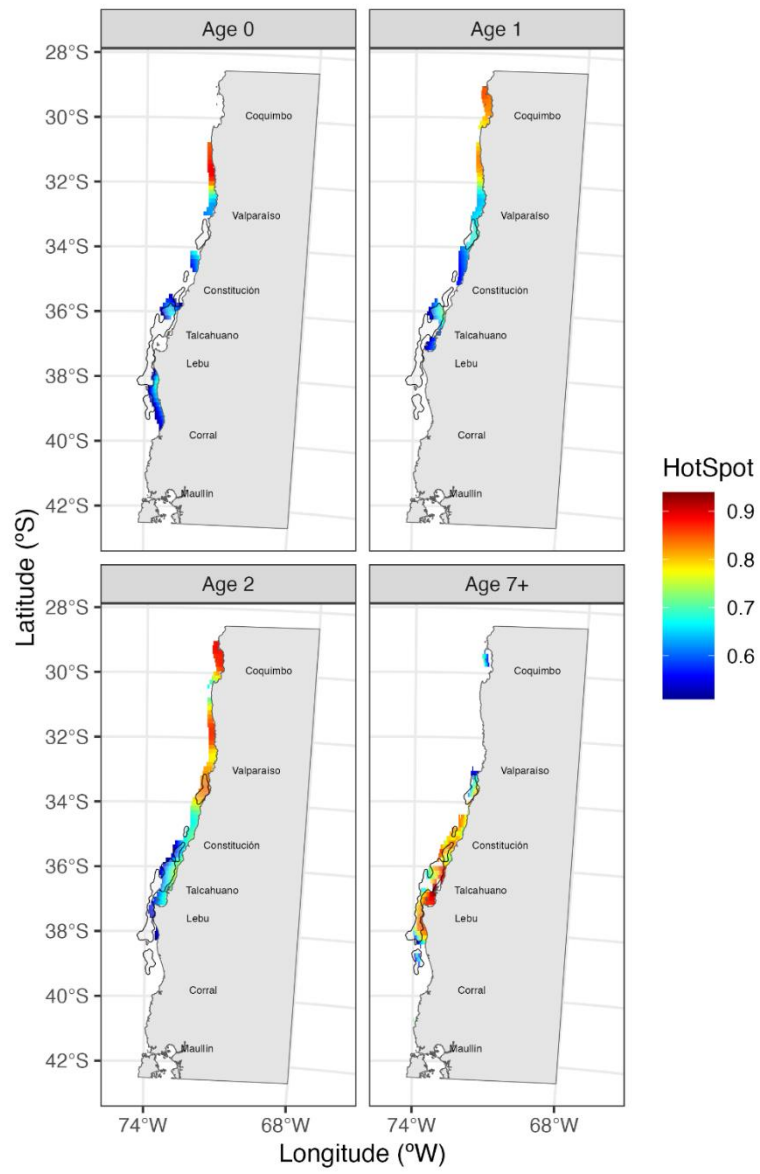


Figura 3. 4: Estimación de áreas con una probabilidad mayor al 50% de ocurrencia de las edades 0, 1, 2 y 7+. Los contornos en negro corresponden a las zonas con operaciones de pesca de merluza común entre los años 2019-2023.

Los resultados muestran que los hotspots de ocurrencia y densidad son los mismos (Fig. 3.4 y 3.5). Esto confirma que entre los 33°S-34°S hay un alto riesgo de captura de juveniles de las edades 1 y 2, debido a las altas probabilidades de ocurrencia y altas NPUA (densidades). Así mismo, entre los 36°S-37°S existe un alto riesgo de captura de juveniles de las edades 0, 1 y 2 en la zona de operación de la flota industrial de arrastre entre el sur de Constitución y el norte de Dichato (Figura 3.5), aunque esta área de alto riesgo se extiende para la edad 2 hasta Lebú. Por otra parte, existiría una zona entre los 29°S-30°S con presencia de juveniles y adultos que no se encuentra vulnerable a la flota industrial de arrastre (Figura 3.5).

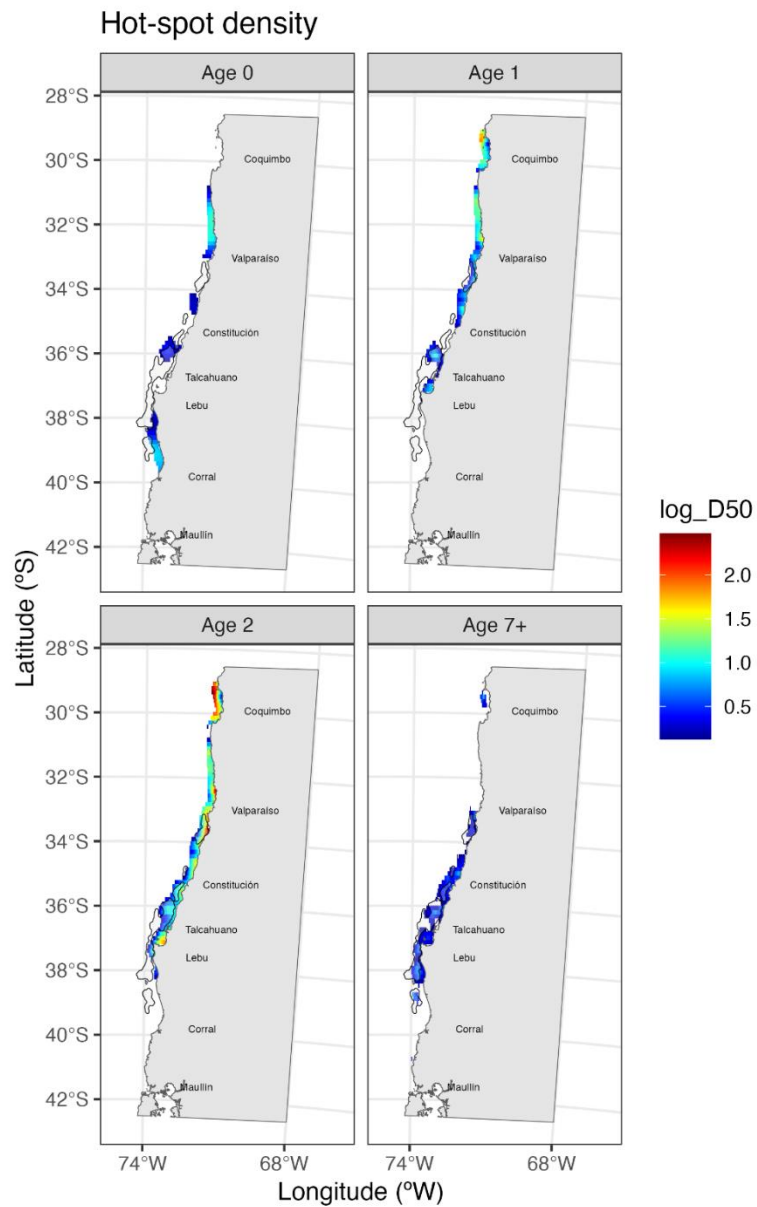


Figura 3. 5: Estimación de áreas en donde el número de individuos de las edades 0, 1, 2 y 7+, es superior al 50% de la composición de las edades de merluza común. Los contornos en negro corresponden a las zonas con operaciones de pesca de merluza entre los años 2019-2023.

Discusión

Los cambios en abundancia por edad muestran aumentos en abundancia de las edades 0 a 3, así como también disminuciones importantes en la abundancia de las edades 4 a 7+. Los índices de abundancia por grupos de edad indican la importancia de las edades 2 y 3 con la mayor abundancia en la estructura demográfica del stock de merluza común. Diversos estudios han demostrado que la selectividad pesquera es un factor importante en la estructura de edad de las poblaciones de peces (Brunel and Piet, 2013; Vasilakopoulos *et al.*, 2020). Esto podría explicar la menor abundancia de los grupos de edad 0 y 1, respecto del grupo de edad 2. No obstante, la menor abundancia de los grupos de edad 4 y mayores se debe a los efectos de la mortalidad total influenciada por la mortalidad por pesca y probables efectos de truncamiento de la edad (Barnett *et al.*, 2017) y la juvenilización de la estructura de edades en las capturas. En efecto, la proporción de peces mayores a 37 cm de longitud total en las capturas de la flota industrial fue cercana al 30% entre 2004 y 2020 (Gálvez *et al.*, 2021).

Los centros de gravedad por grupos de edad muestran algunas diferencias entre la fracción de las edades más jóvenes (0 a 3) respecto de las edades más viejas que la edad 4. Los centros de gravedad del grupo de edades más viejas se distribuyen más al sur que las edades más jóvenes probablemente debido al desplazamiento hacia aguas más profundas y la mayor extensión longitudinal de

la plataforma continental frente a Chile central entre los 36 y 37°S, además de un hábitat más adecuado (Yepsen *et al.*, 2022; San Martín *et al.*, 2013).

La flota que orienta su esfuerzo de pesca a la merluza común presenta un riesgo alto de vulnerar juveniles de edad 1 y 2, dada la sobreposición espacial con hotspots de dichas edades, tanto en ocurrencia como densidad. Estas áreas de sobreposición representan áreas con alto riesgo de captura de juveniles, las cuales pueden ser utilizadas para proporcionar apoyo científico para que los administradores de los recursos pesqueros implementen medidas en pro de la sustentabilidad de la merluza común y evaluar las consecuencias de los planes de gestión espacial. Asimismo, es factible que dichas zonas se intensifiquen ante cambios latitudinales de la abundancia de la edades 0, cuyo centro de gravedad se desplazó cerca de 500 km hacia el sur en el tiempo.

En un contexto de cambio climático, no se observan tendencias de desplazamientos masivos hacia el sur por edad. Esto, probablemente debido a que mientras la merluza se desarrolla se desplaza hacia aguas más profundas, donde la extensión de la plataforma continental con la latitud podría ayudar a evitar el desplazamiento hacia los polos. En efecto, aunque las hipótesis más aceptadas de probables efectos del cambio climático indican por lo general desplazamientos del rango geográfico hacia los polos (Lenoir *et al.*, 2020; Nye *et al.*, 2009), tal vez los efectos asociados a las aguas más superficiales se verifiquen más en la fracción juvenil de edad 0 y 1 que en las edades más viejas

de merluza común. Estas consideraciones pueden ser importantes en un contexto de cambio climático donde los cambios en la distribución que puedan experimentar las especies pueden afectar al desempeño de las operaciones de pesca (Karp *et al.*, 2025).

La manera más convencional de resguardar a los juveniles de la pesca se logra a través de la regulación de la selectividad de las redes con que opera la flota comercial (Bahamon *et al.*, 2024; Brinkhof *et al.*, 2022); o bien, con restricciones espaciales o de ciertas profundidades. Los juveniles de merluza común tienden a concentrarse en abundancia en profundidades más someras (< 200 m), mientras que los adultos se concentran por sobre los 200 m de profundidad (Yepsen and Cubillos, submitted). Estos resultados son similares a los reportados por Sala-Coromina *et al.* (2021) para la merluza europea quienes mostraron que la distribución de los juveniles se limitó a la plataforma continental (hasta 150 m) mientras que el rango de distribución batimétrica de los adultos fue más amplio, observándose las biomazas más altas en las áreas de talud (300-500 m).

Es importante tomar medidas que eviten la captura de juveniles, considerando que, durante el año 2023 la flota industrial con potencia de motor superior a los 1.000 HP operó entre los 182 m y 368 m de profundidad, mientras que la flota con potencia de motor menor a los 1.000 HP operó entre los 73 m y los 190 m de profundidad con presencia de juveniles desde los 10 cm (edad 0) en la captura (Gálvez *et al.*, 2024).

Complementario a la identificación de áreas de riesgo de captura de juveniles, los índices de abundancia, centros de gravedad y zonas con mayor ocurrencia y densidad (hotspots) estimados con modelos espaciotemporales bayesianos, se constituyen en indicadores estandarizados que permiten comparar no sólo los cambios en la distribución espacial, sino también los cambios demográficos y su evolución temporal a partir de la información obtenida en los cruceros de evaluaciones directa que cubren el área de distribución. Probablemente no se puedan obtener estos indicadores a partir de datos operacionales dependientes de la pesquería, ya que los datos de CPUE por lo general son desbalanceados en la extensión de la distribución espacial del stock.

De esta manera, los modelos espaciotemporales aplicados a datos independientes a la pesquería permiten generar índices razonables de abundancia, incluso en escenarios extremos de eliminación de varios estratos (Yalcin *et al.*, 2023). Una ventaja del enfoque basado en modelos es que tiene un marco teórico incorporado sobre cómo inferir la abundancia en áreas faltantes y aprovecha todos los datos al hacerlo (Breivik *et al.*, 2021). Más allá de este enfoque, el presente estudio sugiere varias otras direcciones futuras a considerar, tales como, utilizar estos nuevos índices de abundancia en modelos de evaluación de stock, y predecir la abundancia de las edades adultas con al menos un año de anticipación, entre otros.

DISCUSION GENERAL

Los resultados de esta tesis proporciona nuevos antecedentes acerca de la distribución espacio-temporal de la merluza común con énfasis en la distribución de los juveniles, relaciones endógenas, áreas de crianza y reclutamiento, así como índices de abundancia e identificación de áreas de riesgo de captura de juveniles. Esto permite aportar con un enfoque diferente a la gestión de la pesquería de merluza con el fin de proteger a los juveniles de la sobrepesca por crecimiento y resguardar la sustentabilidad del recurso.

El objetivo general de esta tesis doctoral fue determinar la distribución espaciotemporal de las fracciones adulta y juvenil de merluza común en la zona centro-sur de Chile. Para esto se analizó la relación entre la distribución espacial de las edades juveniles de merluza, enfatizando en las relaciones endógenas entre juveniles y adultos al evaluar las correlaciones entre las edades 0 y 7+, además de otras variables, como profundidad, latitud y longitud (Capítulo I). Aplicamos modelos espaciotemporales jerárquicos bayesianos para determinar áreas de crianza de juveniles, las cuales tenían altas probabilidades de ocurrencia y altas abundancias, esto como un primer acercamiento a la identificación de áreas de riesgo de captura de juveniles (Capítulo II). Asimismo, se obtuvieron índices de abundancia y centros de gravedad por grupos de edad, que permiten identificar patrones latitudinales, y se identificaron áreas de riesgo

de captura de juveniles utilizando información sobre las áreas de operaciones de pesca de la flota industrial de arrastre (Capítulo III).

Las hipótesis planteadas en este estudio sostienen que adultos y juveniles de merluza común presentan una distribución diferenciada y que existen áreas con alto riesgo de captura de juveniles. Los resultados apoyan las hipótesis planteadas, donde la distribución de los juveniles se explica por una combinación de factores endógenos, y la heterogeneidad del hábitat, tales como la latitud y la profundidad del fondo. Los modelos GAM explicaron la distribución de la edad 0 (75,9% de la desviación explicada) en presencia de la abundancia del grupo edad 1 y efectos negativos del grupo edad 7+, mientras que el mejor modelo para la edad 1 (95,3% de la desviación explicada) incluyó la abundancia del grupo edad 2 y 7+ (Capítulo I). Para los grupos de edad 0 y 1, los factores exógenos no estarían limitando su distribución, excepto la profundidad del fondo y la configuración espacial de la costa, en términos de extensión y reducción en la plataforma continental a lo largo de Chile. La merluza parece tolerar diferentes condiciones ambientales debido a la amplia gama de hábitats que ocupa, desde bentónicos hasta pelágicos, pasando por migraciones diurnas (Gatica *et al.*, 2015; Ponce *et al.*, 2021; San Martín *et al.*, 2013). En efecto, los factores temporales y espaciales fueron más importantes que las variables físicas para explicar la presencia de merluza juvenil desde el año 2004 (San Martín *et al.*, 2011). San Martín *et al.*, (2011) encontró que el mejor modelo solo explicó el 40,7% de la distribución, y sugieren que los factores endógenos podrían ser más

importantes a la hora de determinar los cambios temporales y espaciales en la proporción de juveniles de merluza, lo cual es concordante con nuestros resultados.

Las merluzas de edad 0 y 1 podrían buscar refugio en hábitats neríticos, lo que les permitiría aumentar la supervivencia al disminuir el riesgo de depredación (Link *et al.*, 2012), particularmente la depredación de merluza por sus conespecíficos ictiófagos (Barros *et al.*, 2024; Jurado-Molina *et al.*, 2006). En este sentido, la relación negativa entre la abundancia de juveniles en edades 0 y 1 y el grupo plus 7+, muestra la presión potencial que el canibalismo podría ejercer sobre las edades juveniles (Cubillos *et al.*, 2007; Ohlberger *et al.*, 2014).

La aplicación de modelos espaciotemporales para las edades 0, 1, 2 y 7+, nos permitió identificar hotspots en la distribución de estas edades (Capítulo II). En primera instancia se encontró una correlación espacial para la ocurrencia y densidad de estas edades, en donde, el rango de ocurrencia fue superior a los 500 km para las edades 0, 1 y 2, y menor a los 200 km para la edad 7+, mientras que para la densidad este rango fue menor en todas las edades. Por otra parte, la correlación temporal fluctuó entre el 0,89 y 0,98 para la ocurrencia y entre 0,72 y 0,95 para la densidad. Esto indica que la distribución espacial tiende a persistir anualmente, por lo tanto, clases anuales más robustas podrían dominar espacial y temporalmente, facilitando la expansión de algunas edades específicas. En efecto, Yepsen *et al.* (2022) encontraron que las edades tempranas de la merluza

común estaban correlacionadas positivamente y negativamente relacionadas con las edades adultas, lo que sugiere que la disminución de la abundancia de adultos podría haber determinado la expansión espaciotemporal de los juveniles.

Los resultados espaciotemporales de juveniles y adultos presentaron una estructura espaciotemporal consistente en un campo espacial geoestadístico y efectos temporales autorregresivos de primer orden (Martínez-Minaya *et al.*, 2018; Paradinas *et al.*, 2022). Resultados similares han sido encontrados para especies demersales, particularmente *Merluccius merluccius* por Martín *et al.*, (2019), Izquierdo *et al.*, (2021), y Paradinas *et al.*, (2022). El efecto temporal autorregresivo de primer orden contiene una correlación para el campo espacial y refleja cómo de similar es la distribución espacial posterior y el grado de persistencia en el proceso.

La profundidad ha mostrado jugar un rol importante en la distribución de las edades de merluza común. La ocurrencia y abundancia de juveniles de las edades 0 y 1 mostraron un punto máximo similar en ocurrencia y densidad, cerca de los 150 m de profundidad y después de una tendencia continua decreciente con la profundidad del fondo. La ocurrencia y densidad de reclutas de 2 años alcanza su valor máximo a los 200 m y disminuye por debajo de los 300 m de profundidad (Capítulo II). En cambio, el grupo edad 7+ mostró una distribución más profunda en la ocurrencia, pero una baja densidad por debajo de los 300 m. Esta preferencia de las edades juveniles por aguas someras, es similar a lo

reportado por (Bartolino *et al.*, 2008) en juveniles de merluza europea, los cuales se distribuyeron en profundidades entre los 170-220 m. De modo similar, (Strømme *et al.*, 2016) investigaron el ciclo de vida de la merluza del cabo evidenciando una migración ontogenética hacia mayores profundidades a medida que la merluza crecía en tamaño.

Según Landaeta y Castro (2006), el desove de la merluza ocurre frente a Chile entre los 23°S y los 42°S (Antofagasta y Puerto Montt, respectivamente). Estudios de ictioplancton indican que estas zonas de desove han sido recurrentes desde principios de la década de 1970 (Bernal *et al.*, 1997; Vargas and Castro, 2001; Landaeta and Castro, 2012). No obstante, en esta investigación se encontró que durante el periodo 1997-2004 hubo una menor densidad de juveniles (edades 0 y 1). En ese período, los juveniles de merluza tendieron a ocurrir en áreas del norte (norte de Coquimbo a Valparaíso), que parece ser un área protegida de los adultos mayores que tienen potencial canibalismo (Jurado-Molina *et al.*, 2006). De hecho, Jurado-Molina *et al.*, (2006) encontraron que la tasa de mortalidad por depredación (canibalismo) de la merluza común entre los años 1992 y 2003, fluctuó entre 0,17 y 1,52 para la edad 0 (media=0,78) y entre 0,03 y 0,78 para la edad 1 (media=0,28). De esta manera, evitar el canibalismo podría explicar las zonas separadas de hotspots de juveniles (edades 0 y 1), reclutas (edad 2) y adultos mayores (edades 7+).

Se encontraron diferencias en la distribución de los hotspots en de las edades 0, 1, 2 y 7+, con una concentración hacia el norte de los 34°S para las edades 0, 1 y 2, y hacia el sur de los 34°S para la edad 7+ (Capítulo II). La zona sur parece más favorable para merluzas mayores, probablemente asociada con la disponibilidad de presas bentónicas distribuidas en la plataforma continental (Cubillos *et al.*, 2003, 2007). En cambio, para las edades 0, 1 y 2 la plataforma continental angosta en la zona norte (29°1'S-34°S) podría ser un refugio pelágico con presas disponibles para los juveniles, como eufáusidos (Antezana, 2010). Estos hotspots para las edades 0 y 1, ubicados entre los 29°1'S y los 33°S (norte de Coquimbo y Valparaíso), podrían definirse como áreas de crianza para juveniles y áreas de reclutamiento para la edad 2 que se extienden hasta los 34°S (Constitución). Mientras que entre los 34°S-38°S (Constitución y el sur de Lebu) serían áreas de alimentación para adultos del grupo plus (edad 7+). La merluza tendría conectividad desde el desove en las zonas centro-sur (33°S-38°S), donde se distribuyen la mayoría de los adultos, hasta las zonas de crianza situadas entre los 29°1'S y los 33°S (norte de Valparaíso). Además, la conectividad entre una zona de desove centro-sur y una zona de cría hacia el norte podría estar asociada con el flujo superficial hacia el norte de la corriente costera de Humboldt a través de procesos de mesoescala de la dinámica de surgencia impulsada por el viento (Thiel *et al.*, 2007). Así, se trataría de un proceso físico-biológico acoplado, pero a medida que la merluza crece, migra ontogenéticamente hacia el sur y hacia

aguas más profundas donde la plataforma continental se extiende hacia el oeste frente a Talcahuano (37°S).

En la última década, varios estudios se han centrado en identificar áreas de distribución de juveniles de merluza, especialmente en áreas donde los juveniles son vulnerables a artes de pesca no selectivas (Sion *et al.*, 2019; Malick *et al.*, 2020b). Izquierdo *et al.*, (2021) definieron las zonas de crianza de merluza europea como zonas de alta agregación de reclutas que persisten a lo largo del tiempo, las cuales fueron distintas a las reportadas anteriormente (Sanchez and Gill, 2000). En este estudio es primera vez que se trabaja con la distribución espacial de cada edad juvenil, a diferencia de investigaciones previas en donde se utilizaba como criterio para definir como juveniles a los ejemplares con una longitud <37 cm (San Martin *et al.*, 2011). Este supuesto enmascara los procesos que ocurren en las diferentes edades considerando que esa longitud utilizada (<37 cm), se integrarían a los análisis ejemplares de las edades 0, 1, 2, 3 y 4, es decir, juveniles, prereclutas y reclutas. Los resultados del presente estudio proporcionan información importante sobre las zonas de crianza de la merluza común a lo largo del tiempo, demostrando su estabilidad a pesar de posibles cambios en las variables externas.

Al complementar los resultados encontrados de la distribución de las edades 0, 1, 2 y 7+ con información de la flota industrial de arrastre, se identificaron áreas de riesgo de captura de juveniles por parte de esta flota. Estas áreas de alto

riesgo de captura de juveniles de las edades 0, 1 y 2 se encuentran en la zona de operación de la flota industrial de arrastre entre los 36°S-37°S, correspondientes al sur de Constitución y el norte de Dichato (Figura 3.5), aunque esta área de alto riesgo se extiende hasta los 38°S (Lebú) para la edad 2. También existe un alto riesgo de captura de las edades 1 y 2 en el área de operación de la flota comprendida entre los 33°S-34°S. Una manera de resguardar a los juveniles es mediante la selectividad de las redes con que opera la flota comercial (Vasilakopoulos *et al.*, 2016), o bien tener restricciones en las profundidades en que va a operar la flota.

Los resultados del presente estudio muestran que las estructuras y dinámicas espaciales de las edades de merluza común son dimensiones ecológicas fundamentales que actualmente no se tienen en cuenta en la evaluación del recurso ni tampoco en su gestión. En consecuencia, es recomendable que, el asesoramiento y la gestión de las pesquerías tengan en cuenta los aspectos presentados de la distribución de la merluza común en Chile y la importancia de proteger a los juveniles para la sustentabilidad del recurso.

CONCLUSIONES

Esta tesis analizó la distribución espaciotemporal de la merluza común, con énfasis en los juveniles, identificando áreas de alto riesgo de captura de juveniles.

A partir de los resultados obtenidos se puede concluir lo siguiente:

1. Los factores endógenos, la profundidad del fondo y la posición geográfica juegan un rol importante en la distribución de juveniles de merluza común.
2. Las edades juveniles de merluza común se correlacionan de manera positiva entre ellas, pero de manera negativa con las edades mayores (7+).
3. La distribución espacial tiende a persistir anualmente, facilitando la expansión de algunas edades específicas.
4. La máxima ocurrencia y abundancia de juveniles de las edades 0 y 1 se encuentra cerca de los 150 m de profundidad, para la edad de 2 años esta se ubica a los 200 m, mientras que para el grupo edad 7+ la distribución es más profunda por debajo de los 300 m.
5. Entre el norte de Coquimbo y Valparaíso se encuentran áreas de crianza para los juveniles (edades 0 y 1) y entre el norte de Coquimbo y Constitución se encuentra el área de reclutamiento para la edad 2.
6. Las áreas de crianza identificadas para la merluza frente a Chile son esenciales para la evaluación de stock y la gestión pesquera.

7. Las áreas de alto riesgo de captura de juveniles de las edades 0, 1 y 2 se encuentran en la zona de operación de la flota industrial de arrastre entre el sur de Constitución y el norte de Dichato, y entre el Sur de Valparaíso y Topocalma hay alto riesgo de captura de las edades 1 y 2.
8. La aplicación de los resultados obtenidos en esta tesis doctoral puede contribuir a mantener la sustentabilidad de la pesquería de merluza común.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguayo-Hernández, M. 1995. Biology and fisheries of Chilean hakes (*M. gayi* and *M. australis*). In Hake: Biology, fisheries and markets, pp. 305–337. Ed. by J. Alheit and T. J. Pitcher. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Alarcón-Muñoz, R., Cubillos, L., and Gatica, C. 2008. Jumbo squid (*Dosidicus gigas*) biomass off central Chile: Effects on Chilean hake (*Merluccius gayi*). California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports, 49: 157–166.
- Anderson, S. C., Ward, E. J., English, P. A., Barnett, L. A. K., and Thorson, J. T. 2022, March 27. sdmTMB: An R Package for Fast, Flexible, and User-Friendly Generalized Linear Mixed Effects Models with Spatial and Spatiotemporal Random Fields. <http://biorxiv.org/lookup/doi/10.1101/2022.03.24.485545>
- Antezana, T. 2010. *Euphausia mucronata*: A keystone herbivore and prey of the Humboldt Current System. Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 57: 652–662. Elsevier. <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2009.10.014>
- Arancibia, H., and Cubillos, L. 1993. Evaluación del stock de merluza común (*Merluccius gayi*) de Chile centro-sur en el período 1975–1991 por análisis de población virtual. Investigación Marina, 21: 23–41.
- Arancibia, H., Neira, S., Cubillos, L., León, R., Aedo, G., Barros, M., and Acuña, E. 2006. Evaluación de la mortalidad por predación de la merluza común sobre el langostino colorado y langostino amarillo, y canibalismo. Informe final Proyecto FIP N° 2004-43. 320 pp.
- Arancibia, H., Roa, R., Neira, S., Niklitschek, E., and Barros, M. 2010. Evaluación de estrategias de recuperación en la pesquería de merluza común. Informe final FIP N°2009-22. 343 pp.
- Bahamon, N., Recasens, L., Sala-Coromina, J., Calero, B., García, J. A., Rotllant, G., ... & Company, J. B. (2024). Selectivity-based management for reversing overexploitation of demersal fisheries in North-western Mediterranean Sea. Marine Policy, 165, 106185.
- Barnett, L. A. K., Branch, T. A., Ranasinghe, R. A., and Essington, T. E. 2017. Old-Growth Fishes Become Scarce under Fishing. Current Biology, 27: 2843-2848.e2. Cell Press.
- Bartolino, V., Ottavi, A., Colloca, F., Ardizzone, G. D., and Stefánsson, G. 2008. Bathymetric preferences of juvenile European hake (*Merluccius merluccius*). ICES Journal of Marine Science, 65: 963–969.
- Bernal, R., Balbontín, F., and Rojas, O. 1997. Patrones de distribución de huevos y larvas de *Merluccius gayi gayi* en la costa de Chile y factores ambientales asociados. Revista de Biología Marina y Oceanografía, 32: 45–66.

- Breivik, O. N., Aanes, F., Søvik, G., Aglen, A., Mehl, S., and Johnsen, E. 2021. Predicting abundance indices in areas without coverage with a latent spatio-temporal Gaussian model P. *ICES Journal of Marine Science*, 78: 2031–2042. <https://academic.oup.com/icesjms/article/78/6/2031/6298533>.
- Breivik, O. N., Zimmermann, F., Johannesen, E., Ono, K., Fall, J., Howell, D., & Nielsen, A. (2024). Incorporation of observation uncertainty in stock assessment using spatio-temporal modeling of catch-at-length and age-at-length survey data. *ICES Journal of Marine Science*, 81(7), 1195-1208. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsae079>
- Brinkhof, J., Sistiaga, M., Herrmann, B., Grimaldo, E., & Larsen, R. B. (2022). Managing size selectivity: the relevance of compulsory and alternative selection devices in the Northeast Atlantic bottom trawl fishery. *ICES Journal of Marine Science*, 79(9), 2399-2412.
- Brunel, T., and Piet, G. J. 2013. Is age structure a relevant criterion for the health of fish stocks? *ICES Journal of Marine Science*, 70: 270–283.
- Bürkner, P.-C. 2017. brms: An R Package for Bayesian Multilevel Models Using Stan. *Journal of Statistical Software*, 80: 1–28. <https://www.jstatsoft.org/index.php/jss/article/view/v080i01>
- Caddy, J. F. 2009. Practical Issues in Choosing a Framework for Resource Assessment and Management of Mediterranean and Black Sea Fisheries. *Mediterranean Marine Science*, 10: 83–120.
- Canales, C. M., Sánchez, N., and Adasme, N. A. 2023. Spatial heterogeneity of biological traits and effects on fisheries management based on the assumption of a single stock. The case of the common hake (*Merluccius gayi*) in Chile. *Frontiers in Marine Science*, 10. Frontiers Media SA.
- Cao, J., Thorson, J. T., Richards, R. A., and Chen, Y. 2017. Spatiotemporal index standardization improves the stock assessment of northern shrimp in the Gulf of Maine. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 74: 1781–1793. NRC Research Press. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0137>.
- Chen, J., Gao, J., & Zhang, F. 2024. Spatiotemporal model improves survey indices for witch flounder stock assessment in the Grand Banks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 81(4): 459-487. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2023-0101>
- Colloca, F., Bartolino, V., Lasinio, G. J., Sartor, P., and Ardizzone, G. 2009. Identifying fish nurseries using density and persistence measures. *Marine Ecology Progress Series*, 381: 287–296.

- Cubillos, L., and Arancibia, H. 1992. Evaluación del recurso merluza común (*Merluccius gayi gayi*) de la zona centro sur de Chile por análisis de reducción de stock. *Biología Pesquera*, 21: 15–19.
- Cubillos, L. A., Rebolledo, H. P., and Hernández, A. F. 2003. Prey composition and estimation of Q / B for the Chilean hake, *Merluccius gayi* (Gadiformes – Merlucciidae), in the central-south area of Chile (34° – 40°S). *Archive of Fishery and Marine Research*, 50: 271–286.
- Cubillos, L. a, Alarcón, C., and Arancibia, H. 2007. Selectividad por tamaño de las presas en merluza común (*Merluccius gayi gayi*), zona centro-sur de Chile (1992-1997). *Investigaciones marinas*, 35: 55–69.
- Davis, X. J., Joyce, T. M., and Kwon, Y.-O. 2017. Prediction of silver hake distribution on the Northeast U.S. shelf based on the Gulf Stream path index. *Continental Shelf Research*, 138: 51–64.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S027843431630067X>
- De La Maza, L., and Farías, L. 2023. The intensification of coastal hypoxia off central Chile: Long term and high frequency variability. *Frontiers in Earth Science*, 10.
<https://www.frontiersin.org/journals/earth-science/articles/10.3389/feart.2022.929271>.
- Despoti, S., Milisenda, G., Ligas, A., Bentes, L., Maynou, F., Vitale, S., Garofalo, G., et al. 2020. Marine spatial closures as a supplementary tool to reduce discards in bottom trawl fisheries: Examples from southern European waters. *Fisheries Research*, 232: 105714.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0165783620302319>
- Druon, J.-N., Fiorentino, F., Murenu, M., Knittweis, L., Colloca, F., Osio, C., Mérigot, B., et al. 2015. Modelling of European hake nurseries in the Mediterranean Sea: An ecological niche approach. *Progress in Oceanography*, 130: 188–204.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0079661114001803>
- Galleguillos, R., Troncoso, L., Oyarzún, C., Astorga, M., and Peñaloza, M. 2000. Genetic differentiation in Chilean hake *Merluccius gayi gayi* (Pisces: Merlucciidae). *Hydrobiologia*, 420: 49–54. <https://doi.org/10.1023/A:1003925402062>
- Gálvez, P., Sateler, J., Moyano, G., Olivares, J., Adasme, L., Belmar, K., San Juan, R., et al. 2021. Programa de seguimiento de las principales pesquerías nacionales, año 2021. Pesquerías demersales y de aguas profundas. Sección II. Pesquería Demersal Centro Sur.
- Gálvez, P., Sateler, J., Cortés, J., Moyano, G., Olivares, J., Adasme, L., Belmar, K., et al. 2024. Programa de seguimiento de las principales pesquerías nacionales, año 2023. Pesquerías demersales y de aguas profundas. Sección II. Pesquería Demersal Centro Sur.

- Garofalo, G., Fezzani, S., Gargano, F., Milisenda, G., Ben Abdallah, O., Ben Hadj Hamida, N., Jarboui, O., *et al.* 2018. Predictive distribution models of European hake in the south-central Mediterranean Sea. *Hydrobiologia*, 821: 153–172.
<https://doi.org/10.1007/s10750-017-3338-5>
- Gatica, C., S., N., H., A., and S., V. 2015a. The biology, fishery and market of Chilean hake (*Merluccius gayi gayi*) in the Southeastern Pacific Ocean. *In* Hakes, pp. 126–153. Wiley-Blackwell.
- George-Nascimento, M. 1996. Populations and assemblages of parasites in hake, *Merluccius gayi*, from the southeastern Pacific Ocean: stock implications. *Journal of Fish Biology*, 48: 557–568. John Wiley & Sons, Ltd.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb01452.x>
- Grote, B., Ekau, W., Hagen, W., Huggett, J. A., and Verheye, H. M. 2007. Early life-history strategy of Cape hake in the Benguela upwelling region. *Fisheries Research*, 86: 179–187.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0165783607001245>
- Grover, J. J., Buckley, T. W., and Woodbury, D. 2002. Effects of the 1997-1998 El Niño on early-juvenile Pacific hake *Merluccius productus*: age, growth, abundance, and diet in coastal nursery habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 240: 235–247.
<https://www.int-res.com/abstracts/meps/v240/p235-247/>
- Hilborn, R., Allen Akselrud, C., Peterson, H., and Whitehouse, G. A. 2021. The trade-off between biodiversity and sustainable fish harvest with area-based management, 78: 2271–2279. <https://academic.oup.com/icesjms/article/78/6/2271/5891348>
- Hilborn, R. W., and Walters, C. 1992. Quantitative fisheries stock assessment: Choice, dynamics and uncertainty. London. 177–178 pp.
<https://doi.org/10.1007/BF00042883>
- Hormazabal, S., Shaffer, G., and Leth, O. 2004. Coastal transition zone off Chile. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 109. John Wiley & Sons, Ltd.
<https://doi.org/10.1029/2003JC001956>
- Hoyle, S. D., Campbell, R. A., Ducharme-Barth, N. D., Grüss, A., Moore, B. R., Thorson, J. T., Tremblay-Boyer, L., *et al.* 2024. Catch per unit effort modelling for stock assessment: A summary of good practices. *Fisheries Research*, 269. Elsevier B.V.
- Hückstädt, L. A., and Antezana, T. 2003. Behaviour of the southern sea lion (*Otaria flavescens*) and consumption of the catch during purse-seining for jack mackerel (*Trachurus symmetricus*) off central Chile. *ICES Journal of Marine Science: Journal du ...*, 60: 1003–1011.

- Hückstädt, L. A., Rojas, C. P., and Antezana, T. 2007. Stable isotope analysis reveals pelagic foraging by the Southern sea lion in central Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 347: 123–133.
- Hutchings, L., Beckley, L. E., Griffiths, M. H., Roberts, M. J., Sundby, S., and van der Lingen, C. 2002. Spawning on the edge: spawning grounds and nursery areas around the southern African coastline. *Marine and Freshwater Research*, 53: 307–318. <https://doi.org/10.1071/MF01147>
- Izquierdo, F., Paradinas, I., Cerviño, S., Conesa, D., Alonso-Fernández, A., Velasco, F., Preciado, I., *et al.* 2021. Spatio-Temporal Assessment of the European Hake (*Merluccius merluccius*) Recruits in the Northern Iberian Peninsula. *Frontiers in Marine Science*, 8.
- Jansen, T., Kristensen, K., Kainge, P., Durholtz, D., Strømme, T., Thygesen, U. H., Wilhelm, M. R., *et al.* 2016. Migration, distribution and population (stock) structure of shallow-water hake (*Merluccius capensis*) in the Benguela Current Large Marine Ecosystem inferred using a geostatistical population model. *Fisheries Research*, 179: 156–167. Elsevier B.V. <http://dx.doi.org/10.1016/j.fishres.2016.02.026>
- Jurado-Molina, J., Gatica, C., and Cubillos, L. A. 2006a. Incorporating cannibalism into an age-structured model for the Chilean hake. *Fisheries Research*, 82: 30–40.
- Jurado-Molina, J., Gatica, C., and Cubillos, L. A. 2006b. Incorporating cannibalism into an age-structured model for the Chilean hake. *Fisheries Research*, 82: 30–40.
- Karp, M. A., Cimino, M., Craig, J. K., Crear, D. P., Haak, C., Hazen, E. L., ... & Woodworth-Jefcoats, P. A. (2025). Applications of species distribution modeling and future needs to support marine resource management. *ICES Journal of Marine Science*, 82(3), fsaf024.
- Kristensen, K., Nielsen, A., Berg, C. W., Skaug, H., and Bell, B. 2015. TMB: Automatic Differentiation and Laplace Approximation. <http://arxiv.org/abs/1509.00660>
- Landaeta, M. F., and Castro, L. R. 2006. Spawning and larval survival of the Chilean hake *Merluccius gayi* under later summer conditions in the Gulf of Arauco, central Chile. *Fisheries Research*, 77: 115–121.
- Landaeta, M. F., and Castro, L. R. 2012. Seasonal and annual variation in Chilean hake *Merluccius gayi* spawning locations and egg size off central Chile. *Progress in Oceanography*, 92–95: 166–177. Elsevier Ltd. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2011.07.002>.
- Lenoir, J., Bertrand, R., Comte, L., Bourgeaud, L., Hattab, T., Murienne, J., & Grenouillet, G. (2020). Species better track climate warming in the oceans than on land. *Nature ecology & evolution*, 4(8), 1044-1059. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1198-2>

- Lillo, S., Legua, J., Olivares, J., Saavedra, J. C., Molina, E., Dáz, E., Rojas, M., *et al.* 2017. Evaluación directa de merluza común, 2016. 1–94 pp.
- Lindgren, F., Rue, H., and Lindström, J. 2011. An explicit link between Gaussian fields and Gaussian Markov random fields: the stochastic partial differential equation approach. 423–498 pp. <https://academic.oup.com/jrsssb/article/73/4/423/7034732>
- Link, J. S., Lucey, S. M., and Melgey, J. H. 2012. Examining cannibalism in relation to recruitment of silver hake *Merluccius bilinearis* in the U.S. northwest Atlantic. *Fisheries Research*, 114: 31–41. Elsevier B.V.
- Mahe, K., Amara, R., Bryckaert, T., Kacher, M., and Brylinski, J. M. 2007. Ontogenetic and spatial variation in the diet of hake (*Merluccius merluccius*) in the Bay of Biscay and the Celtic Sea.
- Malick, M., Hunsicker, M., Haltuch, M., Parker-Stetter, S., Berger, A., and Marshall, K. N. 2020. Relationships between temperature and Pacific hake distribution vary across latitude and life-history stage. *Marine Ecology Progress Series*, 639: 185–197. <https://www.int-res.com/abstracts/meps/v639/p185-197>
- Martín, P., Maynou, F., Garriga-Panisello, M., Ramírez, J., and Recasens, L. 2019. Fishing effort alternatives for the management of demersal fisheries in the western mediterranean. *Scientia Marina*, 83: 293–304. CSIC Consejo Superior de Investigaciones Científicas.
- Martínez-Minaya, J., Cameletti, M., Conesa, D., and Pennino, M. G. 2018. Species distribution modeling: a statistical review with focus in spatio-temporal issues. *Stochastic Environmental Research and Risk Assessment*, 32: 3227–3244. <https://doi.org/10.1007/s00477-018-1548-7>
- Maunder, M. N., Thorson, J. T., Xu, H., Oliveros-Ramos, R., Hoyle, S. D., Tremblay-Boyer, L., Lee, H. H., *et al.* 2020. The need for spatio-temporal modeling to determine catch-per-unit effort based indices of abundance and associated composition data for inclusion in stock assessment models. *Fisheries Research*, 229. Elsevier B.V.
- Milisenda, G., Garofalo, G., Fiorentino, F., Colloca, F., Maynou, F., Ligas, A., Musumeci, C., *et al.* 2021. Identifying Persistent Hot Spot Areas of Undersized Fish and Crustaceans in Southern European Waters: Implication for Fishery Management Under the Discard Ban Regulation. *Frontiers in Marine Science*, 8. <https://www.frontiersin.org/journals/marine-science/articles/10.3389/fmars.2021.610241>
- Muñoz, R., Vergara, O. A., Figueroa, P. A., Mardones, P., Sobarzo, M., and Saldías, G. S. 2023. On the phenology of coastal upwelling off central-southern Chile. *Dynamics of Atmospheres and Oceans*, 104: 101405. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0377026523000568>

- Nagelkerken, I., Sheaves, M., Baker, R., and Connolly, R. M. 2015. The seascape nursery: a novel spatial approach to identify and manage nurseries for coastal marine fauna. *Fish and Fisheries*, 16: 362–371. John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1111/faf.12057>
- Neira, S., and Arancibia, H. 2013. Food web and fish stock changes in central Chile: Comparing the roles of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) predation, the environment, and fisheries. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 95: 103–112. Elsevier.
- Nye JA, Link JS, Hare JA, Overholtz WJ (2009) Changing spatial distribution of fish stocks in relation to climate and population size on the Northeast United States continental shelf. *Mar Ecol Prog Ser* 393:111-129. <https://doi.org/10.3354/meps08220>
- Oliva, M. E., and Ballón, I. 2002. Metazoan parasites of the Chilean hake *Merluccius gayi gayi* as a tool for stock discrimination. *Fisheries Research*, 56: 313–320.
- Paradinas, I., Conesa, D., Pennino, M. G., Muñoz, F., Fernández, A. M., López-Quílez, A., and Bellido, J. M. 2015. Bayesian spatio-temporal approach to identifying fish nurseries by validating persistence areas. *Marine Ecology Progress Series*, 528: 245–255. <https://www.int-res.com/abstracts/meps/v528/p245-255/>
- Paradinas, I., Conesa, D., López-Quílez, A., and Bellido, J. M. 2017. Spatio-Temporal model structures with shared components for semi-continuous species distribution modelling. *Spatial Statistics*, 22: 434–450. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2211675316300872>
- Paradinas, I., Giménez, J., Conesa, D., López-Quílez, A., and Pennino, M. G. 2022. Evidence for spatiotemporal shift in demersal fishery management priority areas in the western Mediterranean. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 79: 1641–1654. NRC Research Press. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2021-0327>
- Petitgas, P. 2001. Geostatistics in fisheries survey design and stock assessment: models, variances and applications. *Fish and Fisheries*, 2: 231–249. John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2960.2001.00047.x>
- Phillips, A. J., Ralston, S., Brodeur, R. D., Auth, T. D., Emmett, R. L., and Johnson C. G. 2007. Recent pre-recruit Pacific hake (*Merluccius productus*) occurrences in the Northern California Current suggest a northward expansion of their spawning area. 215–229 pp.
- Pillar, S. C., and Wilkinson, I. S. 1995. The diet of Cape hake *Merluccius capensis* on the south coast of South Africa. *South African Journal of Marine Science*, 15: 225–239. Taylor & Francis.
- Ponce, T., Cubillos, L. A., Ciancio, J., Castro, L. R., and 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. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1385110121000654>
- Roa-Ureta, R., and Niklitschek, E. 2007. Biomass estimation from surveys with likelihood-based geostatistics. *ICES Journal of Marine Science*, 64: 1723–1734. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsm149>
- Rue, H., Martino, S., and Chopin, N. 2009. Approximate Bayesian inference for latent Gaussian models by using integrated nested Laplace approximations. 319–392 pp. <https://academic.oup.com/jrsssb/article/71/2/319/7092907>
- Sala-Coromina, J., García, J. A., Martín, P., Fernandez-Arcaya, U., and Recasens, L. 2021. European hake (*Merluccius merluccius*, Linnaeus 1758) spillover analysis using VMS and landings data in a no-take zone in the northern Catalan coast (NW Mediterranean). *Fisheries Research*, 237: 105870. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0165783620303878>
- San Martín, M. A., Cubillos, L. A., and Saavedra, J. C. 2011. The spatio-temporal distribution of juvenile hake (*Merluccius gayi gayi*) off central southern Chile (1997–2006). *Aquatic Living Resources*, 24: 161–168.
- San Martín, M. A., Wiff, R., Saavedra-Nievas, J. C., Cubillos, L. A., and 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. Elsevier B.V. <http://dx.doi.org/10.1016/j.fishres.2013.01.010>.
- Sánchez, F., y Gil, J. (2000). Estructuras hidrográficas de mesoescala y corrientes polares como determinantes del reclutamiento de merluza (*Merluccius merluccius*) en el sur del Golfo de Vizcaya. *ICES J. Mar. Sci.* 57, 152–170. doi: 10.1006/jmsc.1999.0566
- Shaffer, G., Hormazabal, S., Pizarro, O., and Salinas, S. 1999. Seasonal and interannual variability of currents and temperature off central Chile. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 104: 29951–29961. John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1029/1999JC900253>
- Sheaves, M., Baker, R., Nagelkerken, I., and Connolly, R. M. 2015. True Value of Estuarine and Coastal Nurseries for Fish: Incorporating Complexity and Dynamics. *Estuaries and Coasts*, 38: 401–414. Springer Science and Business Media, LLC.
- Sion, L., Zupa, W., Calculli, C., Garofalo, G., Hidalgo, M., Jadaud, A., Lefkaditou, E., et al. 2019. Spatial distribution pattern of european hake, *merluccius merluccius* (Pisces: Merlucciidae), in the mediterranean sea. *Scientia Marina*, 83: 21–32. CSIC Consejo Superior de Investigaciones Científicas.
- Spiegelhalter, D. J., Best, N. G., Carlin, B. P., and van der Linde, A. 2014. The deviance information criterion: 12 years on. *Journal of the Royal Statistical Society*:

Series B (Statistical Methodology), 76: 485–493.

<https://rss.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/rssb.12062>

- Strømme, T., Lipinski, M. R., and Kainge, P. 2016. Life cycle of hake and likely management implications. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 26: 235–248. Springer International Publishing.
- Strub, P.T., Mesías, J.M., Montecino, V., Rutlant, J., and Salinas, S. 1998. Coastal ocean circulation off western South America.
- Tascheri, R., Lillo, S., Rojas, M., Gamboa, R., Galvez, P., Montenegro, C., Braun, M., *et al.* 1999. Dinámica espacial y batimétrica del stock de merluza común en relación a su ciclo de vida en la zona centro sur. Informe Final FIP: 21–97.
- Tascheri, R., Gálvez, P., and Sateler, J. 2016. Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales al año 2016: merluza común, 2016. 193 pp.
- Tascheri, R. 2022. SEGUNDO INFORME TÉCNICO. Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales, año 2022: MERLUZA COMÚN.
- Thiel, M., Castilla, J. C., Fernández, M., & Navarrete, S. (2007). The Humboldt current system of northern and central Chile.
- Thomas, A. C., Carr, M.-E., and Strub, P. T. 2001. Chlorophyll variability in eastern boundary currents. *Geophysical Research Letters*, 28: 3421–3424. John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1029/2001GL013368>.
- Thorson, J. T., Shelton, A. O., Ward, E. J., and Skaug, H. J. 2015. Geostatistical delta-generalized linear mixed models improve precision for estimated abundance indices for West Coast groundfishes. *ICES Journal of Marine Science*, 2: 1297–1310.
- Thorson, J. T., & Haltuch, M. A. (2019). Spatiotemporal analysis of compositional data: increased precision and improved workflow using model-based inputs to stock assessment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 76(3): 401-414. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2018-0015>
- Thorson, J. T. 2019. Guidance for decisions using the Vector Autoregressive Spatio-Temporal (VAST) package in stock, ecosystem, habitat and climate assessments. *Fisheries Research*, 210: 143–161. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0165783618302820>.
- Thorson, J. T., Maunder, M. N., and Punt, E. 2020. The development of spatio-temporal models of fishery catch-per-unit-effort data to derive indices of relative abundance. *Fisheries Research*, 230: 105611. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0165783620301284>.

- Thorson, J. T., Barbeaux, S. J., Goethel, D. R., Kearney, K. A., Laman, E. A., Nielsen, J. K., Siskey, M. R., *et al.* 2021. Estimating fine-scale movement rates and habitat preferences using multiple data sources. *Fish and Fisheries*, 22: 1359–1376. John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1111/faf.12592>.
- Tserpes, G., Politou, C.-Y., Peristeraki, P., Kallianiotis, A., and Papaconstantinou, C. 2008. Identification of hake distribution pattern and nursery grounds in the Hellenic seas by means of generalized additive models. *In* *Essential Fish Habitat Mapping in the Mediterranean*, pp. 125–133. Ed. by V. D. Valavanis. Springer Netherlands, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9141-4_10.
- Vaquer-Sunyer, R., and Duarte, C. M. 2011. Temperature effects on oxygen thresholds for hypoxia in marine benthic organisms. *Global Change Biology*, 17: 1788–1797. John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02343.x>.
- Vargas, C. A., and Castro, L. R. 2001. Spawning of the Chilean hake (*Merluccius gayi*) in the upwelling system off Talcahuano in relation to oceanographic features. *Scientia Marina*, 65: 101–110. <https://scientiamarina.revistas.csic.es/index.php/scientiamarina/article/view/642>.
- Vasilakopoulos, P., O'Neill, F. G., and Marshall, C. T. 2016. The unfulfilled potential of fisheries selectivity to promote sustainability. *Fish and Fisheries*, 17: 399–416. John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1111/faf.12117>.
- Vasilakopoulos, P., Jardim, E., Konrad, C., Rihan, D., Mannini, A., Pinto, C., Casey, J., *et al.* 2020. Selectivity metrics for fisheries management and advice. *Fish and Fisheries*, 21: 621–638. Blackwell Publishing Ltd.
- Vidal, R. R., Carson, E. W., and Gold, J. R. 2012. Population structure in Chilean hake *Merluccius gayi* as revealed by mitochondrial DNA sequences. *Journal of Fish Biology*, 81: 1763–1772.
- Ward, E. J., Jannot, J. E., Lee, Y., Ono, K., Shelton, A. O., Thorson, J. T., Ward, E. J., *et al.* 2015. Using spatiotemporal species distribution models to identify temporally evolving hotspots of species co-occurrence. Published by : Wiley on behalf of the Ecological Society of America Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/24700688> Using spatiotemporal s, 25: 2198–2209.
- Watanabe, S. 2009. *Algebraic Geometry and Statistical Learning Theory*. Cambridge University Press, USA.
- Wilhelm, M. R., Jarre, A., and Moloney, C. L. 2015. Spawning and nursery areas, longitudinal and cross-shelf migrations of the *Merluccius capensis* stock in the northern Benguela. *Fisheries Oceanography*, 24: 31–45. John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1111/fog.12058>.
- Wood, S. 2019. Package ‘mgcv’: Mixed gam computation vehicle with automatic smoothness estimation 2019.

- Yalcin, S., Anderson, S. C., Regular, P. M., and English, P. A. 2023. Exploring the limits of spatiotemporal and design-based index standardization under reduced survey coverage. *ICES Journal of Marine Science*, 80: 2368–2379. Oxford University Press.
- Yepsen, D. V., Cubillos, L. A., and Arancibia, H. 2022. Juvenile Hake *Merluccius gayi* Spatiotemporal Expansion and Adult-Juvenile Relationships in Chile. *Fishes*, 7. MDPI. <https://doi.org/10.3390/fishes7020088>

MATERIAL SUPLEMENTARIO

Deep-Sea Research Part II

Spatiotemporal analysis of juvenile hake, looking for nursery areas in the Humboldt upwelling ecosystem off Chile.

--Manuscript Draft--

Manuscript Number:	
Article Type:	VSI: EBUS
Corresponding Author:	Luis A Cubillos Universidad de Concepción Concepción, Biobío CHILE
First Author:	Daniela Yepsen
Order of Authors:	Daniela Yepsen Luis A Cubillos
Abstract:	<p>In the Humboldt upwelling ecosystem off Chile, the nursery areas of demersal species like hake are unknown. Therefore, it is essential to understand how juveniles utilize space across their spatial distribution and how they are structured in nursery areas. Here, we utilized the occurrence and density (number per unit of swept area) of juveniles (ages 0, 1, and 2) and older adults (ages 7+) from bottom trawl surveys (1997–2018) to assess the spatiotemporal dynamics and identify areas of higher incidence of juvenile occurrence and density. We applied Bayesian hierarchical spatiotemporal models to the data as a function of bottom depth, an unstructured temporal effect, and a spatiotemporal structure consisting of a geostatistical spatial field modulated by a first-order autoregressive temporal effect. Juveniles' occurrence and densities were higher in shallower waters than older adults. The hot spots of hake juveniles (ages 0 and 1) are distributed in northern areas (northern Coquimbo to Valparaíso) (29°–33°S), and recruits (age 2) extend into southward areas, which seem protected from older adults with potential cannibalism. The southern areas between Corral and Maullín (40°–42°20'S) seem unfavorable for juveniles and hence for nursery areas. Probably, juveniles did not require a wide continental shelf because of pelagic feeding habitat. The identified nursery areas for hake in EBUS off Chile are essential for stock assessment and fisheries management.</p>
Suggested Reviewers:	<p>Gustavo Macchi National Institute of Fisheries Research and Development gmacchi@inidep.edu.ar Multiple research on recruitment and spatial distribution of Argentinean hake populations</p> <p>Santiago Cerviño Instituto Espanol de Oceanografía Centro Oceanografico de Vigo santiago.cervino@ieo.csic.es Research on spatiotemporal models for European hake population.</p>

Dear Guest editors
Eastern Boundary Upwelling Systems (EBUS): Past, Present and Future
Deep Sea Research Part II Journal

June 21, 2024

Dear Editor-in-Chief

Enclosed is an original article entitled: “Spatiotemporal analysis of juvenile hake, looking for nursery areas in the Humboldt upwelling ecosystem off Chile” by Daniela Yepsen and myself, which I am submitting for consideration for publication in Deep Sea Research Part II, EBUS topic. We have no conflicts of interest in disclosing and confirming that this research is original and not submitted elsewhere; neither is it considered for publication elsewhere.

The research analyzes the underlying spatiotemporal field for juveniles and older adults of Chilean hake, an important demersal predator inhabiting the Eastern Boundary Upwelling System off Chile. The paper emphasizes modeling endogenous spatiotemporal structure and identifying nursery areas for juveniles (ages 0 and 1), recruits (age 2), and older adults (ages 7+). Our results support the hypothesis of a progressive spatial distribution, probably due to juvenile expansion and connectivity between subsequent ages.

The manuscript is appropriate for publication in EBUS topic and Deep Sea Research Part II because it contributes to living marine resources, fish from the surface to deep sea, and ecological vulnerability and management responses to human perturbations.

Please address all correspondence concerning this manuscript to lucubillos@udec.cl.

Thank you for considering this manuscript.

Sincerely,



Luis A. Cubillos
Associated Professor
Departamento de Oceanografía
Investigador Asociado Centro COPAS-COASTAL
Programa de Magister en Ciencias mención Pesquerías
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción
Concepción – Chile
E-mail: lucubillos@udec.cl
ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0641-3722>

Table S1. List of parameters for the best spatiotemporal model fitted to occurrence and density data of juvenile (ages 0, 1, and 2) and older adults (ages 7+) of hake (1997-2018).

Age	Process	Parameters	mean	0.025q	0.975q
0	Occurrence	b0	-3.15	-4.84	-1.50
		Precision for Bottom Depth (n = 10)	52382.2	17118.1	95302.5
		Precision for Year	1.90	0.37	4.02
		Range for s	796.21	468.36	1158.47
		Stdev for s	3.78	2.61	5.02
		Group Rho for s	0.95	0.92	0.98
	Density	b0	6.94	5.98	7.91
		Precision parameter for the Gamma obs.	0.57	0.52	0.63
		Precision for Bottom Depth (n = 10)	65255.8	11034.5	132699.6
		Precision for Year	693.37	0	16581.24
		Range for s	232.65	132.59	346.28
		Stdev for s	1.90	1.56	2.25
		Group Rho for s	0.72	0.61	0.82
		range.nominal.1	232.6	133.0	345.8
1	Occurrence	b0	-0.18	-1.12	0.72
		Precision for Bottom Depth (n = 10)	67034.7	19841.4	124325.8
		Precision for Year	1.24	0.37	2.33
		Range for s	554.63	292.58	851.93
		Stdev for s	2.10	1.41	2.88
		Group Rho for s	0.89	0.81	0.97
	Density	b0	7.07	6.42	7.69
		Precision parameter for the Gamma obs	0.73	0.67	0.78
		Precision for Bottom Depth (n = 10)	74603.6	21446.6	147628.76
		Precision for Year	1.28	0.39	2.46
		Range for s	125.0	74.1	181.3
		Stdev for s	1.64	1.34	1.97
		Group Rho for s	0.81	0.71	0.90
		2	Occurrence	b0	1.63
Precision for Bottom Depth (n = 10)	53256.6			13593.7	102804.5
Precision for Year	2.06			0.55	4.01

		Range for s	598.8	216.9	1056.3
		Stdev for s	2.16	1.23	3.21
		Group Rho for s	0.97	0.94	0.99
	Density	b0	7.84	6.20	9.43
		Precision parameter for the Gamma obs	0.70	0.66	0.75
		Precision for Bottom Depth (n = 10)	89685.9	24700.3	169337.0
		Precision for Year	1.66	0.52	3.06
		Range for s	347.83	157.14	564.61
		Stdev for s	2.93	1.79	4.14
		Group Rho for s	0.95	0.91	0.98
7+	Occurrence	b0	1.36	-0.02	2.73
		Precision for Bottom Depth (n = 10)	70418.8	19067.3	134967.2
		Precision for Year	0.45	0.22	0.76
		Range for s	191.629	72.2	365.134
		Stdev for s	2.62	1.78	3.66
		Group Rho for s	0.98	0.97	0.99
		range.nominal.1	191.45	73.09	364.30
	Density	b0	8.10	7.90	8.30
		Precision parameter for the Gamma obs	0.91	0.82	0.99
		Precision for Bottom Depth (n = 10)	77398.8	24830.1	141207.4
		Precision for Year	1.09	0.47	1.82
		Range for s	34.03	21.55	48.27
		Stdev for s	1.10	0.97	1.23
		Group Rho for s	0.72	0.58	0.84

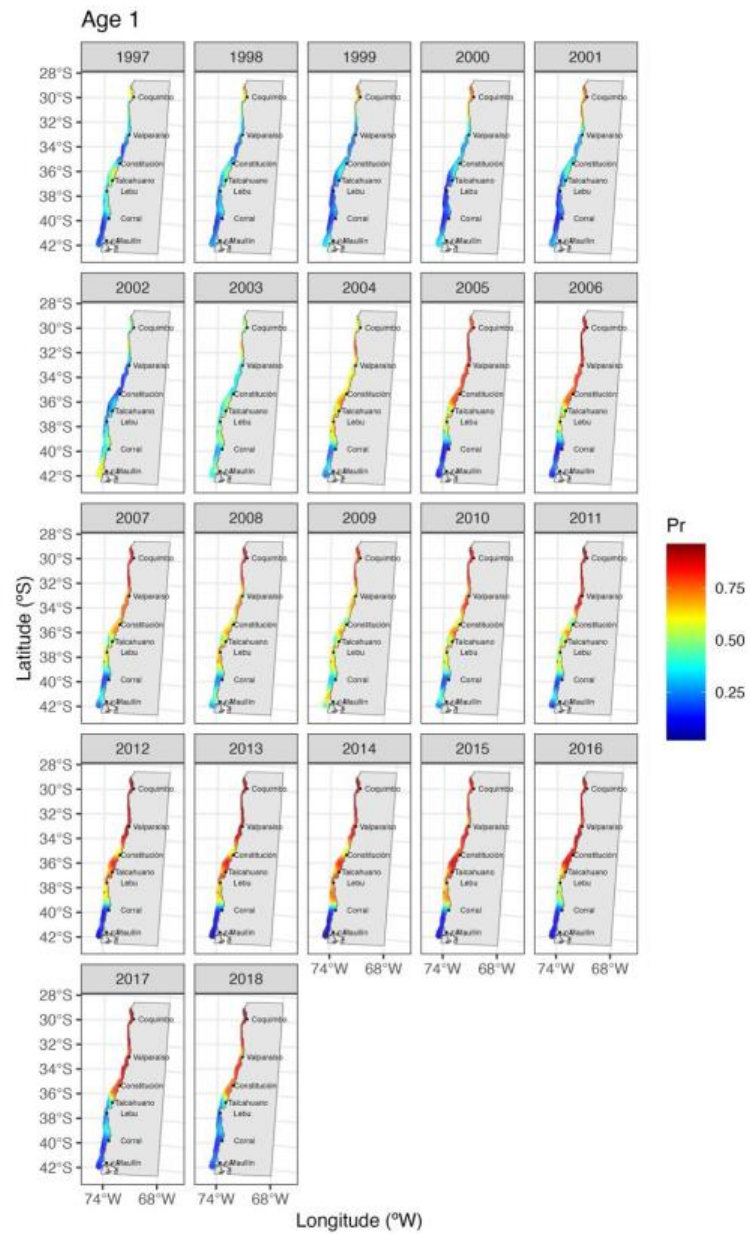


Figure S2. Spatiotemporal occurrence for juvenile hake of age 1, 1997-2018.

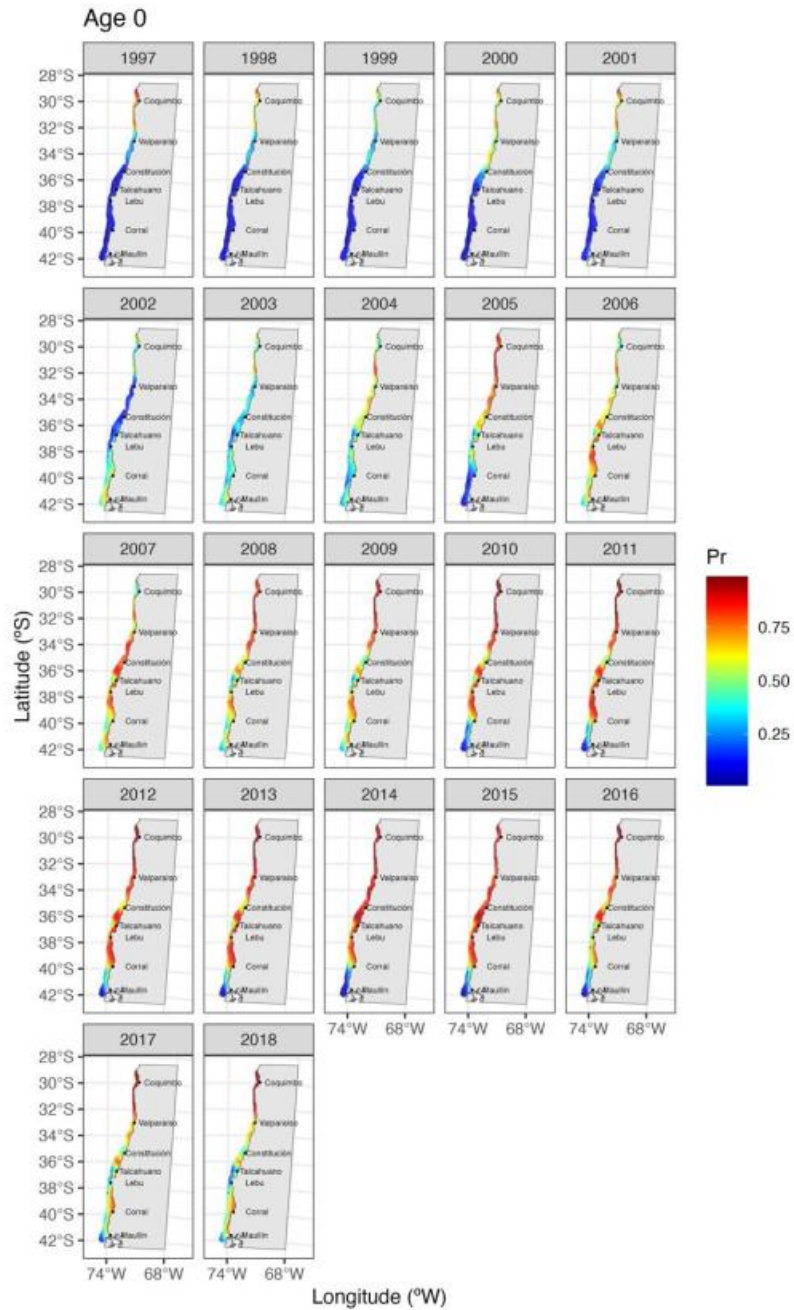


Figure S1. Spatiotemporal occurrence for juvenile hake of age 0, 1997-2018.

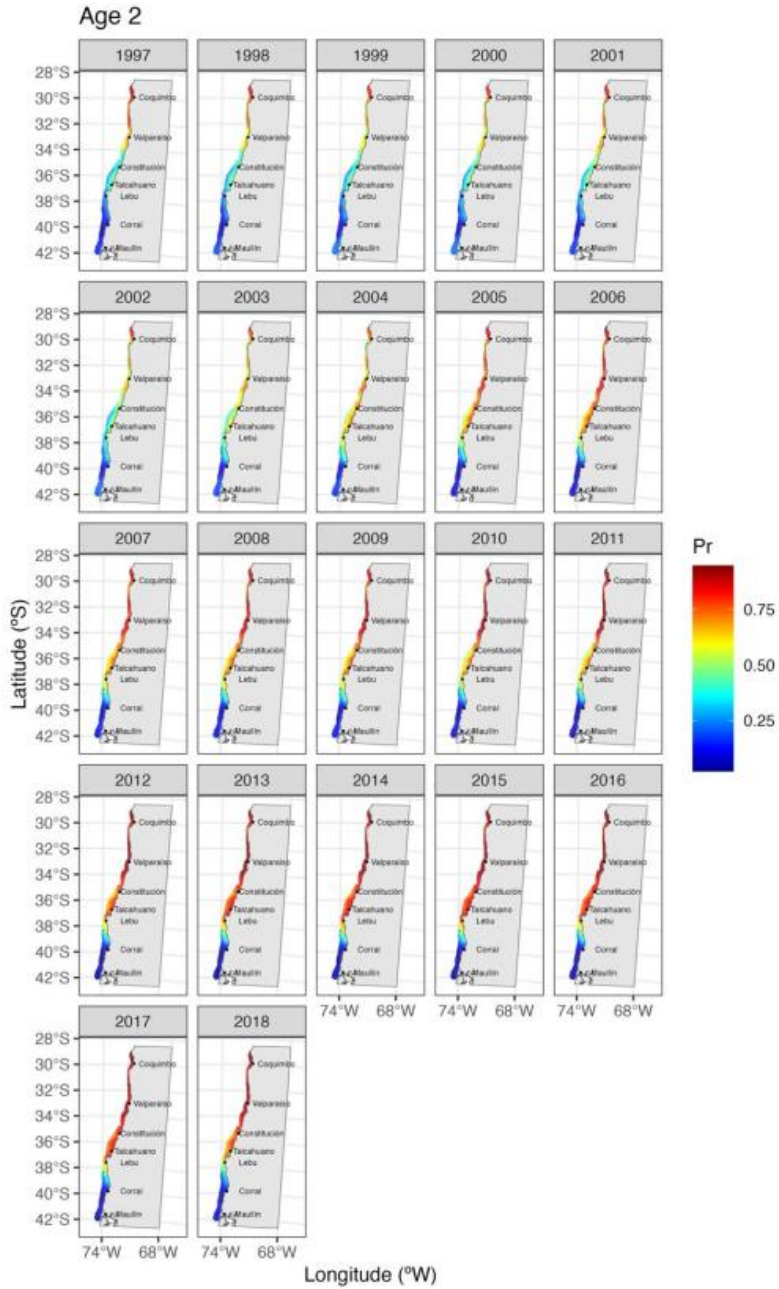


Figure S3. Spatiotemporal occurrence for juvenile hake of age 2, 1997-2018.

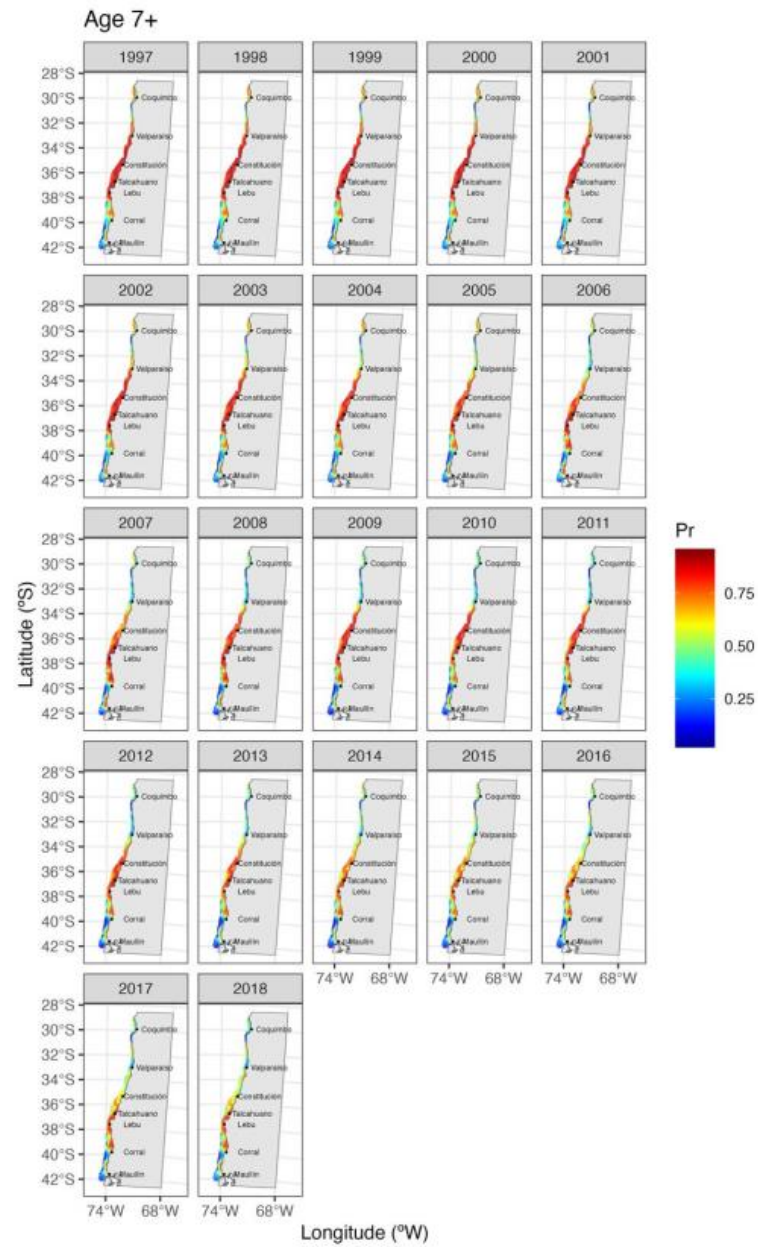


Figure S4. Spatiotemporal occurrence for older adults hake (ages 7+), 1997-2018.

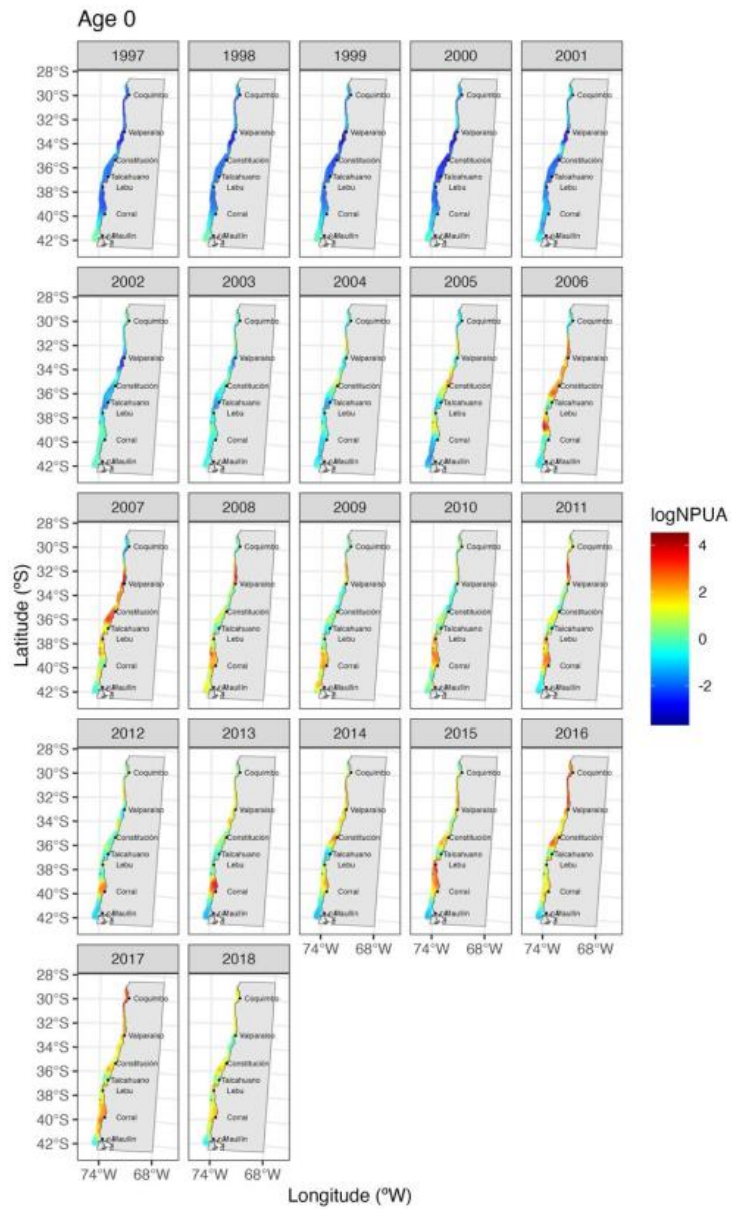


Figure S5. Spatiotemporal density NPUA (log scale) for juvenile hake of age 0, 1997-2018.

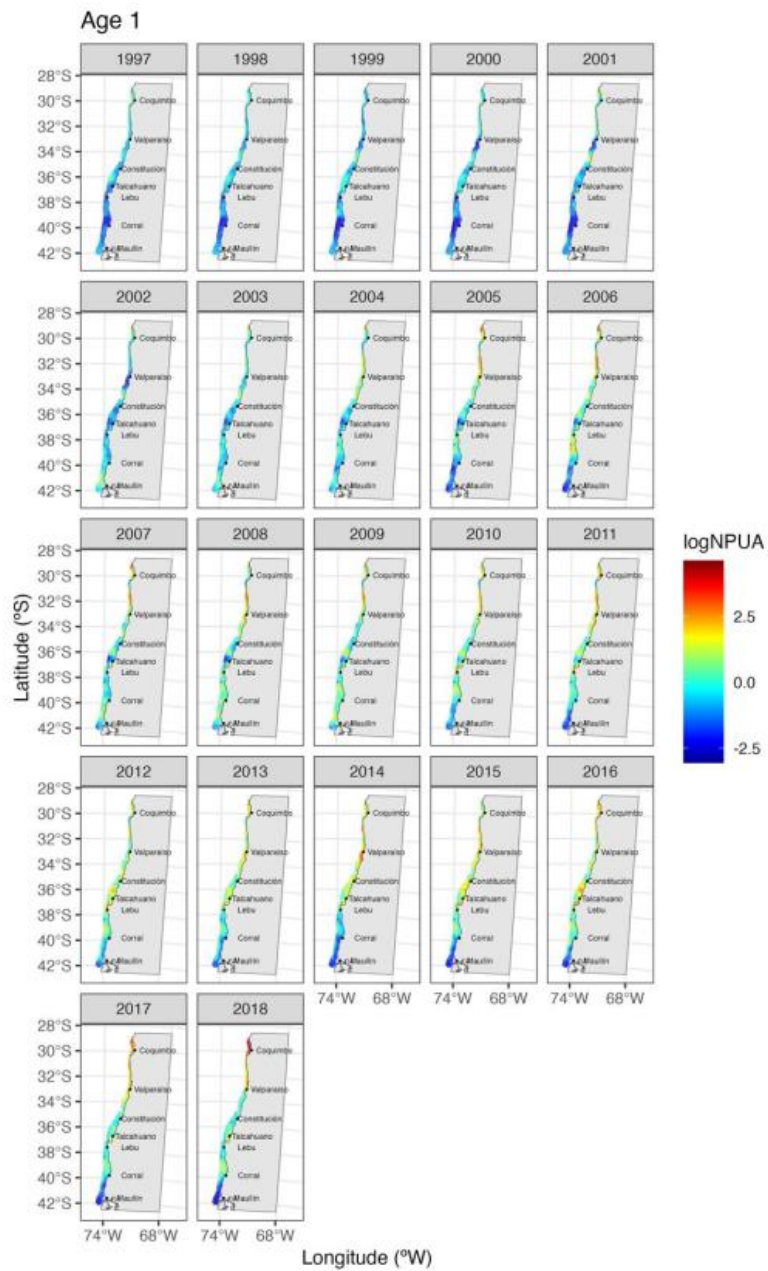


Figure S6. Spatiotemporal density NPUA (log scale) for juvenile hake of age 1, 1997-2018.

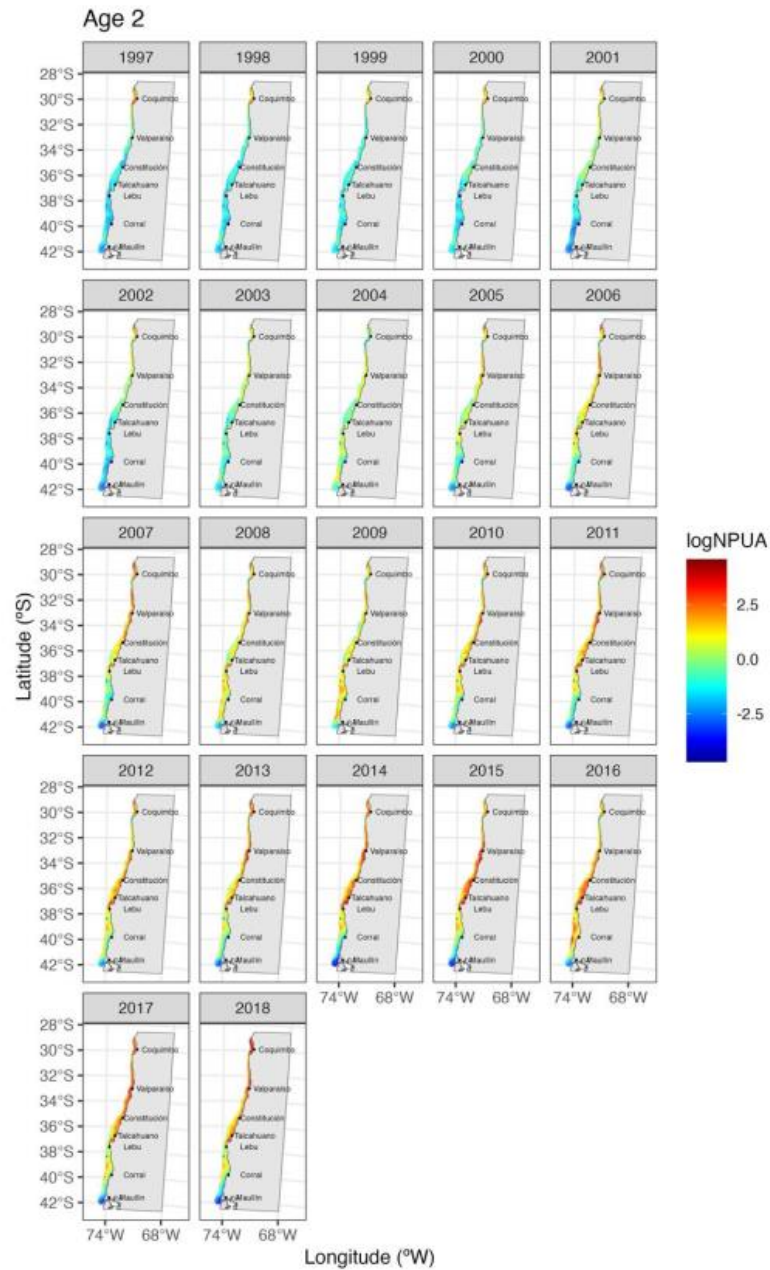


Figure S7. Spatiotemporal density NPUA (log scale) for juvenile hake of age 2, 1997-2018.

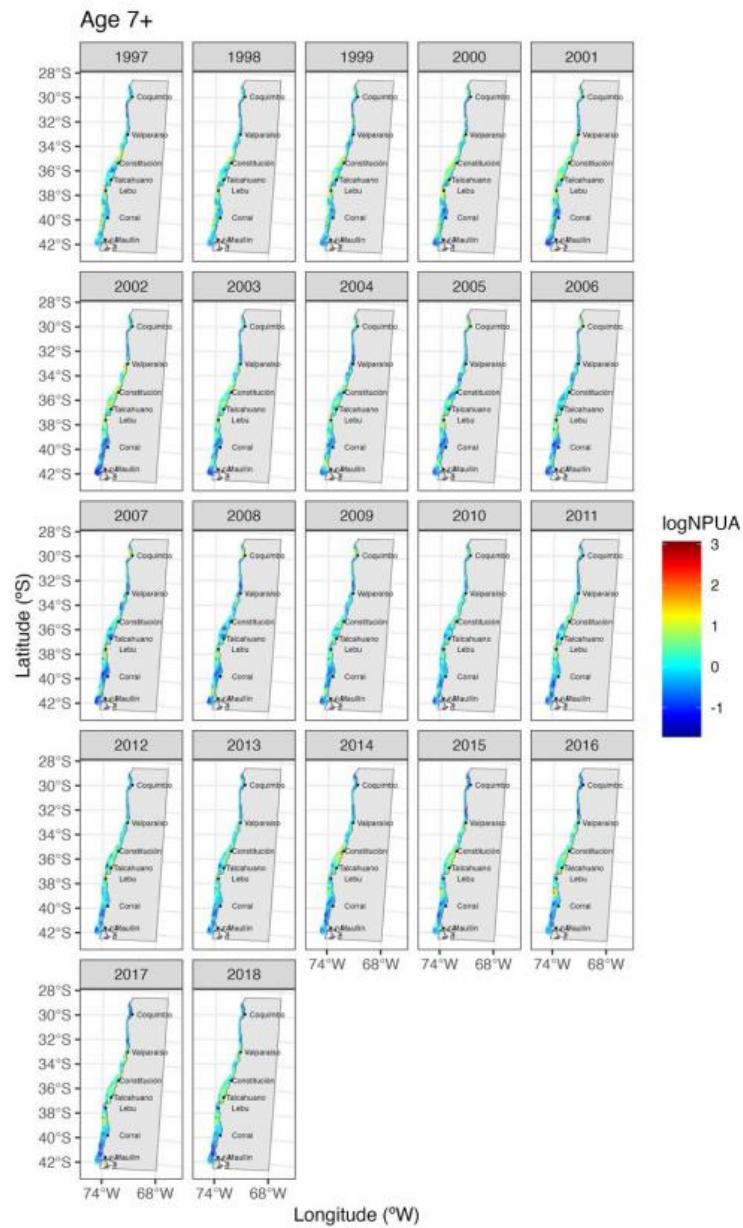


Figure S8. Spatiotemporal density NPUA (log scale) for older adults hake (ages 7+), 1997-2018.