



Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanografía
Programa de Magíster en Ciencias con Mención en Pesquerías

**EFFECTO DEL CAUDAL DE LOS RÍOS SOBRE LA ABUNDANCIA Y
DINÁMICA ESPACIO TEMPORAL DEL RECLUTAMIENTO DE
STRANGOMERA BENTINCKI (SARDINA COMÚN) Y *ENGRAULIS
RINGENS* (ANCHOVETA) EN LA ZONA CENTRO-SUR DE CHILE**

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

AFONSO DAVID ZUNGUZA

Concepción-Chile
2022

Profesor Guía: Dr. Renato Quiñones Bergeret

Profesor Co-Guía: Dr. Luís Cubillos Santander

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

Profesor Guía:

Dr. Renato Quiñones Bergeret
Departamento de Oceanografía
Universidad de Concepción

Profesor Co-Guía

Dr. Luis Cubillos Santander
Departamento de Oceanografía
Universidad de Concepción

Comisión Evaluadora

Dr. Rodrigo Montes Aste
Centro Interdisciplinario para la
Investigación Acuícola (INCAR)

M.Sc. Gustavo Aedo Urrutia
Centro de Investigación en
Ecosistemas de la Patagonia
(CIEP)

Dr. Sergio Neira Alarcón
Departamento de Oceanografía
Universidad de Concepción

Director del Programa:

Dr. Billy Ernst Elizalde
Departamento de Oceanografía
Universidad de Concepción



AUTORIZACIÓN

Quien suscribe, Afonso David Zunguza 26.151.091-k, alumno del Programa Magíster en Ciencias con Mención en Pesquerías, que imparte la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanografía, de la Universidad de Concepción, declara ser autor de la "**Efecto del caudal de los ríos sobre la abundancia y dinámica espacio temporal del reclutamiento de *strangomera bentincki* (sardina común) y *engraulis ringens* (anchoveta) en la zona centro-sur de Chile**" y conceder derecho de publicación, comunicación al público y reproducción de esa obra, en forma total o parcial en cualquier medio y bajo cualquier forma del mismo, a la Universidad de Concepción, Chile, para formar parte de la colección material o digital de cualquiera de las Bibliotecas de la Universidad de Concepción y del Repositorio Institucional UdeC. Esta autorización es de forma libre y gratuita, y considera la reproducción de la obra con fines académicos y de difusión tanto nacional como internacionalmente.

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



Afonso David Zunguza

.....
(FIRMA)

17, enero 2022

A mis padres y especialmente a mis dos hermanas, con mi anhelo que esta Tesis, las inspire en su camino académico.



“Science knows no country, because knowledge belongs to humanity, and is the torch which illuminates the world. Science is the highest personification of the nation because that nation will remain the first which carries the furthest the works of thought and intelligence”

(Louis Pasteur)

AGRADECIMIENTOS

Expreso mis más profundos agradecimientos a mis Profesores Guía y Co-Guía, Dres. Renato Quiñones y Luís Cubillos, respectivamente, por su contribución a mi formación científica y por su apoyo y retroalimentación constante durante el desarrollo de esta Tesis, especialmente por su paciencia y dedicar tiempo de calidad en nuestras horas de trabajo. Su importante guía, en todo momento, fue crucial en este proceso de investigación. Ha sido un honor tenerlos a ambos como Profesores Guía y haber recibido tutoría del más alto nivel. Quisiera agradecer además a mi Profesor Guía Dr. Renato Quiñones, por su permanente apoyo para enfrentar las difíciles circunstancias derivadas de la pandemia COVID-19.

Deseo expresar mi agradecimiento al Dr. Rodrigo Montes, por su valiosa colaboración científica y por su buena disposición y paciencia en todo momento, especialmente en la estructuración de mis ideas y en el análisis estadístico durante la elaboración de la Tesis. Muchísimas gracias.

También agradezco a mis profesoras de español, Dra. Anita Ferreira y la Prof. María Elena Sähr, quienes me ayudaron mucho con el idioma, lo que fue fundamental para enfrentar los desafíos académicos, así como de la vida diaria en Chile. Mi reconocimiento también a la Srta. Cecilia Briceño, secretaria del programa de Magíster en Ciencias mención Pesquerías, quién ha sido de gran ayuda administrativa durante mis estudios de postgrado. Agradezco a la Sra. Patricia Llanos Campos por su apoyo incondicional en la gestión de los trámites del proceso de solicitud de la beca AGCI-Nelson Mandela, así como en diversos trámites desde mi llegada y durante toda mi estadía en Chile y en la Universidad.

Agradezco a las instituciones que brindaron su apoyo para financiar mis estudios y mi estadía en Chile. En primer lugar, a la Agencia Chilena de Cooperación Internacional (AGCI), que acogió positivamente mi deseo de continuar con mis estudios, otorgándome una beca para realizar mis estudios graduados en la Universidad de Concepción. Agradezco también al Programa de Estudios Ecosistémicos del Golfo de Arauco (PREGA-UDEC) y al Centro Interdisciplinario para la Investigación Acuícola (INCAR) por proveerme una beca a partir de abril de 2020 hasta el término de mis estudios de maestría. El INCAR y el PREGA además de proveerme aporte financiero, me brindaron una oportunidad extraordinaria de poder interactuar con científicos del

más alto nivel, lo que me permitió abrir mi mente y ampliar mi visión, forma de pensar y cambiar mi perspectiva sobre la forma de abordar la ciencia; Muchísimas gracias.

La investigación de esta Tesis de Grado fue financiada por el INCAR (FONDAP-ANID N°15110027) y por el proyecto PREGA Biodiversidad (OC4504401068- 4505467817), el cual es financiado por Celulosa Arauco y Constitución S.A.

Por último, pero no menos importante, quisiera agradecer profunda y especialmente a mi querida familia, mis padres y mis hermanas. Muchas gracias por su continuo apoyo en todas etapas y decisiones de mi vida.



TABLA DE CONTENIDOS

Contenidos	Pág.
AGRADECIMIENTOS	i
ÍNDICE DE FIGURAS	iii
ÍNDICE DE TABLAS.....	v
RESUMEN.....	vi
ABSTRACT.....	viii
INTRODUCCIÓN.....	1
HIPÓTESIS.....	9
OBJETIVOS.....	10
Objetivo general.....	10
Objetivos específicos.....	10
MATERIALES Y METODOS.....	12
Área de estudio.....	12
Base de datos de caudales	13
Efecto del caudal de los ríos sobre el reclutamiento de anchoveta y sardina común	15
Distribución espacio-temporal de reclutas de anchoveta y sardina común.....	19
RESULTADOS	21
Capítulo 1 - River runoff as a major driver of anchovy (<i>Engraulis ringens</i>) recruitment but not of common sardine (<i>Strangomera bentincki</i>) in south-central Chile.....	21
Capítulo 2 - Effect of river runoff on spatial and temporal distribution of anchovy (<i>Engraulis ringens</i>) and common sardine (<i>Strangomera bentincki</i>) recruits in central-south Chile	72
DISCUSIÓN GENERAL	85
CONCLUSIONES.....	106
REFERENCIAS	108
ANEXOS	118

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Mapa del área de estudio que muestra la ubicación geográfica de las principales desembocaduras de los ríos (triángulos amarillos), estaciones de fluviométricas (círculos azules), estaciones fluviométricas más cercanas (círculos negros) en la zona centro-sur de Chile. Las áreas de alta abundancia están delimitadas con un polígono celeste de norte a sur como: I (Punta Nugurne a Constitución, 35°30'S), II (desembocadura del río Itata a Bahía Concepción, 36°30'S), III (Golfo de Arauco, 37°S) y IV (Lebú, 38°20 'a Corral, 39°40'S).60
- Figura 2. Señal estacional del caudal (m^3/s^{-1}) de cada río calculada a lo largo de 20 años (1999-2019).....61
- Figura 3. Regresiones lineales (A1, A2) y no lineales (A3, A4) entre log de reclutas de *Engraulis ringens* (anchoveta) en el año t y RIVSUMt-1 durante P1 (Julio-Agosto) para el área total de estudio (paneles del lado izquierdo) y P2 (Julio-October) (paneles laterales a la derecha).....62
- Figura 4. Regresiones lineales (S1, S2) y no lineales (S3, S4) entre log de reclutas de *Strangomera benticki* (common sardine) en el año t y RIVSUMt-1 durante P1 (Julio-Agosto) para el área total de estudio (paneles del lado izquierdo) y P2 (Julio-October) (paneles laterales a la derecha).63
- Figura 5. Regresiones lineales (A1-CM, A2-SM) y no lineales (A3-CM, A4-SM) entre log reclutas de *Engraulis ringens* (anchoveta) en el año t y RIVSUMt-1 para la macrozona central (paneles del lado izquierdo) y la macrozona sur (paneles del lado derecho) durante el principal período reproductivo P2 (julio-octubre).64
- Figura 6. Regresiones lineales (S1-CM, S2-SM) y no lineales (S3-CM, S4-SM) entre log reclutas de *Strangomera bentincki* (common sardine) en el año t y RIVSUMt-1 para la macrozona central (paneles del lado izquierdo) y la macrozona sur (paneles del lado derecho) durante el principal período reproductivo P2 (julio-octubre).....65
- Figura 7. Reclutas observados (círculos negros) y observaciones ajustadas utilizando el modelo de stock-recluta de Beverton y Holt (línea punteada) para (a) *Engraulis ringens* y (b) *Strangomera bentincki* durante el período 2002-2019. La curva ajustada para el modelo de población-reclutamiento que incluye el caudal ($RIVSUM_{t-1}$) como co-variable durante P2 (julio-octubre) para la anchoveta y durante Octubre para la sardina está demarcada con una línea continua. Las observaciones que faltan (círculos blancos vacíos) corresponden a los años t para los que se disponía de estimaciones de reclutamiento (2004, 2007, 2018), pero no la biomasa desovante (SSB) en el año t-1 (2003, 2006, 2017).65
- Figura 8. Cambios en la abundancia de reclutas de *Strangomera bentincki* (A) y *Engraulis ringens* (B). Fluctuaciones anuales del caudal a escala global (RIVSUM) (C) y durante el principal periodo reproductivo (P2; Julio - Octubre) (D). La barra vertical roja indica el comienzo de la Mega-Sequía (MD).....66

Figura 9. (A) Distribución anual de los centros de gravedad de reclutamiento para *Strangomera bentincki* (triángulo) y *Engraulis ringens* (círculo) de 2001 a 2015. Los diagramas de caja (boxplot) muestran las distancias (km) entre los centros de gravedad en años consecutivos en las dos macro zonas indicadas como: (Sard_center) macro zona central, (Sard_south) macro zona sur para *Strangomera bentincki* y (Anch_center) macro zona central, (Anch_south) macro zona sur para *Engraulis ringens*. Las distancias entre los centros de gravedad de un año a otro se muestran en (B) para *Strangomera bentincki* y (C) para *Engraulis ringens*.....81

Figura 10. Regresión no lineal (función exponencial negativa) entre la distancia de los centros de gravedad de los reclutas de sardina común y anchoveta y el caudal de los ríos. (A) Relación entre CG de los reclutas de *Engraulis ringens* en la zona macro zona sur y Q_CS RIVSUM. (B) Relación entre CG de los reclutas de *E. ringens* y Q_SMZ= RIVSUM, en la zona macro zona sur. (C) Relación entre los CG de reclutas de *Strangomera bentincki* en la macrozona sur y Q_SC RIVSUM. (D) Relación entre los CG de reclutas de *S. bentincki* y Q_SMZ RIVSUM, en la macrozona sur.82



ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Localización de los ríos y sus estaciones fluviométricas en el área total de estudio, incluidas las macro-zonas central y sur. La distancia a la costa es un valor aproximado y el valor del caudal corresponde a su promedio anual calculado para el período 1999-2018. Los datos de caudales fueron obtenidos de la Dirección General de Aguas de Chile (DGA).67

Tabla 2. Ecuaciones del modelo stock-recluta con y sin la incorporación del caudal.68

Tabla 3. Resultados del modelo de regresión exponencial asintótica entre el reclutamiento de anchoveta y el caudal total del río (RIVSUMt-1) calculado para el área total de estudio (SA), la macro zona central (CMZ) y la macro zona sur (SMZ) durante meses individuales o períodos críticos seleccionados P1 (Julio-Agosto) o P2 (Julio-Octubre). pR^2 corresponde a las estadísticas de Pseudo-R-cuadrado de Nagelkerke (1991). RMSE= Error cuadrático medio. El Parámetro a correspondiente al valor asintótico del log-reclutamiento. *** $p < 0,001$, ** $p < 0,01$, * $p < 0,05$69

Tabla 4. Resultados del modelo de regresión exponencial negativa entre el reclutamiento de sardina común y el caudal (RIVSUMt-1) calculados para el área de estudio (SA), la macro-zona central (CMZ) y la macro-zona sur (SMZ) durante meses únicos o períodos críticos seleccionados P1 (julio-agosto) o P2 (julio-octubre). pR^2 corresponde a los resultados estadísticos de Pseudo-R-cuadrado de Nagelkerke (1991). RMSE= Error cuadrático medio. El parámetro b es un parámetro de escala y su inverso ($1 / b$) se conoce como la escala característica de la función. *** $p < 0,001$, ** $p < 0,01$, * $p < 0,05$70

Tabla 5. Parámetros del modelo stock recluta de Beverton-Holt (BH) con y sin caudal como co-variable para la anchoveta (P2, caudal de julio a octubre) y la sardina común (caudal de octubre). * $p < 0,05$. AIC corresponde al criterio de información de Akaike y pR^2 al pseudo-R cuadrado de Nagelkerke. RMSE= Error cuadrático medio.....71

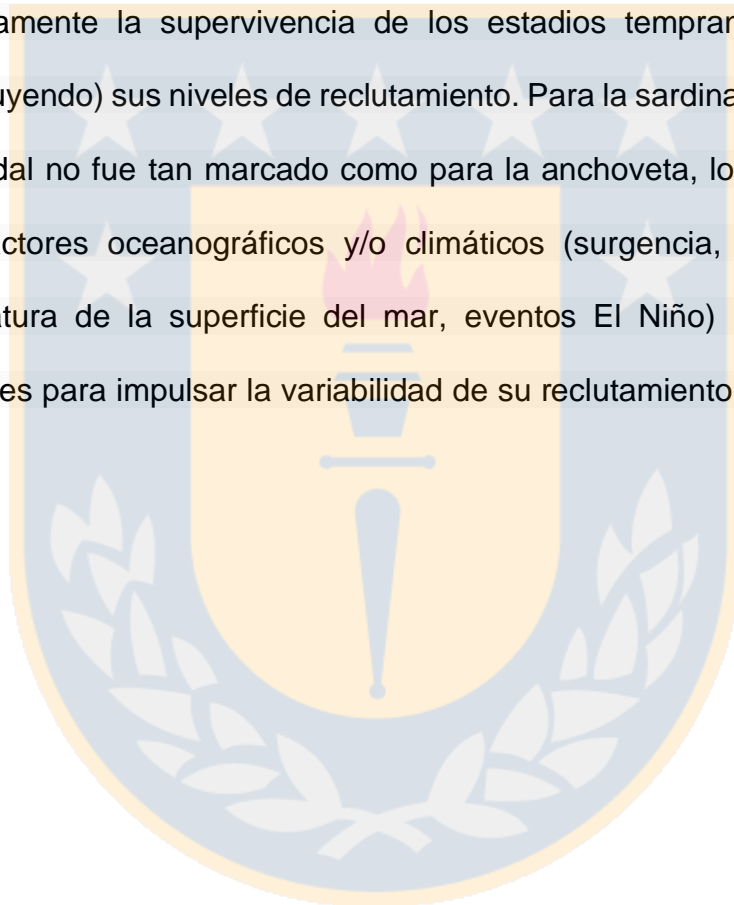
Tabla 6. Resumen de los coeficientes de correlación de Spearman (ρ) entre el cambio interanual de los centros de gravedad (CG) de los reclutas de *Strangomera bentincki* y *Engraulis ringens* en la zona centro sur de Chile y el caudal de los ríos. Q_CS: representa la RIVSUM en toda el área de estudio, Q_CMZ: RIVSUM en la macrozona central, Q_SMZ: RIVSUM en la macrozona sur. La distribución de las especies en las diferentes macrozonas es representada por Sard_center, Sard_south para las macrozonas central y sur para *S. bentincki*, respectivamente. Anch_center and Anch_south corresponden a las macrozonas centro y sur, respectivamente, para *E. ringens*.83

Tabla 7. Parámetros del modelo de regresión no lineal entre centros de gravedad de reclutas de sardina común y anchoveta y el índice RIVSUM utilizando una función exponencial negativa. * = $p < 0,05$, Q_CMZ =RIVSUM en la macro zona central, Q_SMZ= RIVSUM en la macro zona sur, Q_CS RIVSUM en ambas zonas.....84

RESUMEN

El ingreso de agua dulce a la zona costera mediante el aporte de los ríos es una de las variables ambientales importantes que influyen en la estructura de la trama trófica nerítica y en las fluctuaciones temporales de la producción pesquera costera en muchos ecosistemas en todo el mundo, principalmente debido al suministro de nutrientes. El reclutamiento es un proceso clave que produce fluctuaciones en las poblaciones de peces pelágicos pequeños explotados. Se analizó la relación entre el reclutamiento de anchoveta (*Engraulis ringens*) y sardina común (*Strangomera bentincki*) en la zona centro-sur de Chile (34°-40°S) y las fluctuaciones del caudal de los ríos durante las últimas dos décadas (1999-2018) utilizando modelos de regresión lineal y no lineal. El caudal de los ríos también se incorporó como una co-variable en el modelo stock-recluta de Beverton-Holt (BH). Se encontró que el reclutamiento de anchoveta se asocia positivamente y significativamente con el caudal de todos los ríos analizados, no sólo para el caudal calculado durante el principal período reproductivo (julio-octubre), sino también para cada mes durante el mismo periodo (P2). Esta relación detectada para anchoveta, de carácter no-lineal, sigue siendo significativa cuando se analizó el efecto del caudal para la macro- zona central (CMZ) y la macro-zona sur (SMZ). En contraste, para la sardina común, no se detectó una relación significativa entre el caudal y reclutamiento para cada río y macro zonas (CMZ, SMZ), para cada mes del principal período reproductivo o para todo el período reproductivo (julio-octubre). Además, no se detectó un efecto de

regulación denso-dependiente usando modelos stock-recluta de BH para ambas especies. En general, los resultados de este estudio resaltan la relevancia del caudal de los ríos como un factor clave en la variabilidad del reclutamiento de anchoveta. Las anomalías de caudal mensual alta (baja) durante el principal período reproductivo de la anchoveta afectarían marcadamente la supervivencia de los estadios tempranos, aumentando (disminuyendo) sus niveles de reclutamiento. Para la sardina común, el efecto del caudal no fue tan marcado como para la anchoveta, lo que sugiere que otros factores oceanográficos y/o climáticos (surgencia, rotor del viento, temperatura de la superficie del mar, eventos El Niño) podrían ser más relevantes para impulsar la variabilidad de su reclutamiento que el caudal de los ríos.



ABSTRACT

River runoff to the coastal zone is one of the most important environmental variables that influences the structure and functioning of the neritic trophic web and modulates temporal fluctuations of coastal fishery production in many ecosystems worldwide. The relationship between recruitment of anchovy (*Engraulis ringens*) and common sardine (*Strangomera bentincki*) in central-south Chile (34°-40°S) and fluctuations in river runoff was analyzed during the last two decades (1999-2018) using linear and nonlinear regression models. River runoff was also incorporated as a co-variate in Beverton-Holt (BH) stock-recruitment models. Anchovy recruitment was found to be positive and significantly associated with river runoff for all analyzed rivers both for the runoff calculated during its main reproductive period (July-October) and for each single month during this period (P2). This detected nonlinear relationship remained significant when runoff was analyzed for the central macrozone (CMZ) and southern macrozone (SMZ). In contrast, no relationship between runoff and recruitment was detected for the common sardine in any river or macrozone (CMZ, SMZ), for each month of the main reproductive season or for the whole reproductive period (July-October). No density-dependent regulation was detected using BH stock-recruitment models for either species, with or without total freshwater input (i.e., the joint discharge of all rivers; RIVSUM index) as a covariate. Our results highlight the relevance of river runoff as a major driving factor in anchovy recruitment variability, suggesting

that high (low) monthly runoff anomalies during the main reproductive period of anchovy populations markedly affect the survival of its early stages, altering recruitment success. For common sardine the runoff effect was not significant, which suggests that other oceanographic/climatic factors (wind-driven upwelling, sea surface temperature, El Niño) are more relevant in driving the variability of its recruitment than river runoff.



INTRODUCCIÓN

En poblaciones marinas explotadas, el ingreso de nuevos individuos a través del proceso de reclutamiento, representa uno de los mecanismos críticos que interviene en la dinámica de las poblaciones, y constituye una de las principales causas de las fluctuaciones que experimentan muchas pesquerías, debido a la intervención de múltiples factores ambientales (ej. temperatura, corrientes, producción primaria), biológicos, poblacionales, e interacciones tróficas con otras especies, entre otros (Lehodey et al., 2006; Hsieh et al., 2009). Dado lo anterior, analizar y comprender los factores que influyen la variabilidad del reclutamiento constituye un desafío. Al respecto existen varias hipótesis que se pueden agrupar en dos tipos: i) hipótesis mecanicistas, que consideran como causas específicas de mortalidad de estadios tempranos a factores tales como el transporte, la estabilidad de la columna de agua, la inanición y la predación (ej. Hjort , 1914; Lasker, 1978; Parrish et al., 1981; Rothschild y Osborn, 1988), y ii) hipótesis de síntesis, a través de la cual se intenta unificar o integrar varias hipótesis mecanicistas bajo un esquema conceptual único, entre las cuales destacan por ejemplo la hipótesis de la ventana ambiental óptima (Cury y Roy, 1989), la hipótesis de la triada de Bakun (Bakun, 1996) y la hipótesis miembro/expatriado (Sinclair, 1988).

Las fluctuaciones en las condiciones ambientales en diferentes escalas de tiempo y espacio afectan la dinámica de los recursos pesqueros, en especial en las zonas costeras donde tiene lugar la mayoría de la producción pesquera mundial (Checkley et al., 2017). Para las pesquerías costeras y en especial en los sistemas de borde oriental juegan un papel crucial la surgencia costera, el estrés del viento, corrientes mareales, y el aporte de nutrientes del continente, incluyendo el caudal de los ríos (Caddy y Bakun, 1994; Hickey et al., 2010, Gillson 2011).

Los ríos representan el principal vínculo de intercambio de materia entre la tierra y el océano (Robins y Halliday, 2001). Los ríos descargan anualmente alrededor de 35 000 km³ de agua dulce entre 20 y 22 billones de toneladas de sedimentos sólidos y disueltos en el océano global (Milliman et al., 2008). La descarga de los ríos en los ecosistemas costeros puede afectar profundamente la producción pesquera (Le Pape et al., 2003). Por lo tanto, en el caso de las pesquerías neríticas, existe evidencia que el aporte de los ríos tiene un efecto relevante, y podría proporcionar un entorno más favorable para el crecimiento y la sobrevivencia de los peces, especialmente durante las etapas tempranas (Lloret et al., 2004; Gillson et al., 2012; Castro et al., 2021). De esta forma, la entrada de agua dulce es uno de los factores que explican la productividad biológica de la zona costera (Díaz-Ochoa y Quiñones 2008, Gillson 2011, Castillo-Rivera 2013; Parada et al., 2013). Los principales ríos del mundo proporcionan grandes cantidades de nutrientes a las regiones adyacentes de la plataforma, por ejemplo, ecosistemas altamente productivos

están vinculados a las plumas de los ríos Columbia (Hickey et al., 2010) y Mississippi (Chagaris et al., 2015) en las zonas occidental y oriental de Estados Unidos, respectivamente.

De manera similar, se observa un incremento de la productividad local producto de la descarga de los ríos en la zona centro-sur de Chile (Masotti et al., 2018; Testa et al., 2018). Varios ríos desembocan en el ecosistema marino de la zona centro-sur de Chile, en consecuencia, se ha hipotetizado que podrían influir en el rendimiento de las pesquerías de la zona, especialmente aquellas que habitan en la zona nerítica. Por lo tanto, el ingreso de agua dulce al sistema costero mediante el caudal de los ríos puede llevar a producir fluctuaciones significativas en el ingreso de nutrientes, la producción primaria, o en el reclutamiento de peces (Soto-Mendoza et al., 2010; Parada et al., 2013; Saavedra et al., 2014, 2018).

El aporte de agua dulce proveniente de los ríos hacia el sistema costero produce importantes modificaciones en la estructura y dinámica de la columna de agua (Saldías et al., 2012), y también, se asocia a los cambios en los patrones de circulación y la estratificación vertical de la columna de agua, influenciando los procesos de intercambio de nutrientes, y por ende pueden modular la producción primaria (Anabalón et al., 2016; Gómez-Canchong et al., 2017; Jacob et al., 2018; Testa et al., 2018). Las fluctuaciones en el ingreso de agua dulce a la zona costera han sido relacionadas con la variabilidad en la producción pesquera en diversos ecosistemas a nivel global (ej., Drinkwater

y Frank, 1994; Quiñones y Montes, 2001; Lloret et al., 2004; Díaz-Ochoa y Quiñones, 2008; Gillson, 2011; Reinfelds et al., 2013; Stewart et al., 2020). Numerosos estudios han reportado asociaciones entre el caudal de los ríos y los subsiguientes reclutamientos o desembarque de peces (Quiñones y Montes, 2001; Lloret et al., 2004; Gillson et al., 2012; Meynecke et al., 2012), migraciones reproductivas, desove y éxito en el reclutamiento (Gillson, 2011; Reinfelds et al., 2013; Walsh et al., 2013).

Los peces pelágicos de tamaño pequeño que habitan en los sistemas de surgencia costeros son sensibles a la variabilidad ambiental en todas las etapas de su ciclo de vida (Cubillos et al., 2007a; Gómez et al., 2012; Checkley et al., 2017; Canales et al., 2020). Dos especies de peces pelágicos, conocidos localmente como anchoveta (*Engraulis ringens*) y sardina común (*Strangomera bentincki*), representan recursos importantes tanto para la flota industrial como para la flota artesanal de la zona centro-sur de Chile (Castro y Hernández, 2000; Cubillos y Arcos, 2002; Arteaga y Cubillos, 2008).

Ambas especies, se caracterizan por presentar ciclos de vida corto, alcanzando una longevidad máxima entre cuatro y cinco años; rápido crecimiento con oscilaciones estacionales; alta fecundidad; elevada tasa de mortalidad natural; distribución netamente costera, con límites longitudinales que en el caso de anchoveta no superan las 40 millas náuticas de la costa, asociadas con los focos de surgencia y en el caso de sardina común con la desembocadura de ríos y con la plataforma continental (Castillo et al., 2003).

Las grandes fluctuaciones que experimentan los stocks son influenciadas por la pesca y/o por el ambiente, incidiendo directa o indirectamente en la magnitud del reclutamiento, que se expresa a través del ingreso de juveniles a la fracción explotable (Hsieh et al., 2009; Gómez et al., 2012); principalmente las fases de pre-reclutamiento son las más sensibles frente a factores ambientales favorables y desfavorables (Castro y Hernandez, 2000; Castro et al., 2000).

Los cambios interanuales en la intensidad de surgencia en primavera afectan la abundancia y la disponibilidad de alimento para pequeños pelágicos en la zona centro-sur de Chile, lo que puede afectar el reclutamiento de la anchoveta y sardina común (Montecinos y Gómez 2010; Gómez et al., 2013). Eventos El Niño y La Niña influyen significativamente la zona nerítica, por lo tanto, en años fríos (La Niña) se observa un incremento en el reclutamiento de sardina común, producto del aumento de la producción biológica (Parada et al., 2013; Jacob et al., 2018). En la escala interanual, las variaciones en la descarga de los ríos está correlacionada con el ENOS (El Niño Oscilación del Sur), por el hecho de que ocurre un aumento en la precipitación durante eventos El Niño , que conllevan a un aumento en los niveles de caudal de los ríos en la zona centro-sur de Chile (Montecinos et al., 2011; Garreaud et al., 2017). En cambio La Niña, generalmente se asocia a una reducción de las precipitaciones y bajos niveles de descarga de los ríos (Montecinos et al., 2011; Parada et al., 2013).

Estudios previos revelan que durante eventos El Niño, se observa una disminución en el nivel de reclutamiento de sardina común en consistencia con una disminución en la disponibilidad de alimento para los reclutas, y cambios en los procesos de retención-concentración relacionados con el afloramiento durante el pico de desove invernal (julio-agosto), generando una disminución en su sobrevivencia (Cubillos et al., 2001; Gómez et al., 2012). Este escenario podría ser conducente a un aumento en la abundancia de anchoveta como resultado de un proceso de interacción biológica con las cohortes menos abundantes de la sardina común (Cubillos y Arcos, 2002; Gatica et al., 2007).

El aporte de agua dulce al sistema costero puede promover el incremento de la producción pesquera (Drinkwater et al., 2008), a través de varios mecanismos interrelacionados, tales como: (i) mayor crecimiento y sobrevivencia larval debido al enriquecimiento de nutrientes que aumenta la producción primaria y secundaria (Darnaude et al., 2004); (ii) alteraciones en la abundancia como resultado de fluctuaciones de salinidad que modifican la disponibilidad del hábitat (Gillson, 2011; Walsh et al., 2013); (iii) cambios en la migración de especies que alteran la capturabilidad (Drinkwater y Frank, 1994; Loneragan y Bunn, 1999; Gillson, 2011).

Sin embargo, pocos estudios han explorado el posible rol de las descargas de los ríos en la dinámica de la anchoveta y sardina común en la zona centro-sur de Chile (Soto-Mendoza et al., 2010; Saavedra et al., 2014). El periodo de

mayor actividad reproductiva para ambos recursos, comienza entre julio y agosto y se extiende hasta octubre (Cubillos y Arcos, 2002; Cubillos et al., 2007a; Claramunt et al., 2014), y dentro de este periodo se observa el incremento o mayores fluctuaciones de los caudales de los ríos y niveles de precipitación en la zona centro-sur de Chile (Montecinos et al., 2011; Valenzuela y Garreaud, 2019). La ocurrencia de altas concentraciones de anchoveta y sardina común cerca de la desembocadura de los ríos en la zona centro-sur de Chile se ha reportado en varios estudios (Castro y Hernández, 2000; Cubillos et al., 2001, 2007a; Quiñones et al., 2009; Soto-Mendoza et al., 2010; Saavedra et al., 2018).

En las evaluaciones por hidroacústica de ambos recursos, realizadas por el Instituto de Fomento Pesquero (IFOP), también se han reportado altas densidades de sardina común y anchoveta que podrían estar relacionados con la productividad generada por la descarga de nutrientes a través de los ríos (Gatica et al., 2007; Soto -Mendoza et al., 2010, Saavedra et al., 2014, 2018), que podrían incrementar la abundancia de fitoplancton y zooplancton, favoreciendo el reclutamiento, crecimiento y sobrevivencia de peces e invertebrados provocando cambios en la dinámica de las poblaciones que conforman estos ecosistemas (Castillo-Rivera, 2013; Parada et al., 2013). Se ha demostrado que los cambios producidos por la entrada de agua dulce en la zona costera centro-sur de Chile pueden modificar la composición del fitoplancton (Anabalón et al., 2016; Masotti et al., 2018; Testa et al., 2018), así como la productividad primaria y el metabolismo del plancton (Jacob et al.,

2018), lo que podría producir un efecto en cascada en niveles tróficos más altos (Anabalón et al., 2016).

En la zona centro-sur de Chile, el ingreso de agua dulce mediante el caudal de los ríos juega un papel crucial sobre procesos físicos, químicos y biológicos y en el mantenimiento de las altas tasas de productividad primaria en aguas costeras (Masotti et al., 2018, Testa et al., 2018). Frente a la variabilidad climática, la mega sequía (“Mega Drought”, MD) que ha afectado a la zona ha reducido significativamente el aporte de los ríos y niveles de precipitación durante el período 2010-2018 (Garreaud et al., 2017, 2020; Grez et al., 2020). Por esta razón, es importante comprender cómo las fluctuaciones del caudal de los ríos podrían influir en la dinámica de las pesquerías neríticas, principalmente las que presentan una gran sensibilidad respecto a la variación ambiental/climática, como es el caso de la anchoveta y la sardina común (Cubillos et al., 2007b; Yáñez et al., 2008; Gomez et al., 2012).

Las hipótesis de esta tesis se han planteado basadas en la premisa de que la variabilidad climática en diferentes escalas de tiempo/espacio afectan la dinámica de las poblaciones de la zona nerítica, especialmente para anchoveta y la sardina común en la zona centro-sur de Chile. El presente estudio tiene como objetivo probar la hipótesis de que las fluctuaciones en el caudal de los ríos afectan el reclutamiento de *Strangomera bentincki* (sardina común) y *Engraulis ringens* (anchoveta) en la zona centro-sur de Chile.

HIPÓTESIS

H1. Las fluctuaciones del caudal de ríos ejercen un efecto, en desfase temporal, sobre el éxito del reclutamiento de *Strangomera bentincki* (sardina común) y *Engraulis ringens* (anchoveta) en la zona centro-sur de Chile.

H2. Las fluctuaciones del caudal de ríos afectan la distribución espacio-temporal de los reclutas de *Strangomera bentincki* (sardina común) y *Engraulis ringens* (anchoveta) en la zona centro-sur de Chile.



OBJETIVOS

Objetivo general



Analizar el efecto del caudal de los ríos sobre la abundancia y dinámica espacio temporal de *Strangomera bentincki* (sardina común) y *Engraulis ringens* (anchoveta), en la zona centro-sur de Chile.

Objetivos específicos



Cuantificar el efecto del caudal de los ríos sobre el reclutamiento de *Strangomera bentincki* (sardina común) y *Engraulis ringens* (anchoveta) en la zona centro-sur de Chile, durante el periodo 2000-2019.



Analizar los cambios de distribución espacial y temporal de *Strangomera bentincki* (sardina común) y *Engraulis ringens* (anchoveta) en función de la variabilidad del caudal de los ríos en la zona centro-sur de Chile, durante el periodo 2000-2019.



MATERIALES Y METODOS

Área de estudio

El área de estudio del presente trabajo corresponde a la zona nerítica de la zona centro-sur de Chile (Figura 1; 33°-40 °S). Dentro de las zonas de desove de anchoveta y sardina común en la costa centro-sur, se han observado altas abundancias de huevos y larvas en cuatro áreas: (i) Punta Nugurne a Constitución (35°30' S), (ii) Desembocadura del río Itata a la Bahía de Concepción (36°30' S), (iii) Golfo de Arauco (37°S), y (iv) Lebú a Corral (38°20' a 39°40' S) (Cubillos et al., 2007a; Claramunt et al., 2014; Bustos et al., 2020).

El área de estudio se separó en dos macro-zonas: la macro-zona central (CMZ) y la macro-zona sur (SMZ) (Figura 1). Las zonas CMZ y SMZ, son parte de las cuatro macro zonas definidas por la Dirección General de Aguas de Chile (DGA), en base a características hidrológicas, climáticas y topográficas (DGA, 2016b): Norte (desde las regiones de Arica y Parinacota hasta Coquimbo); Central (desde Valparaíso hasta las regiones del Maule); Sur (desde Bio-Bío a las regiones de Los Lagos); y Austral (desde Aysén hasta Magallanes). La descarga media anual de los ríos varía entre $\sim 105.917 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ y $915.164 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ en la macro-zona central y entre $\sim 17.42 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ y $522.37 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ en la macro-zona del sur durante el período de estudio (1999-2018; Tabla 1).

Base de datos de caudales

Se seleccionaron estaciones de medición de caudales (m^3/s) de los ríos Maipo, Mataquito, Maule, Itata, Biobío, Carampangue, Lleu-Lleu, Cautín, Toltén, Calle-Calle y Bueno ubicados cerca de la zona costera (Figura 1) (~ 22 km; Tabla 1). Los datos de caudal de las estaciones seleccionadas, monitoreadas a escala diaria, fueron obtenidas de la Dirección General de Agua de Chile (DGA-<https://snia.mop.gob.cl/BNAConsultas/reportes>), y del Centro de Ciencia del Clima y la Resiliencia (CR)² (<http://explorador.cr2.cl>). Las observaciones faltantes para el período de estudio 1999-2018 ($n = 20$) se completaron utilizando las observaciones de la estación más cercana (Figura 1) utilizando una regresión lineal, calculada utilizando todos los datos mensuales no faltantes coincidentes en la estación de interés y la estación de más cercana (Harvey et al., 2012; Arriagada et al., 2021). La consistencia entre los datos originados y los datos observados se comprobó utilizando un análisis de curva de doble masa (Gao et al., 2017; Pirnia et al., 2019) (Figura 7, Anexos).

La dinámica estacional de los caudales de cada río se determinó utilizando valores promedios mensuales de caudal calculados durante un periodo de 20 años (1999-2018, Figura 2). Los valores promedio mensuales de caudal muestran un comportamiento similar para todos los ríos, que muestran picos principales/menores durante las temporadas de invierno/verano (Figura 2).

La descarga conjunta de los ríos se calculó y se le nombró operativamente como la variable “RIVSUM”. Dado que los ríos analizados corresponden a más del 90% de los caudales del área de estudio (Alvarez-Garretón et al., 2018), RIVSUM es un indicador de la entrada total de agua dulce mediante el caudal de los ríos en el área de estudio en la zona costera del centro-sur de Chile. Los datos de caudal se analizaron a escala mensual (es decir, el período de los meses seleccionados) y a escala anual, utilizando datos de cada río individualmente (escala local) y utilizando el indicador RIVSUM (escala global). Además, se evaluó el efecto del caudal en la macro-zona central (CMZ) y macro-zona sur (CMS) sobre la dinámica del reclutamiento de ambas especies. Basado en el ciclo de vida de ambas especies en la zona centro-sur de Chile, se seleccionaron dos períodos (períodos críticos) de ingreso de agua dulce (utilizando RIVSUM) para determinar la influencia del caudal de los ríos sobre el reclutamiento anual de anchoveta y sardina común.

El primer período (P1) cubre los meses de julio a agosto, que se considera históricamente como el principal período de desove (Cubillos y Arcos, 2002). El segundo período (P2) se extiende de julio a octubre, basado en diversos estudios que han detectado cambios interanuales marcados en la extensión e intensidad del desove en las investigaciones de evaluación hidroacústica realizadas anualmente por el IFOP, mostrando altos indicadores reproductivos dentro de este segundo período (Saavedra et al., 2014, 2018).

Base de datos pesqueros

Se obtuvieron datos de las evaluaciones hidroacústicas (RECLAS) correspondientes al período 2000-2019 ($n = 20$) llevadas a cabo por el IFOP que se realizan cada temporada de verano para estimar la biomasa de los reclutas (en peso) y la abundancia (en número) de anchoveta y sardina común (Anexos Tabla 7) en la zona central-sur de Chile (Saavedra et al., 2014; 2018). Las estimaciones anuales de los reclutas y la abundancia de ambas especies se utilizaron para determinar su relación con la variabilidad temporal del caudal. Además, se utilizaron las estimaciones de la biomasa desovante detectadas mediante el método de producción diaria de huevos (DEPM), las cuales se encontraban disponibles para el período 2002-2019 (Grendi et al., 2020). La biomasa DEPM para la anchoveta y la sardina común se utilizaron para proceder con el análisis de la relación stock-recluta, incorporando la variabilidad del caudal de los ríos en el modelo de la relación stock-recluta (SR) de Beverton y Holt (BH).

Efecto del caudal de los ríos sobre el reclutamiento de anchoveta y sardina común

Se realizaron análisis de regresión para detectar la posible relación entre el reclutamiento de las especies y caudal de los ríos. Basado en la premisa de que el caudal del río puede afectar las etapas tempranas del ciclo de vida de la anchoveta o sardina común (es decir, en el principal período de desove), y sus efectos se observarían más tarde en el período de reclutamiento. Por lo

tanto, las regresiones siempre se llevaron a cabo con un año de desfase en la serie de tiempo de reclutamiento, debido a que ambas especies reclutan principalmente al final del primer año de vida (Arteaga y Cubillos, 2008; Claramunt et al., 2014; Saavedra et al., 2018). Los valores de reclutamiento para el año t (R_t) se relacionaron con los valores de caudal anuales o mensuales (meses seleccionados) del año $t-1$ (Q_{t-1}). Se utilizó la corrección de Bonferroni para tener en cuenta las pruebas múltiples y para disminuir la probabilidad de rechazar incorrectamente una hipótesis nula (es decir, cometer un error de tipo I). Los valores de p "*p_value*" ajustados se calcularon de acuerdo con el número de hipótesis probadas (Bretz et al., 2011). Por ejemplo, cuando se realizaron regresiones lineales entre el reclutamiento de anchoveta y la esorrentía para once ríos ($m=11$, una regresión para cada río analizado), los valores de p se ajustaron de acuerdo con m .

Efecto del caudal de ríos y la biomasa desovante sobre el reclutamiento

Se llevaron a cabo análisis exploratorios de regresiones lineales simples y múltiples, con el caudal de los ríos y la biomasa desovante como variables predictoras. Luego, se utilizaron modelos de regresión no lineal (Seber y Wild, 2003) para detectar cualquier mejora en los ajustes de los modelos de regresión lineal. Una curva exponencial asintótica (Crawley, 2007), similar a la conocida función de Michaelis-Menten (Ritz y Streibig, 2008) fue seleccionada para los modelos de regresión no lineal cuando solo el caudal fue utilizado para detectar algún efecto sobre el reclutamiento de la anchoveta, ya que de igual forma que en el modelo de Beverton-Holt, se verifica una límite superior para la variable dependiente (Reclutamiento).

Para la sardina común, los análisis preliminares revelaron una ligera disminución en el reclutamiento a medida que aumenta el caudal y, por esa razón, se utilizó una función exponencial negativa (Bolker, 2008). Se aplicó la corrección de Bonferroni para tener en cuenta las pruebas múltiples tal como se aplicó en la sección anterior. Estudios previos sugieren factores de regulación denso-dependientes juegan un rol importante en la dinámica temporal de ambas especies (Pedraza-Garcia y Cubillos, 2008; Canales et al., 2020), por lo tanto, el modelo Beverton y Holt (BH) (Beverton y Holt, 1993) fue incorporado en los análisis. El modelo BH, se basa en el supuesto de que existe competencia por el alimento y el espacio entre los juveniles, y que la

tasa de mortalidad de los juveniles (es decir, el reclutamiento) depende, por lo tanto, de la densidad (Hilborn y Walters, 1992; Chen e Irvine, 2001). Se utilizaron modelos BH para ajustar las relaciones stock-recluta (SR) con y sin caudal, como variable explicativa (Tabla 2).

El caudal se incorporó a los modelos SR utilizando el período P2 (julio a octubre). Sin embargo, también llevaron a cabo análisis en escala mensual (i.e. julio, agosto, septiembre, octubre, noviembre, diciembre) (Anexos, Tablas 1, 2).

Los análisis se realizaron utilizando el programa estadístico y de programación R (R Development Core Team 2017, versión 3.5.0) y el desempeño de cada modelo se evaluó utilizando el criterio de información de Akaike (AIC) (Burnham y Anderson, 2002) y el pseudo-R-cuadrado (pR^2) de los modelos no lineales se calcularon utilizando la función de Nagelkerke incluida en el paquete R "rcompanion" (Mangiafico, 2015). Los modelos que incorporan el efecto del caudal de los ríos fueron comparados con el modelo stock-reclutamiento que sólo incorpora a la biomasa desovante como co-variable. El pseudo-R-cuadrado se estimó como:

$$pR^2 = 1 - \exp\left[-\frac{2}{n}\{l(\hat{\beta}) - l(0)\}\right] = 1 - \left\{\frac{L(0)}{L(\hat{\beta})}\right\}^{\frac{2}{n}} \quad (1)$$

donde $l(\hat{\beta}) = \log L(\hat{\beta})$ y $l(0) = \log L(0)$ corresponden a las funciones de verosimilitud del modelo ajustado y nulo, respectivamente (Nagelkerke, 1991).

Distribución espacio-temporal de reclutas de anchoveta y sardina común

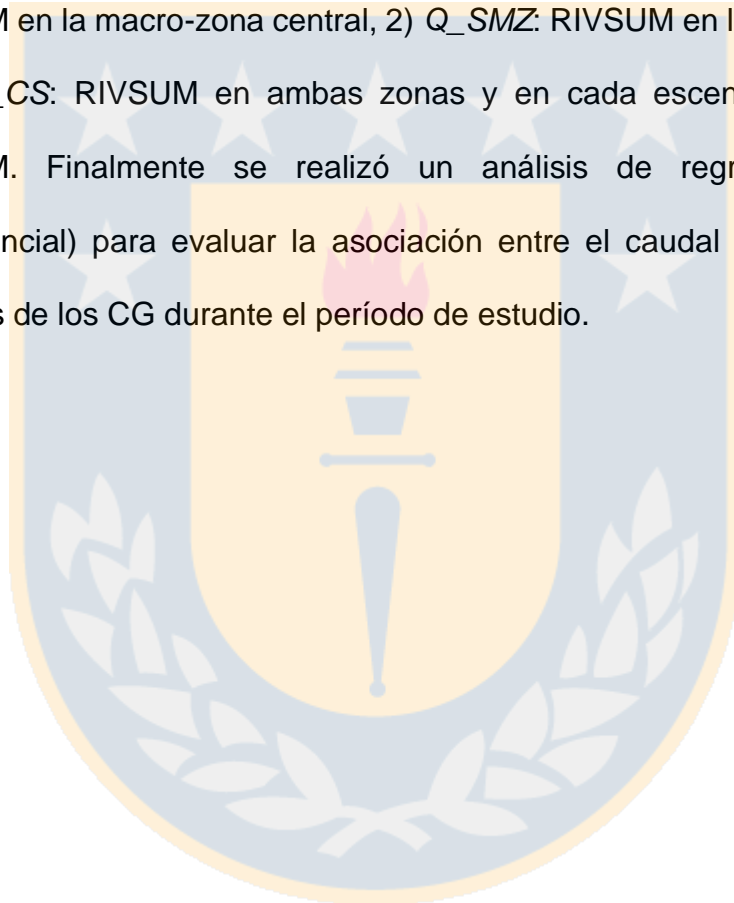
La distribución espacial de los reclutas (densidad acústica) de ambas especies se mapearon como puntos únicos, utilizando el sistema de información geográfica (GIS), con información compuesta para los años observados (i.e. 2001-2015). Se utilizó el centro de gravedad (CG) (Wuillez et al., 2007) para resumir las ubicaciones de los reclutas de anchoveta y sardina común, y de esta forma evaluar cambios espaciales (cambios o movimientos) de ambos recursos a lo largo de los años. El CG se calculó como la media de las coordenadas geográficas de longitud y latitud (lon y lat) según lo definido por las ecuaciones:

$$CG_{lat,t} = \frac{\sum_{n=1}^n lat_i * \omega_{i,t}}{\sum_{n=1}^n \omega_{i,t}} \quad (2)$$

$$CG_{lon,t} = \frac{\sum_{n=1}^n lon_i * \omega_{i,t}}{\sum_{n=1}^n \omega_{i,t}} \quad (3)$$

Los centros de gravedad se obtuvieron para anchoveta y sardina común en cada área de concentración identificada por año y luego se mapearon utilizando el software QGIS para su visualización. Los cambios interanuales de los CG fueron determinados por la trayectoria y la distancia (km) entre los CG de años consecutivos. Se exploró hasta qué grado los cambios en los

centros de gravedad estarían asociados con la variabilidad del caudal de los ríos (RIVSUM) utilizando análisis de correlación de Spearman. Se eligió un test no-paramétrico debido al conjunto de datos relativamente corto disponibles (es decir, 15 años para la variabilidad interanual). Los análisis se realizaron considerando tres escenarios de variación del caudal: 1) Q_{CMZ} : RIVSUM en la macro-zona central, 2) Q_{SMZ} : RIVSUM en la macro-zona sur y 3) Q_{CS} : RIVSUM en ambas zonas y en cada escenario se utilizó el RIVSUM. Finalmente se realizó un análisis de regresión no lineal (exponencial) para evaluar la asociación entre el caudal de los ríos y los cambios de los CG durante el período de estudio.



RESULTADOS

Capítulo 1 - River runoff as a major driver of anchovy (*Engraulis ringens*) recruitment but not of common sardine (*Strangomera bentincki*) in south-central Chile

Este capítulo ha sido publicado como: Zunguza A, Montes R.M., Cubillos L.A. and Quiñones R.A. (2022). River Runoff as a Major Driver of Anchovy (*Engraulis ringens*) Recruitment but Not of Common Sardine (*Strangomera bentincki*) in Central-South Chile. *Front. Mar. Sci.* 9:800759. doi: 10.3389/fmars.2022.800759



ORIGINAL RESEARCH
published: 11 February 2022
doi: 10.3389/fmars.2022.800759



River Runoff as a Major Driver of Anchovy (*Engraulis ringens*) Recruitment but Not of Common Sardine (*Strangomera bentincki*) in Central-South Chile

Afonso Zunguza^{1,2}, Rodrigo M. Montes^{2,3}, Luis A. Cubillos^{1,4} and Renato A. Quiñones^{1,2,3*}

¹ Programa de Magister en Ciencias con Mención en Pesquerías, Departamento de Oceanografía, Universidad de Concepción, Concepción, Chile, ² Interdisciplinary Center for Aquaculture Research (INCAR), Universidad de Concepción, Concepción, Chile, ³ Programa de Estudios Ecosistémicos del Golfo de Arauco (FREGA), Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile, ⁴ Centro de Investigación Oceanográfica COPAS Sur-Austral and COPAS COASTAL, Universidad de Concepción, Concepción, Chile

OPEN ACCESS

Edited by:

Jose Luis Iriarte,
Austral University of Chile, Chile

Reviewed by:

Margaret Siple,
National Oceanic and Atmospheric
Administration (NOAA), United States
Bernardo Patti,
National Research Council (CNR), Italy

*Correspondence:

Renato A. Quiñones
rquinone@udec.cl

Specialty section:

This article was submitted to
Marine Fisheries, Aquaculture
and Living Resources,
a section of the journal
Frontiers in Marine Science

Received: 24 October 2021

Accepted: 06 January 2022

Published: 11 February 2022

Citation:

Zunguza A, Montes RM,
Cubillos LA and Quiñones RA (2022)
River Runoff as a Major Driver
of Anchovy (*Engraulis ringens*)
Recruitment but Not of Common
Sardine (*Strangomera bentincki*)
in Central-South Chile.
Front. Mar. Sci. 9:800759.
doi: 10.3389/fmars.2022.800759

River runoff to the coastal zone is one of the most important environmental variables that influences the structure and functioning of the neritic trophic web and modulates temporal fluctuations of coastal fishery production in many ecosystems worldwide. The relationship between recruitment of anchovy (*Engraulis ringens*) and common sardine (*Strangomera bentincki*) in central-south Chile (34°–40°S) and fluctuations in river runoff was analyzed during the last two decades (1999–2018) using linear and nonlinear regression models. River runoff was also incorporated as a co-variate in Beverton-Holt (BH) stock-recruitment models. Anchovy recruitment was found to be positive and significantly associated with river runoff for all analyzed rivers both for the runoff calculated during its main reproductive period (July–October) and for each single month during this period. This detected nonlinear relationship remained significant when runoff was analyzed for the central macrozone (CMZ) and southern macrozone (SMZ). In contrast, no relationship between runoff and recruitment was detected for the common sardine in any river or macrozone (CMZ, SMZ), for each month of the main reproductive season or for the whole reproductive period (July–October). No density-dependent regulation was detected using BH stock-recruitment models for either species, with or without total freshwater input (i.e., the joint discharge of all rivers; RIVSUM index) as a covariate. Our results highlight the relevance of river runoff as a major driving factor in anchovy recruitment variability, suggesting that high (low) monthly runoff anomalies during the main reproductive period of anchovy populations markedly affect the survival of its early stages, altering recruitment success. For common sardine the runoff effect was not significant, which suggests that other oceanographic/climatic factors (wind-driven upwelling, sea surface temperature, El Niño) are more relevant in driving the variability of its recruitment than river runoff.

Keywords: anchovy, sardine, river runoff, recruitment, small pelagics, Eastern South Pacific, Chile

1. Introduction

Several factors are drivers of fluctuations in marine fish populations, which may be due to a combination of climate variability, population dynamics and trophic interactions with other species (Lehodey et al., 2006). Fluctuations in environmental conditions at different time and space scales affect the dynamics of fishery resources. Most fishery production worldwide occurs in coastal regions, which are largely associated with coastal upwelling, wind stress and tidal mixing, and land-based runoff including major river flows (Caddy and Bakun, 1994). River discharge appears to be one of the most important environmental variables in this regard (Drinkwater and Frank, 1994; Palomera et al., 2007; Sabates et al., 2007; Reinfelds et al., 2013); it may produce significant fluctuations in nutrient transport, primary production and fish recruitment (Quiñones and Montes, 2001; Soto-Mendoza et al., 2010; Parada et al., 2013; Bonanno et al., 2016), and consequently in the biomass of fish stocks in central-south Chile.

Variability in river runoff is associated with changes in circulation patterns and vertical stability, modifying mixing and exchange processes of nutrients in the coastal zone and accordingly modulating primary production (Anabalón et al., 2016; Gómez-Canchong et al., 2017; Jacob et al., 2018; Testa et al., 2018). Changes in freshwater flow have been linked to fishery production (e.g. Drinkwater and Frank, 1994; Quiñones and Montes, 2001; Lloret et al., 2004; Díaz-Ochoa and Quiñones, 2008; Gillson, 2011). River runoff plays a main role

in physical, chemical and biological processes in coastal regions (Masotti et al., 2018; Testa et al., 2018; Saldías and Lara, 2020). Many studies report relationships between river runoff and subsequent fish landings (Quiñones and Montes, 2001; Lloret et al., 2004; Gillson et al., 2012; Meynecke et al., 2012), reproductive migrations, spawning and recruitment success (Gillson, 2011; Reinfelds et al., 2013; Walsh et al., 2013).

Small pelagic fish that inhabit coastal upwelling systems are especially sensitive to the variability of the environment during all stages of their life cycle (Cubillos et al., 2007a; Gomez et al., 2012; Checkley et al., 2017; Canales et al., 2020). Two small pelagic fish, anchovy (*Engraulis ringens*) and common sardine (*Strangomera bentincki*), are important species for both industrial and small-scale purse-seine fleets in central-south Chile (Castro and Hernandez, 2000; Cubillos and Arcos, 2002; Arteaga and Cubillos, 2008). Inter-annual changes in spring upwelling intensity affect the abundance and availability of planktonic food for small pelagic fish in central-south Chile, regulating the recruitment of common sardine (Montecinos and Gómez 2010; Gomez et al., 2012; Parada et al., 2013).

El Niño and La Niña significantly modify the neritic environment; in cold years (La Niña) there is an increase in common sardine recruitment as a result of an increase in biological production (Parada et al., 2013; Jacob et al., 2018). Variations in river discharge among years are correlated with El Niño Southern Oscillations (ENSO), since an increase in precipitation in central

Chile during El Niño years leads to high river flows (Montecinos et al., 2011; Garreaud et al., 2017). Conversely, La Niña is often associated with a decrease in precipitation and low river discharge (Montecinos et al., 2011; Parada et al., 2013). During El Niño periods, the recruitment levels of common sardine decrease consistent with a decline in the availability of food for the pre-recruits and changes in the vertical structure of the oxygen concentration, generating a decrease in survival (Cubillos et al., 2001; Gomez et al., 2012).

This scenario could lead to an increase in the abundance of anchovy as a result of interaction with the less abundant cohorts of common sardine (Cubillos and Arcos, 2002; Gatica et al., 2007). However, few studies have explored the possible role of freshwater input on the dynamics of common sardine and anchovy in central-south Chile, and without conclusive results (Soto-Mendoza et al., 2010; Saavedra et al., 2014). The maximum reproductive activity of both species occurs mainly in the second semester, beginning between July and August and extending until October (Cubillos and Arcos, 2002; Cubillos et al., 2007a; Claramunt et al., 2014); this is the period when the highest river flows as well as rainfall take place in central-south Chile (Montecinos et al., 2011; Valenzuela and Garreaud, 2019).

The occurrence of large concentrations of anchovy and common sardine near the mouth of the rivers of central-south Chile was highlighted in several studies (Castro and Hernandez, 2000; Cubillos et al., 2001, 2007a; Quiñones et al., 2009; Soto-Mendoza et al., 2010; Saavedra et al., 2018). Hydroacoustic

assessments of both species carried out by the Chilean Institute for Fisheries Development (IFOP) also reported high acoustic densities of both resources that may be related to productivity generated by the discharge of nutrients through the rivers (Saavedra et al., 2014, 2018). Furthermore, it has been shown that changes produced by freshwater inflow into the coastal zone off central-south Chile can modify the composition of phytoplankton (Anabalón et al., 2016; Masotti et al., 2018; Testa et al., 2018), as well as primary productivity and plankton metabolism (Jacob et al., 2018), which consequently could have a cascading effect on higher trophic levels (Anabalón et al., 2016). River runoff and precipitation in central-south Chile have a marked effect on physical, chemical and biological processes of marine ecosystems, maintaining high primary productivity rates in coastal waters (Testa et al., 2018; Masotti et al., 2018).

Considering the Mega Drought (MD) that affected central-south Chile and significantly altered the spatial and temporal dynamics of runoff and precipitation levels during the 2010-2018 period (Garreaud et al., 2017, 2019; Grez et al., 2020), it is of great relevance to understand how river runoff fluctuations can influence recruitment dynamics of anchovy and common sardine, which are especially sensitive to environmental variability at all stages of their life cycle (Cubillos et al., 2007b; Yáñez et al., 2008; Gomez et al., 2012). The hypothesis of this study was formulated based on the premise that changes in freshwater input to the coastal zone at different time/spatial scales may be contributing to the triggering of marked changes in anchovy and

common sardine population dynamics in central-south Chile. In consequence, we tested the hypothesis that river runoff fluctuations could affect early stages of anchovy and common sardine life cycles, especially during their main reproductive periods, resulting in significant variation in their recruitment.

2. Materials and methods

2.1 Study area

This study is focused on the coastal zone of central-south Chile (Figure 1; 33°-40°S). High abundances of anchovy and common sardine eggs have been observed in four areas within the spawning areas of this zone: (i) Punta Nugurne to Constitución (35°30'S), (ii) mouth of the Itata River to Concepción Bay (36°30'S), (iii) Arauco Gulf (37°S), and (iv) Lebú to Corral (38°20' to 39°40'S) (Cubillos et al., 2007a; Claramunt et al., 2014; Bustos et al., 2020). The study area (SA) was separated into two macrozones: the central macrozone (CMZ) and the southern macrozone (SMZ) (Figure 1). The annual mean river discharge varied from $\sim 105.91 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$ to $915.16 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$ in the central macrozone, and from $\sim 17.42 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$ to $522.37 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$ in the southern macrozone during the study period (1999-2018; Table 1).

2.2 River runoff data

Gauging stations in the Maipo, Mataquito, Maule, Itata, Bio-Bio, Carampangue, Lleu-Lleu, Cautín, Toltén, Calle-Calle and Bueno rivers (Figure 1) located close to the coast (ca. ~22 km on average; Table 1) were selected for further analysis. Daily runoff data from selected stations were provided by the Chilean General Water Directorate (DGA-<https://snia.mop.gob.cl/BNAConsultas/reportes>) and the Center of Climate and Resilience Research (<http://explorador.cr2.cl>). Missing observations for the 1999-2018 study period (Supplementary Material Table 1) were filled in using linear regressions incorporating all coincident non-missing monthly data of the gauge of interest and its closest gauging station (Harvey et al., 2012; Arriagada et al., 2021; Supplementary Material Table 2). The consistency between the filled time series and the data obtained from the nearby gauging station was tested using double mass curve analysis (Gao et al., 2017; Pirnia et al., 2019) (Supplementary Figure 1).

The seasonal dynamics of runoff of each river was determined using monthly means calculated over 20 years (1999-2018, Figure 2). Monthly means of runoff show similar behavior for all rivers, with major/minor peaks during the winter/summer seasons (Figure 2). The joint discharge of all rivers was calculated and is operationally called RIVSUM. Since analyzed rivers correspond to more than 90% of the total runoff of the study area (Alvarez-Garreton et al., 2018), RIVSUM is an indicator of total river freshwater input to the coastal zone of central-south Chile. Runoff data was analyzed monthly (i.e.

period of selected months) and annually using data from each river individually (local scale) and using the RIVSUM indicator (global scale). The effect of runoff from the central macrozone (CMZ) and the southern macrozone (SMZ) on the recruitment dynamics of both species was also analyzed. Based on the life cycle of both species in central-south Chile, we selected two periods of river runoff (using RIVSUM) to determine the influence of runoff on anchovy and common sardine annual recruitment. The first period (P1) covers from July to August, which is historically considered as the main spawning period (Cubillos and Arcos, 2002); the second period (P2) extends from July to October, because marked inter-annual changes in spawning extent and intensity, showing high reproductive indicators within this second period, were detected in acoustic surveys conducted annually by the Chilean Institute for Fisheries Development (IFOP) (Supplementary Material Table 3).

2.3 Fishery data

Acoustic surveys carried out by the Chilean Institute for Fisheries Development (IFOP) were conducted every summer season during the 2000-2019 period ($N=20$) to estimate the biomass of recruits (in weight) and abundance (in number) of anchovy and common sardine (Supplementary Material Acoustic Surveys, Supplementary Material Table 3) in the central-south zone of Chile (Saavedra et al., 2014, 2018). Annual estimates of both species' recruits and abundances were used later to determine their relationship with runoff variability. Estimates of the spawning stock biomass obtained by applying the

Daily Egg Production Method (DEPM) were also available for 2002-2019 (Grendi et al., 2020). The DEPM biomass for anchovy and common sardine were used to analyze stock-recruitment relationships, incorporating river runoff variability into classical stock-recruitment (SR) Beverton-Holt (BH) models.

2.4 Effect of river runoff on recruitment

Regression analyses were conducted to detect the relationship (if any) between recruitment of both species and river runoff. Based on the premise that river runoff may affect early stages of fish life cycles (i.e. main spawning period), its effects would be observed later during the recruitment period. Hence regressions were always carried out lagging the recruitment time series by one year, because both fish species recruit to the fishery at the end of the first year of life (Arteaga and Cubillos, 2008; Claramunt et al., 2014; Saavedra et al., 2018). Recruit values for year t (R_t) were related to annual or monthly (selected months) runoff values of year $t-1$ (Q_{t-1}).

Bonferroni correction was used to account for multiple testing and to decrease the probability of incorrectly rejecting a null hypothesis (i.e., of making a Type I error). Adjusted p-values were calculated according to the number of hypotheses tested (Bretz et al., 2011). For example, when linear regressions between anchovy recruitment and runoff for eleven rivers were conducted ($m=11$, one regression for each analyzed river), p-values were adjusted according to m .

2.5 Effect of river runoff and spawning stock biomass on fish

recruitment

Linear and multiple linear regression analyses, with river runoff and spawning biomass as predictor variables, were conducted as exploratory analyses. Then nonlinear regression models (Seber and Wild, 2003) were used to detect any improvement in model fit over simpler linear models. An asymptotic exponential curve (Crawley, 2007), similar to the well-known Michaelis-Menten function (Ritz and Streibig 2008) was selected in nonlinear regression models when only runoff was used to detect any effect on anchovy recruitment, because as in the Beverton-Holt fishery model, an upper limit for the dependent variable (recruitment) exists.

As runoff increases, we expect a nonlinear increase in anchovy recruitment up to a maximum level, beyond which it remains constant. For common sardine, a negative exponential function (Bolker, 2008) was used because preliminary analyses revealed a slight decrease in common sardine recruitment as runoff increases. Bonferroni correction to account for multiple testing was used as applied in the previous section. Previous studies suggest that density-dependence plays a role in the regulation of the temporal dynamics of both species (Pedraza-Garcia and Cubillos, 2008; Canales et al., 2020) and for that reason, Beverton-Holt (BH) models (Beverton-Holt, 1993) were included in our analyses.

BH models use a form of density-dependent compensation, which may cause the recruitment to level out (compensation) at high spawning-stock biomass. They rely on the assumption that there is competition for food and space among juveniles, and that the mortality rate of juveniles (i.e. recruitment) is thus density dependent (Hilborn and Walters, 1992; Chen and Irvine, 2001). BH models were used to fit stock-recruitment (SR) relationships without (eq. 1) and with (eq. 2) river runoff as an explanatory variable, as:

$$R = [aS(b + S)^{-1}]e^{\varepsilon} \quad (1)$$

$$R = [aS(b + S)^{-1}]e^{qQ}e^{\varepsilon} \quad (2)$$

where R and S correspond to recruitment (number) and spawning stock biomass (tons), respectively, a and b are the parameters of the stock-recruitment model, a being the estimated maximum number of recruits, parameter q accounts for runoff effect, and the term e^{ε} is the lognormal distribution of the errors ε . Q corresponds to river runoff (m^3s^{-1}) and is expressed in equation (2) as an anomaly, which is the deviation from the mean calculated for the whole time series as in Santojani et al., (2006).

River runoff was incorporated into SR models using the P2 (July-October) period. However, analyses were also conducted that take into account monthly runoff (i.e. July, August, September, October, November, December). The months of November and December were also analyzed due the fact that it

has been verified that the maximum reproductive indicators of both species can be observed until December in some years (Saavedra et al., 2018). Performance of each fitted model was estimated by model comparison using the Akaike Information Criterion (AIC) (Burnham and Anderson, 2002).

Analyses were conducted using the R statistical and programming software (R Development Core Team 2017, version 3.5.0); the pseudo-R-squared (pR^2) from non-linear models were calculated using the Nagelkerke function included in the R package “rcompanion” (Mangiafico, 2015). Stock-recruitment models without the incorporation of river runoff as a covariate were used as a comparison (null) model. Pseudo-R-squared was estimated as:

$$pR^2 = 1 - \exp\left[-\frac{2}{n}\{l(\hat{\beta}) - l(0)\}\right] = 1 - \left\{\frac{L(0)}{L(\hat{\beta})}\right\}^{\frac{2}{n}} \quad (3)$$

Where $l(\hat{\beta}) = \log L(\hat{\beta})$ and $l(0) = \log L(0)$ correspond to the log likelihoods of fitted and null models, respectively (Nagelkerke, 1991).

3. Results

3.1 Effect of single rivers on anchovy and common sardine recruitment using linear and non-linear models

When the effect of runoff during the main reproductive period (P2) on anchovy recruitment was analyzed for each river individually using linear regression models, significant associations ($p < 0.05$) were detected for the Mataquito, Carampangue and Lleu-Lleu rivers (Supplementary Material Table 4). For common sardine, no significant associations between recruitment and runoff were found for any river (Supplementary Material Table 4). When this effect was analyzed for anchovy using non-linear models, parameter a was found to be significant for all rivers of the study area, and b was detected as significant for all except for the Cautín, Calle-Calle and Bueno rivers. Marked improvements over linear models were detected using pR^2 , which increased between 11.8% and 41.7% for the Bueno and Maule rivers, respectively (Supplementary Material Table 5). For common sardine, nonlinear regression models show that for all rivers parameter a was significant ($p < 0.001$) but b was non-significant. This means that a significant decrease in recruitment could not be detected. Improvements in model fits using pR^2 were not as marked as for anchovy; their values varied between 0.002% for the Cautín River and 16% for the Itata and Carampangue rivers (Supplementary Material Table 6).

3.2 Effect of total freshwater input (RIVSUM) on anchovy and common sardine recruitment using linear and non-linear models

Positive/negative relationships between river runoff and recruitment of anchovy/sardine were found at different time scales when runoff was analyzed for the total study area (SA) using linear regression models. Marked and significant associations ($p < 0.05$) between anchovy recruitment at year t (R_t) and $RIVSUM_{t-1}$ were found at monthly scales (July-August, $p = 0.05$, $r^2 = 30.4\%$; July-October, $p < 0.05$, $r^2 = 39.9\%$) (Figure 3; Supplementary Figure 2), and also for the central macrozone (CMZ; $r^2 = 32.6\%$, $p < 0.05$) and southern macrozone (SMZ; $r^2 = 47.5\%$, $p < 0.01$). Non-significant associations were found at an annual scale ($p > 0.05$, $r^2 = 41.61\%$).

For common sardine no significant associations ($p > 0.05$) were found at any time or spatial scale using linear regression models (Figure 4; Supplementary Figure 3). Further analyses using nonlinear regression models showed that anchovy recruitment was significantly associated ($p < 0.01$ for a , $p < 0.05$ for b) with $RIVSUM_{t-1}$ at a monthly scale (July-December, Table 2), and during the main reproductive periods (P1, P2) for the total study area (Figure 3; Table 2, Supplementary Figure 4).

anchovy recruitment was also significantly associated with total runoff ($RIVSUM_{t-1}$) during the main reproductive period (P2) for the central (CMZ; $pR^2 = 36\%$, $p < 0.001$) and southern macrozones (SMZ, $pR^2 = 52\%$, $p < 0.001$)

(Figure 5, Table 2): a major improvement over linear regression models. Out-of-sample prediction from nonlinear models shows that as runoff increases, anchovy recruitment tends to asymptotic levels (Figures 3, 5). On the contrary, a decrease in runoff produced a marked and accelerated reduction in recruitment, especially for runoff from the central macrozone (Figure 5). This result is in agreement with those who found that environmental factors, but not density-dependence, are more relevant for the prediction of anchovy recruitment in central-south Chile (Canales et al. 2020).

For common sardine, nonlinear regression parameter b was not significant ($p > 0.05$) for $RIVSUM_{t-1}$ at a monthly and aggregated scale (P1, P2; Supplementary Figure 5) for all spatial scales (SA, CMZ, SMZ; Figure 6, Table 3). This means that a significant decrease in common sardine recruitment cannot be detected as river runoff increases. Accordingly, small improvements in pR^2 were detected (no greater than 14%) comparing nonlinear to linear regression models (Table 3). Among all nonlinear models tested for anchovy recruitment, those fitted using total runoff from the southern macrozone (SMZ) and total study area (SA) calculated during the main reproductive period (P2) show the lowest root mean square error (RMSE) (Table 2).

For sardine, as expected, all nonlinear models show higher values than those obtained for anchovy (Table 3). No significant patterns are visible in autocorrelation plots of residuals from linear and nonlinear models between anchovy/sardine recruitment and $RIVSUM_{t-1}$ during P1 and P2 (Supplementary

Figure 6, Supplementary Figure 7), respectively. Residuals from linear and nonlinear models between anchovy/sardine recruitment and $RIVSUM_{t-1}$ during P2 for the central and southern macrozones behaves as white noise. For the models applied to sardine recruitment only one coefficient at lag 7 is outside the 95% confidence intervals (Supplementary Figure 8, Supplementary Figure 9).

3.3 Linear regression and stock recruitment models with and without runoff as a covariate

At a macroscale (total study area), anchovy spawning stock biomass at year $t-1$ (SSB_{t-1}) was not associated ($p>0.05$) with recruitment at year t (R_t) using a simple linear regression model. Spawning stock biomass was still non-significant after including it into a multiple linear regression model, and only $RIVSUM$ at year $t-1$ ($RIVSUM_{t-1}$) was found to be statistically significant ($p<0.05$). This latter model that includes $RIVSUM_{t-1}$ explains over 70% of recruitment variability ($r^2=72.41\%$). For common sardine, SSB_{t-1} and $RIVSUM_{t-1}$ were not associated ($p>0.05$) with recruitment (R_t) using simple and multiple linear regression models.

For anchovy and sardine, the Beverton-Holt (BH) stock-recruitment model showed non-significant ($p>0.05$) parameters (a, b). Marked improvements in model fits (pR^2) were detected for both species when q (associated with runoff, $RIVSUM_{t-1}$) calculated during the main reproductive period P2 (July-October)

was included as a covariate in the BH model; however, non-significant coefficients associated with runoff were detected (Table 4). The lowest root mean square error (RMSE) was obtained for the anchovy BH stock-recruitment model using $RIVSUM_{t-1}$ as a covariate (Table 4).

Observed trends in anchovy recruitment are better tracked when $RIVSUM_{t-1}$ was incorporated as a covariate in the stock-recruitment (SR) model for the July-October period (P2) in comparison with fitted recruitment using the BH model (Figure 7). For common sardine, fitted recruitment using the BH model with runoff as a covariate is much closer to observed recruitment than observations fitted using only the BH model. This improvement can also be observed, for example, when $RIVSUM_{t-1}$ during the month of October was included in the BH model (Figure 7). Pseudo- R^2 for those models were 35% and 31% for anchovy and common sardine, respectively (Table 4).

However, non-significant q associated with $RIVSUM_{t-1}$ were detected at a monthly scale during the July-December period when the relationship between monthly total runoff and recruitment of both species was analyzed using the BH model with covariates (Supplementary Material Tables 7, 8). The incorporation of runoff in SR models led to a decrease in AIC values and consequently to an increase in model support (Table 4). These results indicate that the relationship between recruitment for anchovy and common sardine and total freshwater input is better described by a nonlinear rather than a linear model.

Our results also suggest that freshwater input plays a major role for anchovy and sardine recruitment; however, BH stock recruitment models with runoff as a covariate, in the form that were parametrized in this study, are not able to detect the significant effect of runoff on recruitment.

4. Discussion

Our study not only confirms but also quantifies for the first time the magnitude of the relationship between anchovy/common sardine recruitment and runoff variability in central-south Chile. anchovy and common sardine recruitment are generally positively and negatively affected by river runoff, respectively. Previous studies suggested a possible link between recruitment of both species and runoff in this area (Soto-Mendoza et al., 2010; Saavedra et al., 2014, 2018), but the effect of runoff on recruitment was not quantified. Since common sardine and anchovy are similar in size, their growth and reproduction strategies are similar; they tend to form mixed schools (Cubillos et al., 2001; Arteaga and Cubillos, 2008; Claramunt et al., 2014) Some similarities could be expected in terms of the effect of climatic or oceanographic factors on recruitment, however, our results indicate contrasting effects of freshwater input on the recruitment dynamics of these species.

Anchovy recruitment was markedly affected by runoff variability for almost all rivers of the study area, especially during its main reproductive period (July-October), while common sardine recruitment was not affected by freshwater

input at this scale. The same results were obtained for both species when the effect of total freshwater input (RIVSUM) on recruitment dynamics was quantified. Anchovy recruitment was markedly affected by total freshwater input during its main reproductive period (July-August, July-October) for both macrozones (central and southern macrozones). This effect became clearer when a nonlinear asymptotic exponential curve was used to quantify the effect of runoff on recruitment (Figure 3, Figure 5), especially for the southern macrozone (SMZ), for which a much better fit was obtained compared to a linear model (SMZ, $pR^2=52\%$, $p<0.001$). For common sardine, no association between total freshwater input and recruitment could be detected at any spatial or temporal scale.

4.1 Effect of individual river runoff during anchovy and sardine reproductive periods on recruitment

Each river makes a different contribution to recruitment variability for anchovy and common sardine. When considering runoff during the main reproductive period (P2, July-October) for the whole study area using nonlinear regression models (Supplementary Material Tables 5, 6), the effect was always positive for anchovy, whereas no effect was detected for common sardine.

Specifically, as in the applied nonlinear regression model approach, the asymptotic parameter a (Bolker, 2008) represents the maximum level of recruitment, and its estimate for anchovy fluctuates around 12 on a logarithmic scale; a maximum recruitment biomass close to 163000 t could be expected

when rivers of the study area reach their maximum historical runoff levels. Other factors that can influence recruitment (e.g. wind-driven upwelling) were not considered in this study, and therefore these results should be interpreted with caution, because recruitment is also affected by other multiple factors that can vary over time. Consequently, we believe that runoff can be used as a broad indicator of recruitment variability for anchovy for the whole study area, but not for common sardine.

4.2 Effect of aggregate runoff (RIVSUM) during anchovy and common sardine reproductive periods on recruitment

Our results show a marked association between anchovy recruitment and fluctuations in total river runoff (*RIVSUM*) during the main reproductive activity period (P2, July-October), extending also until December (Table 2). Those results support our hypothesis that river runoff is a key factor in the dynamics of anchovy recruitment, promoting optimal environmental conditions that improve development and growth of early stages of anchovy, enhancing recruitment success. A recent study found that changes in salinity have an effect on hatching and hatching enzyme expression in anchovy off central Chile, suggesting that decreases in seawater salinity (due to increased rainfall and/or river runoff) during the spawning period may increase hatching success (Castro et al., 2021). The Mega Drought (MD) that has affected central-south Chile since 2010 produced a consistent decrease in runoff (30-60% relative to historical values) and plume areas (35 to 60%) of all rivers within the central

macrozone (Boisier et al., 2016; Garreaud et al., 2017; Alvarez-Garreton et al., 2018); a reduction in phytoplankton biomass was also observed in coastal areas influenced by the Maipo and Mataquito rivers (Masotti et al., 2018). Under this scenario, we hypothesize that decreased runoff values, reduced plume area and the reduction of phytoplankton biomass may have contributed to the reduction of food availability for anchovy due to a lower nutrient supply. At the same time, enhanced salinity levels (due to reduced runoff) may have contributed to reduce the hatching success of anchovy eggs.

One main mechanism that has been proposed to explain the effect of runoff on anchovy recruitment in other parts of the world is that an increase (decrease) in river runoff levels could contribute to an increase (decrease) in the spawning area and the area favorable to post-larval recruitment (Lloret et al., 2004; Santojanni et al., 2006; Martín et al., 2008). Periods of marked decrease in runoff levels could be detrimental to anchovy recruitment. Therefore, considering the current reduction of river runoff and freshwater input to the coastal zone in central-south Chile due to climate change and water use for anthropogenic activities (Garreaud et al., 2017, 2019; Grez et al., 2020), a decrease in recruitment level of anchovy is likely to occur during years of reduced runoff.

Many studies have shown a relationship between freshwater input to the coastal system (through river runoff and/or precipitation) and recruitment variability of neritic fish populations (Quiñones and Montes, 2001; Lloret et al.,

2004; Santojanni et al., 2006; Martín et al., 2008; Gillson, 2011; Meynecke et al., 2012). For anchovy populations, a strong correlation was detected between Ebro river runoff (Mediterranean Sea) in spring and anchovy landings one year later (Lloret et al., 2004), suggesting that river runoff influences spawning and the survival rate of early stages of this species. There is also evidence that an increase in runoff levels of the Po River in the Adriatic Sea (Santojanni et al., 2006) and the Rhône River in the Gulf of Lions (Catalan Coast of the northwestern Mediterranean Sea) are associated with an increase in anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment (Lloret et al., 2001) and landings (Martín et al., 2008), respectively.

No association was found between recruitment and river runoff during the main reproductive period for the common sardine. This does not mean that runoff plays no role in the dynamics of common sardine recruitment, but it may be more affected by other factors like sea surface temperature and density-dependent (endogenous) mechanisms (Pedraza-Garcia and Cubillos, 2008; Canales et al., 2020).

4.3 Stock recruitment models with and without runoff as a covariate

A significant effect of the spawning biomass was observed on anchovy recruitment variability using a Beverton-Holt stock-recruitment (SR) model (Table 4). A significant and positive effect of runoff on anchovy recruitment was

detected when *RIVSUM* for the July-October period was included as a covariate in the SR model, but the effect of SSB_{t-1} disappeared (Table 4), which suggests that SSB_{t-1} is not a dominant factor in the regulation of anchovy recruitment. These latter results agree with the weak influence of density-dependent regulation detected for anchovy populations in central-south Chile (Pedraza-Garcia and Cubillos, 2008; Canales et al., 2020). These authors reported an explained variance of the per capita population growth rate that varied between 23% and 15%.

According to Canales et al., (2020), an anchovy model with a climate effect (Southern Oscillation Index, SOI) performed better than a model using the endogenous effect alone. Considering the weak density dependence effect in anchovy populations detected in previous studies and similar results obtained in this study, we believe that river runoff plays a key role in the dynamics of anchovy recruitment variability, but we note that it is not the only factor involved in the regulation of its recruitment.

No effect of SSB_{t-1} on recruitment was detected for common sardine with or without $RIVSUM_{t-1}$ as a covariate. It has been found that density dependence only explains 27% of common sardine biomass variability (Canales et al., 2020). Our results are generally consistent with previous studies that reported weak or absence of SR relationships in small pelagic fishes in different ecosystems as a consequence of climatic fluctuations that affect survival from hatching to recruitment, so that recruitment is largely uncoupled from spawning biomass (Szuwalski et al., 2015; Checkley et al., 2017; Hilborn et al., 2017;

Canales et al., 2020). In consequence, our results support the hypothesis that fluctuations in river runoff during the main reproductive period for anchovy (P2, July-October) and for common sardine (October) have an effect on the variability of recruitment in both species, being more evident and significant for anchovy than for common sardine.

A fitted *SR* model that includes runoff as a covariate performed well in tracking anchovy recruitment variability over time except for 2016 (Figure 7). The year 2016 is the only year for the whole study period that shows an observed recruit level that is far from fitted model; in this case, observed recruits are remarkably higher than fitted recruits (Figure 7). The anchovy recruitment success for 2016 can be explained by the presence of less abundant cohorts of common sardine the same year through a biological mechanism of interaction (Cubillos and Arcos 2002, Cubillos et al., 2006).

Recruitment of common sardine appears to be negatively associated with sea surface temperature (SST) anomalies observed during its pre-recruitment period (August-December; Cubillos and Arcos, 2002) and with the SST in the El Niño 3.4 region (Gómez et al., 2012), which means that a warm (cold) habitat is unfavorable (favorable) for common sardine recruitment. A strong El Niño event that started by mid-2015 characterized by an El Niño 3.4 index that reached +2.1 °C during the austral summer of 2016 (the second highest value since 1948), affected the southeast Pacific down to Patagonia (Santoso et al., 2017; León-Muñoz et al., 2018; Garreaud et al., 2019). In addition, the Southern Annular Mode (SAM) reached its highest value during the summer

of 2016, producing extreme dry conditions over this area. These anomalous warm habitat conditions could have been detrimental to the survival of common sardine offspring during the pre-recruit period of 2015, as appears to have occurred during El Niño 1997-1998 (Cubillos and Arcos, 2002). Extreme positive SST anomalies could reflect changes in food availability for common sardine during its pre-recruitment period, and a small year-class of common sardine favors the offspring survival of anchovy through an opportunistic competitive advantage mechanism (Cubillos and Arcos, 2002).

This scenario could explain the difference between fitted and observed values of anchovy recruitment for 2016 (Figure 7). The marked decrease in anchovy recruitment (recruitment failure) that started in 2010 and lasted for several years coincides with the beginning of the Mega Drought (MD). The MD has triggered important changes in primary productivity in the coastal zone off central-south Chile. Rivers located in the central macrozone reduce their runoff, plume areas and nutrient export by about 50% in comparison to values observed before 2010, which translates into a marked reduction in the chlorophyll pool within their plumes (Masotti et al., 2018).

Drought events or reduced river runoff are commonly accompanied by changes in the abundance of neritic fisheries, which in some cases can lead to recruitment failure (e.g. Gillson et al., 2012; Costalago et al., 2018). Our results reinforce the idea that fluctuations of freshwater entry to the coastal zone due to decreased river runoff is a significant factor that affects the recruitment of anchovy.

It is important to remark that *SR* models incorporating $RIVSUM_{t-1}$ performed much better than linear multiple regression models ($pR^2=35\%$ for anchovy and $pR^2=31\%$ for sardine), which means that nonlinear models should be used to quantify the dynamics of recruitment, which increase (decrease) for anchovy (common sardine) and tend to an asymptote at high (low) levels of runoff considering or not considering the spawning stock biomass of each species.

It was found for the common sardine that positive anomalies of river runoff during October are associated with a small decrease in annual recruitment using the BH stock recruitment model. Among the mechanisms that can lead to reduced recruitment due to a marked increase in runoff in central-south Chile, Quiñones and Montes (2001) suggested that excessively high flow rates could be detrimental to the recruitment of species inhabiting estuaries (the rock cod, *Eleginops maclovinus*), because eggs and larvae could be transported offshore to less favorable environments.

Fitted Beverton-Holt stock-recruitment models that included $RIVSUM_{t-1}$ during October as a covariate performed relatively well in tracking common sardine recruitment variability at the beginning (2003-2009) and at the end (2016-2019) of the analyzed time period, but clearly runoff between 2009 and 2014 was not the main factor controlling common sardine recruitment between 2010 and 2015 (Figure 7). Abnormal large-scale climate conditions due to a combined Pacific Decadal Oscillation Index (PDO) and Regional Precipitation Index (RPI) that reached its lowest historical value since 1948 during a similar

time period between 2010 and 2014 produced an extended cold and dry period that affected central-south Chile (Garreaud et al., 2019). During this period the PDO (calculated from May to September) was in a cold phase (mean PDO=-0.45), and the RPI also fluctuated around its lowest values (RPI<0.6), which meant a rainfall deficit of 30% (Garreaud et al., 2019). This scenario, low PDO/low RPI, indicates one of the most extreme periods of the MD that manifested as an uninterrupted sequence of dry years that started in 2010, severely affecting central-south Chile (Figure 8).

According to our results, the reduced runoff during this period should enhance an increase in common sardine recruitment. This tendency was generally observed in the trajectory of fitted recruitment observations using the BH model with runoff as a covariate, however, it is also clear that extremely high observed recruitment levels of common sardine (e.g. 2012) cannot be explained using only total freshwater input (Figure 7). The dynamics of common sardine may have been mostly affected by sea surface temperature (SST) associated with upwelling favorable winds during 2010-2015, and not by river runoff.

There is evidence that cold (hot) habitat conditions during the pre-recruitment period are favorable (unfavorable) for common sardine growth rates (Canales et al., 2020) and recruitment (Cubillos and Arcos 2002, Gomez et al., 2012). Under this scenario, the strong and weak La Niña of 2010 and 2011, respectively (Santoso et al., 2017) would have contributed most to the two

highest common sardine recruitment observations in 2011 and 2012 (Figure 7). In contrast, the strong El Niño that started by mid-2015 (Santoso et al., 2017), and the abnormally high sea water temperatures recorded in central-south Chile during the spring of 2015 and summer of 2016 (León-Muñoz et al., 2018) would be the main cause of the low sardine recruitment observed during 2016 (Figure 7)), as was reported for El Niño years of 1997 and 2002 (Gómez et al., 2012).

The MegaDrought, 25% of which has been attributed to anthropogenic climate change (Boisier et al., 2016), produced a marked reduction in rainfall/runoff levels in central-south Chile. The reduction in freshwater discharge of major rivers like the Bio-Bio and Itata rivers produced a 25-75% decrease of nitrate and phosphate export to the coastal zone - nutrients which are essential for phytoplankton growth, larval development and feeding of sardine and anchovies (Grez et al., 2020). The high rainfall variability in the study area and climate model uncertainties make it difficult to predict the response of local rainfall to anthropogenic climate forcing (Boisier et al., 2016).

In this context, state-of-the-art general circulation models forced with a high emission scenario project to year 2050 a deficit of 15-20% in precipitation levels in central Chile (Collins et al., 2013). Obviously, this reduction in rainfall will reduce runoff levels accordingly, due to the strong association between annual rainfall and runoff (RIVSUM) in the study area, in which rainfall explains 84% of runoff variance. According to our results, anchovy recruitment will be

reduced independently from high levels of spawning stock biomass. However, the runoff/anchovy recruitment association found in this study is only valid for the historical (1999-2018) runoff range detected for the central macrozone (~5900-21380 m³/s) and southern macrozone (~7000-13270 m³/s). According to out-of-sample predictions of anchovy recruitment based on runoff (Figures 3, 5), anchovy recruitment tends to decrease markedly (below these runoff levels) or to reach an asymptote (above these runoff levels), but other factors can interact with runoff or play a more relevant role than runoff in modulating recruitment outside these ranges. For sardine, spawning stock biomass and runoff levels are not relevant factors in the modulation of recruitment, and coastal chlorophyll, spring upwelling intensity and sea surface temperature appear to be determinant for the prediction of recruitment scenarios (Gomez et al., 2012).

Our results show that the magnitude of the association between anchovy recruitment and river runoff tended to be more marked for rivers whose mouths are located close to historically high egg abundance areas detected for anchovy and common sardine populations (Figure 1). This means that runoff models from rivers located at the extremes of the study area, which are the Maipo River at the northern edge of the central macrozone and the Bueno and Calle-Calle rivers at the southern edge of the southern macrozone, performed poorer (larger AIC) than models fitted to their closest rivers (smaller AIC) (Supplementary Material Table 5). The Maipo River mouth is located far from its closest historically high egg abundance area detected for anchovy, which

extends from Punta Nugurne to Constitución (35°30'S) (Figure1), which is probably the main cause of its reduced influence on anchovy recruitment. The Calle-Calle and Bueno river mouths are located at the southern edge of the study area, close to the end and out of the most southerly high egg abundance area that extends from Lebú to Corral (38°20'S to 39°40'S) (Figure1). Again, the distance of river mouths to high egg abundance areas detected for anchovy plays a role when trying to evaluate the magnitude of anchovy recruitment based on river runoff input to the coastal zone.

There is evidence that small rivers (small runoff levels) can produce large plumes (Saldías et al., 2012, 2016), and therefore the location of their mouths in relation to high egg abundance areas could be more relevant than their runoff levels for evaluating their effect on anchovy recruitment. This could be the case for the Carampangue, Mataquito and Lleu-Lleu rivers, whose mouths are located close to high egg abundance areas of anchovy (Figure.1); their runoff levels do not exceed ca. 33% of the Itata runoff or ca. 13% of the Bio-Bio runoff (Figure 2), but their regression models performed as well or better than those applied to the Itata or Bio-Bio rivers to explain anchovy recruitment variability (Supplementary Material Tables 4, 5).

Early life stages of anchovy and common sardine in central-south Chile are markedly influenced by wind-driven upwelling, ENSO events, sea surface temperature and by the coastal morphology that favors the retention of their eggs and larvae (Castro and Hernández 2000; Cubillos et al., 2001, 2006; Gomez et al., 2012). Therefore, future studies should be focused on analyzing

the interaction of those factors with river runoff and also on quantifying their joint impact on anchovy recruitment variability. If the reduced runoff observed during the last decade (2010-2020) in rivers of central Chile (Alvarez-Garreton et al., 2021) persist, recruitment of anchovy populations will probably remain at low levels, stressing the health status of these populations even more.

Acknowledgements

The authors would like to thank two anonymous reviewers whose comments and suggestions greatly improved the manuscript. This research was funded by the Interdisciplinary Center for Aquaculture Research (INCAR; FONDAP-ANID Project N°15110027) and by the Programa de Estudios Ecosistémicos del Golfo de Arauco (Grant PREGA N° 4505467817; Faculty of Natural and Oceanographic Sciences of the University of Concepción) financed by Celulosa Arauco y Constitución S.A.

References

Alvarez-Garreton, C., Mendoza, P. A., Pablo Boisier, J., Addor, N., Galleguillos, M., Zambrano-Bigiarini, M., et al. (2018). The CAMELS-CL dataset: Catchment attributes and meteorology for large sample studies-Chile dataset. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 22, 5817-5846. doi:10.5194/hess-22-5817-2018.

Alvarez-Garreton, C., Boisier, J., Garreaud, R., Seibert, J., Vis, M. (2021). Progressive water deficits during multiyear droughts in basins with long hydrological memory in Chile. *Hydrology and Earth System Sciences* (25)1: 429-446. <https://doi.org/10.5194/hess-25-429-2021>.

Anabalón, V., Morales, C. E., González, H. E., Menschel, E., Schneider, W., Hormazabal, S., Valenciabe, L. and Escribano, R. (2016). Micro-phytoplankton community structure in the coastal upwelling zone off Concepción (central

Chile): Annual and inter-annual fluctuations in a highly dynamic environment. *Prog. Oceanogr.* 149, 174–188. doi:10.1016/j.pocean.2016.10.011.

Arriagada, P., Karelavic, B., Link, O. (2021). Automatic gap-filling of daily streamflow time series in data-scarce regions using a machine learning algorithm. *Journal of Hydrology* 598: 126454. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2021.126454>.

Arteaga, M., Cubillos, L. A. (2008). Análisis de los cambios de abundancia de sardina común (*Strangomera bentincki*): Estructura año calendario versus año biológico. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 36, 137–151. doi:10.3856/vol36-issue2-fulltext-1.

Bakun, A., 1996. Patterns in the ocean. Ocean processes and marine population dynamics. University of California Sea Grant, California, USA, in cooperation with Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, La Paz, Baja California Sur, Mexico. 323 pp

Beverton, R. J. H., Holt, S. J. (1993). On the Dynamics of Exploited Fish Populations. doi:10.1007/978-94-011-2106-4.

Boisier, J. P., Rondanelli, R., Garreaud, R. D., Muñoz, F. (2016). Anthropogenic and natural contributions to the Southeast Pacific precipitation decline and recent megadrought in central Chile. *Geophys. Res. Lett.* 43, 413–421. doi:10.1002/2015GL067265.

Bolker, B. M. (2008). *Ecological Models and Data in R*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Bonanno, A., Barra, M., Basilone, G., Genovese, S., Rumolo, P., Goncharov, S., et al. (2016). Environmental processes driving anchovy and sardine distribution in a highly variable environment: the role of the coastal structure and riverine input. *Fish. Oceanogr.* 25, 471–490. doi:10.1111/fog.12166.

Bretz F., Hothorn, T., Westfall, P. (2011). *Multiple Comparisons Using R*. CRC Press, Boca Raton.

Burnham, K.P., Anderson, D.R. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference. A Practical Information-Theoretic Approach*, Second Edition, Springer.

Bustos, B., Cubillos, L. A., Claramunt, G., and Castro, L. R. (2020). Daily anchovy (*Engraulis ringens*) egg mortality rates in different spawning zones along the Chilean coast. *Reg. Stud. Mar. Sci.* 35, 101200. doi:10.1016/j.rsma.2020.101200.

- Caddy, J. F., and Bakun, A. (1994). A tentative classification of coastal marine ecosystems based on dominant processes of nutrient supply. *Ocean Coast. Manag.* 23, 201–211. doi:10.1016/0964-5691(94)90019-1.
- Canales, T. M., Lima, M., Wiff, R., Contreras-Reyes, J. E., Cifuentes, U., and Montero, J. (2020). Endogenous, Climate, and Fishing Influences on the Population Dynamics of Small Pelagic Fish in the Southern Humboldt Current Ecosystem. *Front. Mar. Sci.* 7, 1–14. doi:10.3389/fmars.2020.00082.
- Castro, L. R., and Hernandez, E. H. (2000). Early Life Survival of the Anchoveta *Engraulis ringens* Off Central Chile during the 1995 and 1996 Winter Spawning Seasons. *Trans. Am. Fish. Soc.* 129, 1107-1117. [https://doi.org/10.1577/15488659\(2000\)129%3C1107:ELSOA%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/15488659(2000)129%3C1107:ELSOA%3E2.0.CO;2).
- Castro, L.R., Morin, V., Tiznado, O., Miranda, A., Soto, S., and Gonzalez, M. (2021). Effects of salinity changes on hatching, hatching-gene expression, and hatching-enzyme expression in anchoveta *Engraulis ringes* eggs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 658, 181-194. Doi: 10.3354/meps.13548.
- Checkley, D. M., Asch, R. G., and Rykaczewski, R. R. (2017). Climate, Anchovy, and Sardine. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 9, 469–493. doi:10.1146/annurev-marine-122414-033819.
- Chen, D. G., and Irvine, J. R. (2001). A semiparametric model to examine stock–recruitment relationships incorporating environmental data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58, 1178–1186. doi:10.1139/f01-037.
- Christian Ritz and Jens Carl Streibig (2008). *Nonlinear Regression with R*. Springer, Copenhagen DOI: 10.1007/978-0-387-09616-2.
- Claramunt, G., Cubillos, L. A., Castro, L., Hernández, C., and Arteaga, M. (2014). Variation in the spawning periods of *Engraulis ringens* and *Strangomera bentincki* off the coasts of Chile: A quantitative analysis. *Fish. Res.* 160, 96–102. doi:10.1016/j.fishres.2013.09.010.
- Collins, M., et al. (2013), Long-term climate change: Projections, commitments and irreversibility. Pages 1029-1136, In *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Edited by T. F. Stocker et al. Cambridge Univ. Press, Cambridge, U. K., and New York.
- Costalago, D., Potter, P., Pattrick, P., and Strydom, N. A. (2018). Influence of environmental variables on the larval stages of anchovy, *Engraulis encrasicolus*, and sardine, *Sardinops sagax*, in Algoa Bay, South Africa. *Environ. Biol. Fishes* 101, 225–236. doi:10.1007/s10641-017-0693-z.

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

Cubillos, L. A., Arcos, D. F., Bucarey, D. A., and Canales, M. T. (2001). Seasonal growth of small pelagic fish off Talcahuano, Chile (37°S, 73°W): A consequence of their reproductive strategy to seasonal upwelling? *Aquat. Living Resour.* 14, 115–124. doi:10.1016/S0990-7440(01)01112-3.

Cubillos, L. A., Castro, L., Claramunt, G., Oyarzún, C. (2006). Evaluación del stock desovante de anchoveta y sardina común entre la V y X Región, año 2005. Fondo de Investigación Pesquera, Informe Técnico.

Cubillos, L. A., Ruiz, P., Claramunt, G., Gacitúa, S., Núñez, S., Castro, L. R., et al. (2007a). Spawning, daily egg production, and spawning stock biomass estimation for common sardine (*Strangomera bentincki*) and anchovy (*Engraulis ringens*) off central southern Chile in 2002. *Fish. Res.* 86, 228–240. doi:10.1016/j.fishres.2007.06.007.

Cubillos, L. A., Serra, R., and Fréon, P. (2007b). Synchronous pattern of fluctuation in three anchovy fisheries in the Humboldt Current System. *Aquat. Living Resour.* doi:10.1051/alr:2007017.

Cubillos, L.A., Castro, L.R., Soto, S. (2020). Evaluación del stock desovante de anchoveta y sardina común entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos, año 2019. Instituto de Fomento Pesquero, Valparaíso, Informe Técnico.

Díaz-Ochoa, J. A., and Quiñones, R. A. (2008). Relationship of precipitation, freshwater input, and sea level height with the abundance of the white shrimp (*Litopenaeus occidentalis*; Street, 1871) off Buenaventura, eastern tropical Pacific. *Fish. Res.* 92, 148–161. doi: 10.1016/j.fishres.2008.01.002.

Drinkwater, K. F., and Frank, K. T. (1994). Effects of river regulation and diversion on marine fish and invertebrates. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 4, 135–151. doi:10.1002/aqc.3270040205.

Drinkwater, K. F., and Myers, R. A. (1987). Testing predictions of marine fish and shellfish landings from environmental variables. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44, 1568–1573. doi:10.1139/f87-189.

Gao, P., Li, P., Zhao, B., Xu, R., Zhao, G., Sun, W., et al. (2017). Use of double mass curves in hydrologic benefit evaluations. *Hydrol. Process.* 31, 4639–4646. doi:10.1002/hyp.11377.

Garreaud, R. D., Alvarez-Garreton, C., Barichivich, J., Pablo Boisier, J., Christie, D., Galleguillos, M., et al. (2017). The 2010-2015 megadrought in central Chile: Impacts on regional hydroclimate and vegetation. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 21, 6307–6327. doi:10.5194/hess-21-6307-2017.

Garreaud, R. D., Boisier, J. P., Rondanelli, R., Montecinos, A., Sepúlveda, H. H., and Veloso-Aguila, D. (2019). The Central Chile Mega Drought (2010–2018): A climate dynamics perspective. *Int. J. Climatol.* 40, 421–439. doi:10.1002/joc.6219.

Gatica, C., Arteaga, M., Giacaman, J., and Ruiz, P. (2007). Tendencias en la biomasa de sardina común (*Strangomera bentincki*) y anchoveta (*Engraulis ringens*) en la zona centro-sur de Chile, entre 1991 y 2005. *Investig. Mar.* 35, 13–24. doi:10.4067/s0717-71782007000100002.

Gillson, J. (2011). Freshwater flow and fisheries production in estuarine and coastal systems: Where a drop of rain is not lost. *Rev. Fish. Sci.* 19, 168–186. doi:10.1080/10641262.2011.560690.

Gillson, J., Suthers, I., and Scandol, J. (2012). Effects of flood and drought events on multi-species, multi-method estuarine and coastal fisheries in eastern Australia. *Fish. Manag. Ecol.* 19, 54–68. doi:10.1111/j.1365-2400.2011.00816. x.

Gomez, F., Montecinos, A., Hormazabal, S., Cubillos, L. A., Correa-Ramirez, M., and Chavez, F. P. (2012). Impact of spring upwelling variability off southern-central Chile on common sardine (*Strangomera bentincki*) recruitment. *Fish. Oceanogr.* 21, 405–414. doi:10.1111/j.1365-2419.2012.00632. x.

Grendi, C., Cubillos, L., Castro, L., Soto, S., Claramunt, G., Bonicelli, J., Cifuentes, U. 2020. Evaluación del stock desovante de anchoveta y sardina común entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos, año 2019. Instituto de Fomento Pesquero, Valparaíso, Informe Técnico.

Grez, P. W., Aguirre, C., Farías, L., Contreras-López, M., and Masotti, Í. (2020). Evidence of climate-driven changes on atmospheric, hydrological, and oceanographic variables along the Chilean coastal zone. *Clim. Change.* doi:10.1007/s10584-020-02805-3.

Harvey, C.L., Dixon, H., Hannaford, J. 2012. An appraisal of the performance of data-infilling methods for application to daily mean river flow records in the UK. *Hydrology Research* 43 (5): 618-636. <https://doi.org/10.2166/nh.2012.110>.

Hilborn, R., Amoroso, R. O., Bogazzi, E., Jensen, O. P., Parma, A. M., Szuwalski, C., et al. (2017). When does fishing forage species affect their predators? *Fish. Res.* 191, 211–221. doi: 10.1016/j.fishres.2017.01.008.

Hilborn, R., and Walters, C. J. (1992). *Managing Fisheries. Quant. Fish. Stock Assess. choice, Dyn. Uncertain.* 1, 451–538.

Jacob, B. G., Tapia, F. J., Quiñones, R. A., Montes, R., Sobarzo, M., Schneider, W., et al. (2018). Major changes in diatom abundance, productivity, and net community metabolism in a windier and dryer coastal climate in the southern Humboldt Current. *Prog. Oceanogr.* 168, 196–209. doi: 10.1016/j.pocean.2018.10.001.

Lehodey, P., Alheit, J., Barange, M., Baumgartner, T., Beaugrand, G., Drinkwater, K., et al. (2006). Climate variability, fish, and fisheries. *J. Clim.* 19, 5009–5030. doi:10.1175/JCLI3898.1.

León-Munõz, J., Urbina, M. A., Garreaud, R., and Iriarte, J. L. (2018). Hydroclimatic conditions trigger record harmful algal bloom in western Patagonia (summer 2016). *Sci. Rep.* 8, 1–10. doi:10.1038/s41598-018-19461-4.

Lloret, J., Lleó, J., Sole, I. and Fromentin, J.M. (2001) Fluctuations of landings and environmental conditions in the north-western Mediterranean Sea. *Fish. Oceanogr.* 10:33–50.

Lloret, J., Palomera, I., Salat, J., and Sole, I. (2004). Impact of freshwater input and wind on landings of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina pilchardus*) in shelf waters surrounding the Ebre (Ebro) River delta (north-western Mediterranean). *Fish. Oceanogr.* 13, 102–110. doi:10.1046/j.1365-2419.2003.00279. x.

Mangiafico, S. (2015). *An R Companion for the Handbook of Biological Statistics.* Rutgers Coop. Ext.

Martín, P., Bahamon, N., Sabatés, A., Maynou, F., Sánchez, P., and Demestre, M. (2008). European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) landings and environmental conditions on the Catalan Coast (NW Mediterranean) during 2000-2005. *Hydrobiologia* 612, 185–199. doi:10.1007/s10750-008-9482-1.

Masotti, I., Aparicio-Rizzo, P., Yevenes, M. A., Garreaud, R., Belmar, L., and Farías, L. (2018). The influence of river discharge on nutrient export and phytoplankton biomass off the Central Chile Coast (33°-37°S): Seasonal cycle and interannual variability. *Front. Mar. Sci.* 5, 1–12. doi:10.3389/fmars.2018.00423.

Meynecke, J. O., Grubert, M., and Gillson, J. (2012). Giant mud crab (*Scylla serrata*) catches and climate drivers in Australia - A large scale comparison. *Mar. Freshw. Res.* 63, 84–94. doi:10.1071/MF11149.

Michael J. Crawley (2007). *The R Book*. Imperial College London at Silwood Park, UK: John Wiley & Sons Ltd, ISBN-13: 978-0-470-51024-7.

Montecinos, A. and F. Gómez. 2010. Interdecadal variability of the upwelling season off southerncentral Chile (37°S): impact on common sardine (*Strangomera bentincki*). http://www.dgf.uchile.cl/ACT19/COMUNICACIONES/Revistas/MG_PO07.pdf.

Montecinos, A., Kurgansky, M. V., Muñoz, C., and Takahashi, K. (2011). Non-ENSO interannual rainfall variability in central Chile during austral winter. *Theor. Appl. Climatol.* 106, 557–568. doi:10.1007/s00704-011-0457-1.

Nagelkerke, N. J. D. (1991). A note on a general definition of the coefficient of determination. *Biometrika* 78, 691–692. doi:10.1093/biomet/78.3.691.

Palomera, I., Olivar, M.P., Salat, J. et al. (2007) Small pelagic fish in the NW Mediterranean Sea: An ecological review. *Prog. Oceanogr.* 74:377–396.

Parada, C., Gatica, C., Ernst, B., Gretchina, A., Yannicelli, B., Porobic, J., et al. (2013). Variabilidad ambiental y recursos pesqueros en el Pacífico suroriental: estado de la investigación y desafíos para el manejo pesquero. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 41, 1–28. doi:10.3856/vol41-issue1-fulltext-1.

Pirnia, A., Golshan, M., Darabi, H., Adamowski, J., and Rozbeh, S. (2019). Using the mann–kendall test and double mass curve method to explore stream flow changes in response to climate and human activities. *J. Water Clim. Chang.* 10, 725–742. doi:10.2166/wcc.2018.162.

Quiñones, R. A., and Montes, R. M. (2001). Relationship between freshwater input to the coastal zone and the historical landings of the benthic/demersal fish *Eleginops maclovinus* in central-south Chile. *Fish. Oceanography.* 10, 311–328. doi:10.1046/j.1365-2419.2001.00177.x.

Quiñones, R.A., Hernández, A., Carrasco, P., Araya, I., and H. Muñoz. (2009). The fisheries of the coastal system of the Itata River Basin. Pages 193-211, In: Parra, O., Castilla, J.C., Romero, H., Quiñones, R.A., and A. Camaño (Eds.). 2009. *The hydrographic basin of the Itata River: scientific contributions for its management*. Published by Editorial Universidad de Concepción, Concepción, Chile. (In Spanish)

R Development Core Team, (2017). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria ISBN 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org>.

Reinfelds, I. V., Walsh, C. T., Van der Meulen, D. E., Grouns, I. O., and Gray, C. A. (2013). Magnitude, frequency and duration of instream flows to stimulate and facilitate catadromous fish migrations: australian bass (*Macquaria novemaculeata* perciformes, percichthyidae). 527, 512–527. doi:10.1002/rra.

Saavedra, A., Catasti, V., Leiva, F., Vargas, R., Cifuentes, U., Reyes, E. Molina y F. Cerna. (2014). Evaluación hidroacústica de los stocks de anchoveta y sardina común entre la V y X Regiones, año 2014. Informe Técnico FIP 2013-05. 306.

Saavedra A., R. Vargas, V. Catasti, C. Lang, U. Cifuentes, C. Grendi, E. Molina, F. Cerna y S. Nuñez. (2018). Evaluación hidroacústica de los stocks de anchoveta y sardina común entre la V y X Regiones, año 2018. Informe Final.

Sabates, A., Olivar, M.P., Salat, J., Palomera, I., Alemany, F. (2007) Physical and biological processes controlling the distribution of fish larvae in the NW Mediterranean. Prog. Oceanogr. 74:355–376.

Seber, G. A. F., Wild, C. J. (2003). Nonlinear regression. Wiley Series in Probability and Statistics. New Jersey, USA. 768 pp.

Saldías, G. S., and Lara, C. (2020). Satellite-derived sea surface temperature fronts in a river-influenced coastal upwelling area off central–southern Chile. Reg. Stud. Mar. Sci. 37, 101322. doi:10.1016/j.rsma.2020.101322.

Saldías, G. S., Largier, J. L., Mendes, R., Pérez-Santos, I., Vargas, C. A., and Sobarzo, M. (2016). Satellite-measured interannual variability of turbid river plumes off south-central Chile: Spatial patterns and the influence of climate variability. Prog. Oceanogr. 146, 212–222. doi: 10.1016/j.pocean.2016.07.007.

Saldías, G. S., Sobarzo, M., Largier, J., Moffat, C., and Letelier, R. (2012). Seasonal variability of turbid river plumes off central Chile based on high-resolution MODIS imagery. Remote Sens. Environ. 123, 220–233. doi: 10.1016/j.rse.2012.03.010.

Santojanni, A., Arneri, E., Bernardini, V., Cingolani, N., Di Marco, M., and Russo, A. (2006). Effects of environmental variables on recruitment of anchovy in the Adriatic Sea. Clim. Res. 31, 181–193. doi:10.3354/cr031181.

Santoso, A., McPhaden, M. J., and Cai, W. (2017). The defining characteristics of ENSO extremes and the strong 2015/2016 El Niño. Reviews of Geophysics, 55, 1079-1129. <https://doi.org/10.1002/2017RG000560>.

Sinclair, M. (1988) Marine populations: an essay on population regulation and speciation. University of Washington Press, Seattle, WA, USA.

Soto-Mendoza, S., Castro, L. R., and Llanos-Rivera, A. (2010). Variabilidad espacial y temporal de huevos y larvas de *Strangomera bentincki* y *Engraulis ringens*, asociados a la desembocadura del río Itata, Chile. Rev. Biol. Mar. Oceanogr. 45, 471–487. doi:10.4067/S0718-19572010000300012.

Szuwalski, C. S., Vert-Pre, K. A., Punt, A. E., Branch, T. A., and Hilborn, R. (2015). Examining common assumptions about recruitment: A meta-analysis of recruitment dynamics for worldwide marine fisheries. Fish Fish. doi:10.1111/faf.12083.

Testa, G., Masotti, I., and Farías, L. (2018). Temporal variability in net primary production in an upwelling area off central Chile (36°S). Front. Mar. Sci. 5, 1–17. doi:10.3389/fmars.2018.00179.

Valenzuela, R. A., and Garreaud, R. D. (2019). Extreme Daily Rainfall in South-central Chile and Its Relationship with Low-Level Horizontal Water Vapor Fluxes. J. Hydrometeorol. 20, 1829–1850. doi:10.1175/jhm-d-19-0036.1.

Walsh, C. T., Reinfelds, I. V., Ives, M. C., Gray, C. A., West, R. J., and Van der Meulen, D. E. (2013). Environmental influences on the spatial ecology and spawning behaviour of an estuarine-resident fish, *Macquaria colonorum*. Estuar. Coast. Shelf Sci. 118, 60–71. doi: 10.1016/j.ecss.2012.12.009.

Yañez, E., Hormazábal, S., Silva, C., Montecinos, A., Barbieri, M. A., Valdenegro, A., Órdenes, A., Gómez, F. (2008). Coupling between the environment and the pelagic resources exploited off northern Chile: Ecosystem indicators and a conceptual model. Lat. Am. J. Aquat. Res. doi:10.3856/vol36-issue2-fulltext-3.

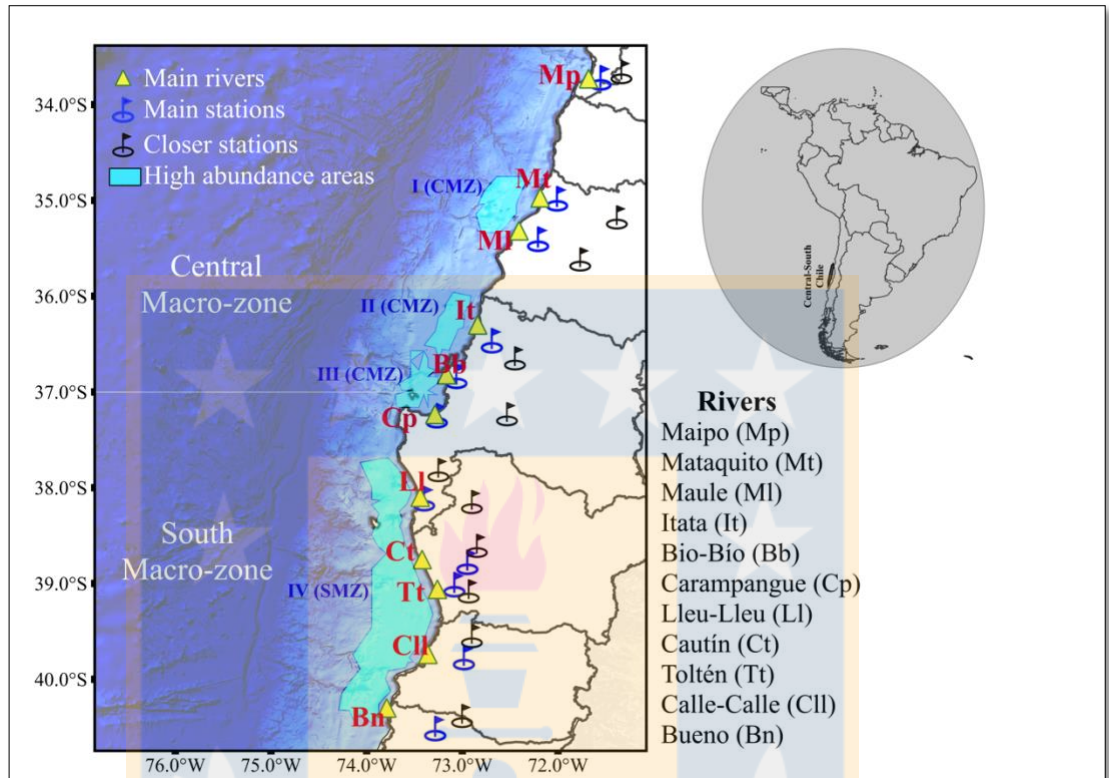


Figure 1. Map of the study area showing the geographic location of main river mouths (yellow triangles), gauging stations (blue circles), closest gauging stations (black circles) in central-south Chile. High abundance areas are demarcated with a sky-blue polygon from north to south as: I (Punta Nugurne to Constitución, 35°30'S), II (mouth of the Itata River to Concepcion Bay, 36°30'S), III (Arauco Gulf, 37°S), and IV (Lebú, 38°20' to Corral, 39°40'S).

Figura 1. Mapa del área de estudio que muestra la ubicación geográfica de las principales desembocaduras de los ríos (triángulos amarillos), estaciones de fluviométricas (círculos azules), estaciones fluviométricas más cercanas (círculos negros) en la zona centro-sur de Chile. Las áreas de alta abundancia están delimitadas con un polígono celeste de norte a sur como: I (Punta Nugurne a Constitución, 35°30'S), II (desembocadura del río Itata a Bahía Concepción, 36°30'S), III (Golfo de Arauco, 37°S) y IV (Lebú, 38°20' a Corral, 39°40'S).

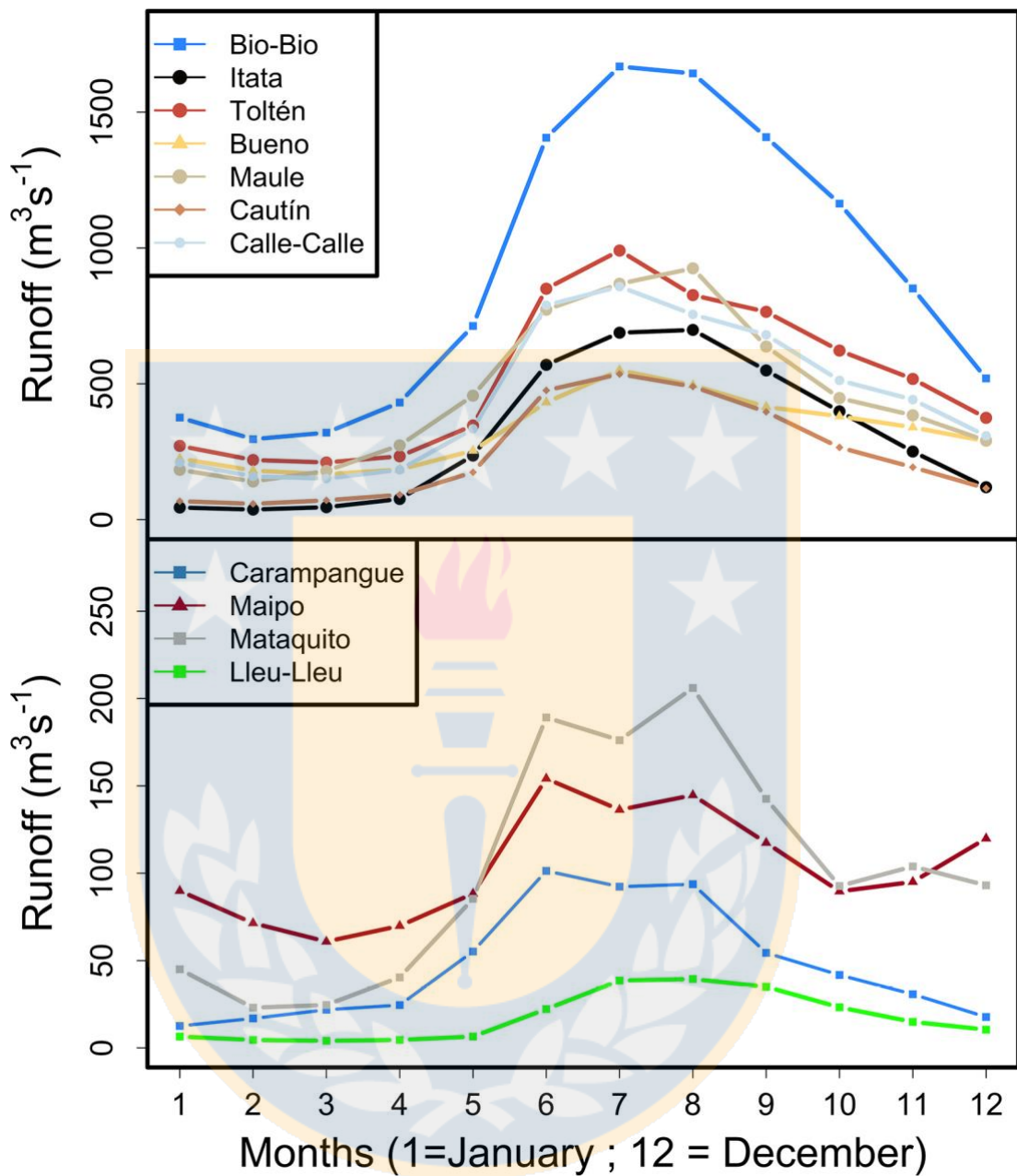


Figure 2. Seasonal signal of Runoff (m³/s⁻¹) for each river calculated over 20 years (1999-2019).

Figura 2. Señal estacional del caudal (m³/s⁻¹) de cada río calculada a lo largo de 20 años (1999-2019).

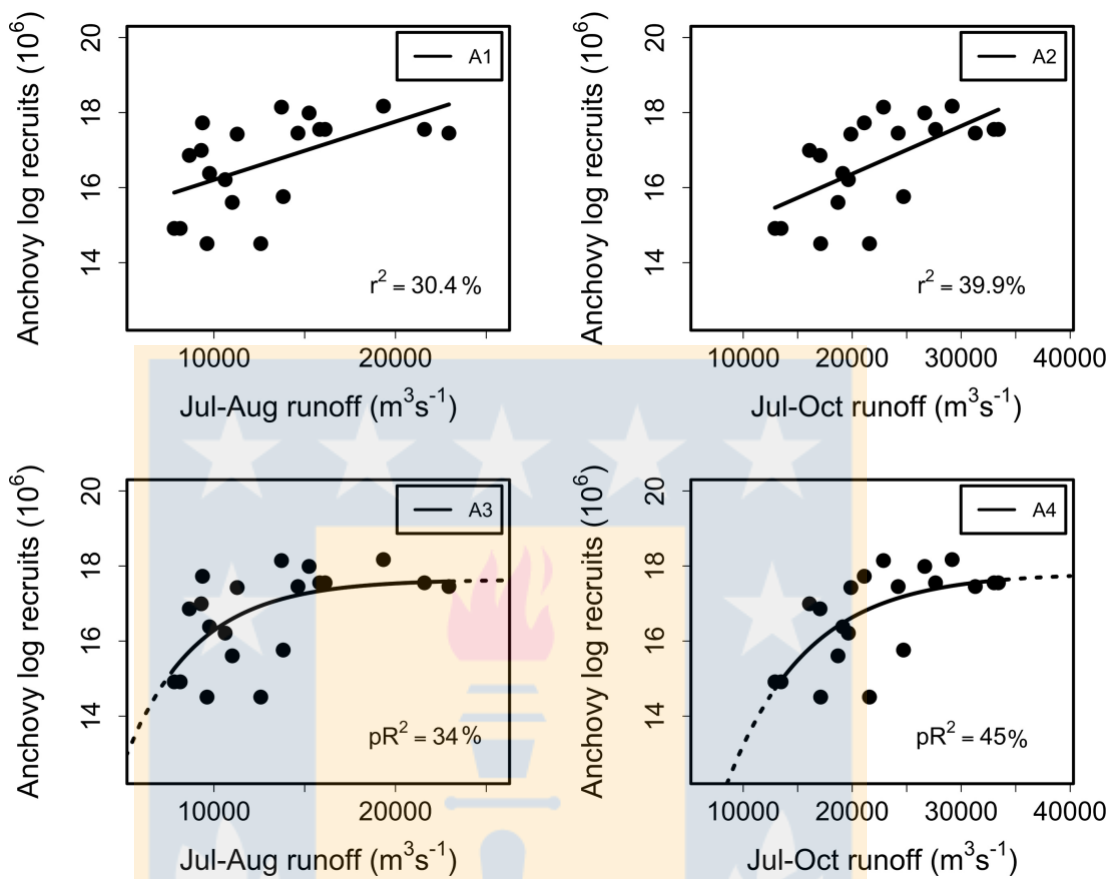


Figure 3. Linear (A1, A2) and nonlinear (A3, A4) regressions between log recruits of anchovy at year t and $RIVSUM_{t-1}$ during P1 (July-August) for the total study area (left side panels) and P2 (July-October) (right side panels).

Figura 3. Regresiones lineales (A1, A2) y no lineales (A3, A4) entre log de reclutas de *Engraulis ringens* (anchoveta) en el año t y $RIVSUM_{t-1}$ durante P1 (Julio-Agosto) para el área total de estudio (paneles del lado izquierdo) y P2 (Julio-October) (paneles laterales a la derecha).

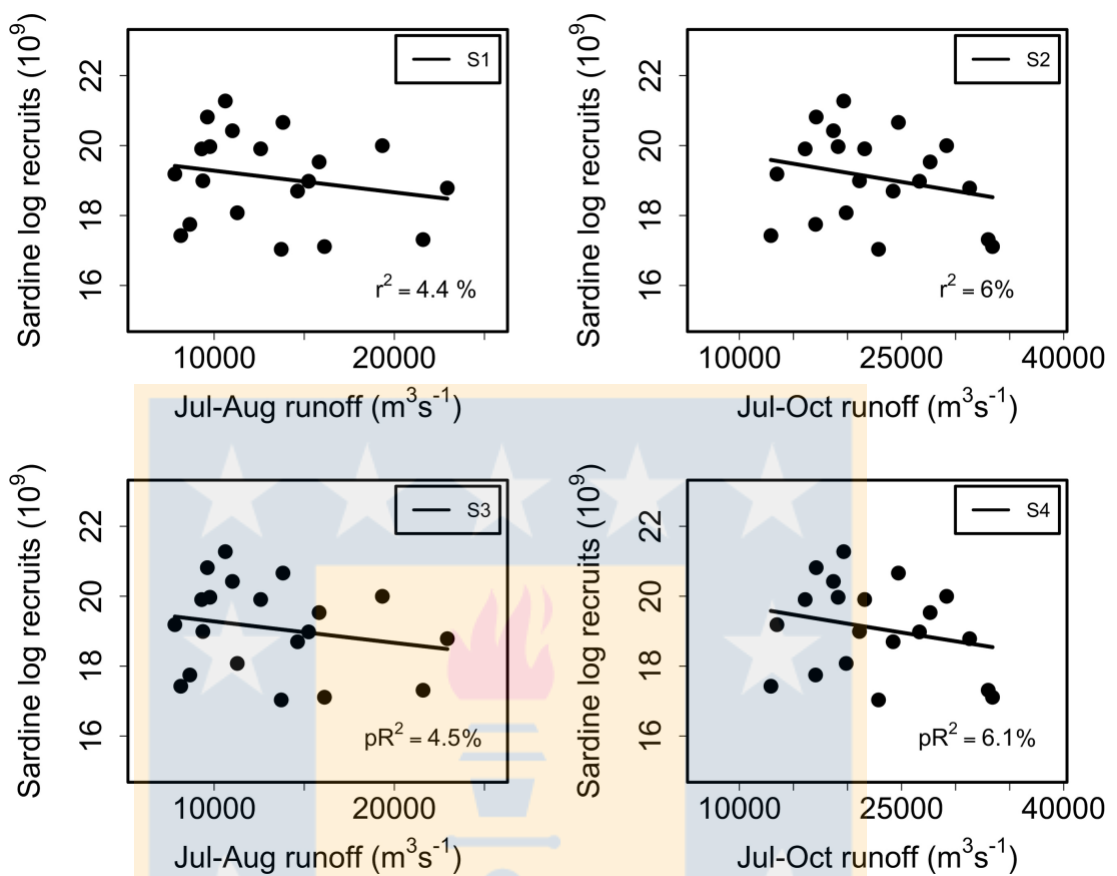


Figure 4. Linear (S1, S2) and nonlinear (S3, S4) regressions between log recruits of sardine at year t and $RIVSUM_{t-1}$ during P1 (July-August) for the total study area (left side panels) and P2 (July-October) (right side panels).

Figura 4. Regresiones lineales (S1, S2) y no lineales (S3, S4) entre log de reclutas de *Strangomera benticki* (common sardine) en el año t y $RIVSUM_{t-1}$ durante P1 (Julio-Agosto) para el área total de estudio (paneles del lado izquierdo) y P2 (Julio-October) (paneles laterales a la derecha).

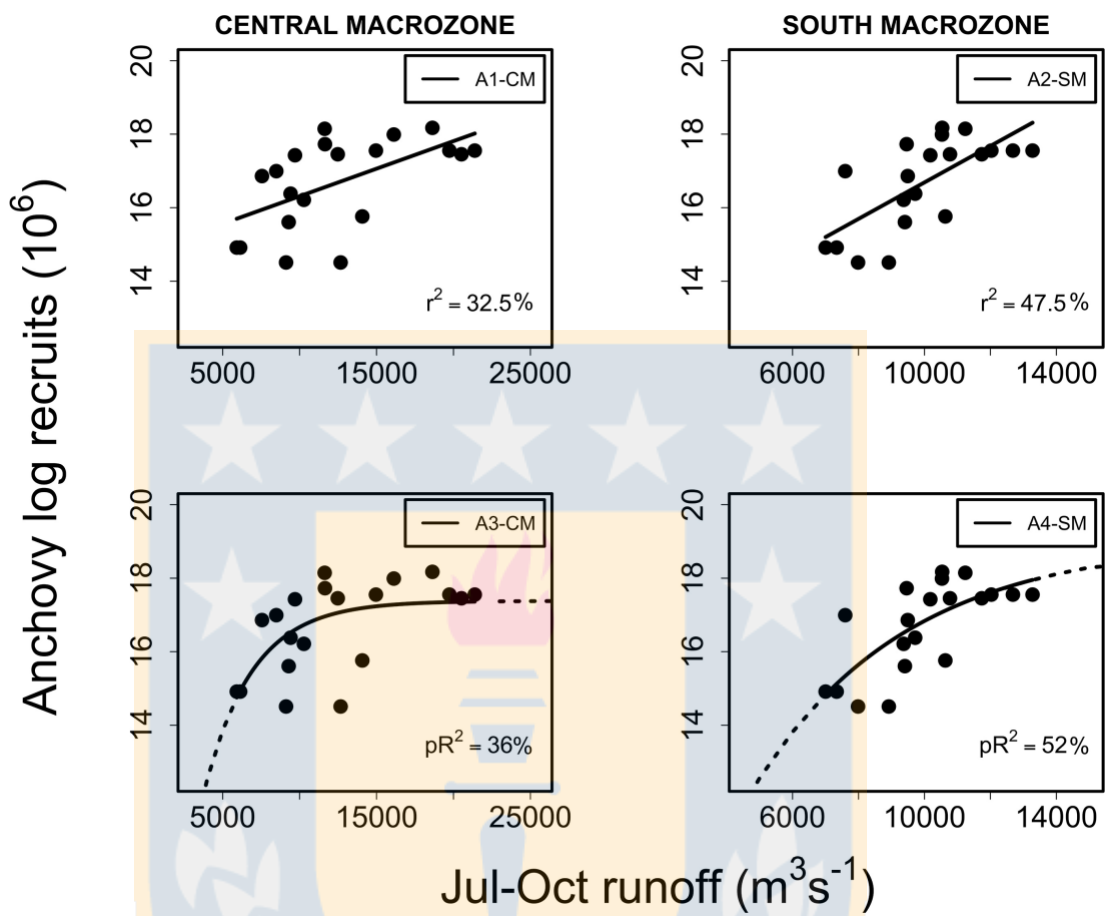


Figure 5. Linear (A1-CM, A2-SM) and nonlinear (A3-CM, A4-SM) regressions between log recruits of *Engraulis ringens* (anchovy) at year t and $RIVSUM_{t-1}$ for the central macrozone (left side panels) and south macrozone (right side panels) during the main reproductive period P2 (July-October).

Figura 5. Regresiones lineales (A1-CM, A2-SM) y no lineales (A3-CM, A4-SM) entre log reclutas de *Engraulis ringens* (anchoveta) en el año t y $RIVSUM_{t-1}$ para la macrozona central (paneles del lado izquierdo) y la macrozona sur (paneles del lado derecho) durante el principal período reproductivo P2 (julio-octubre).

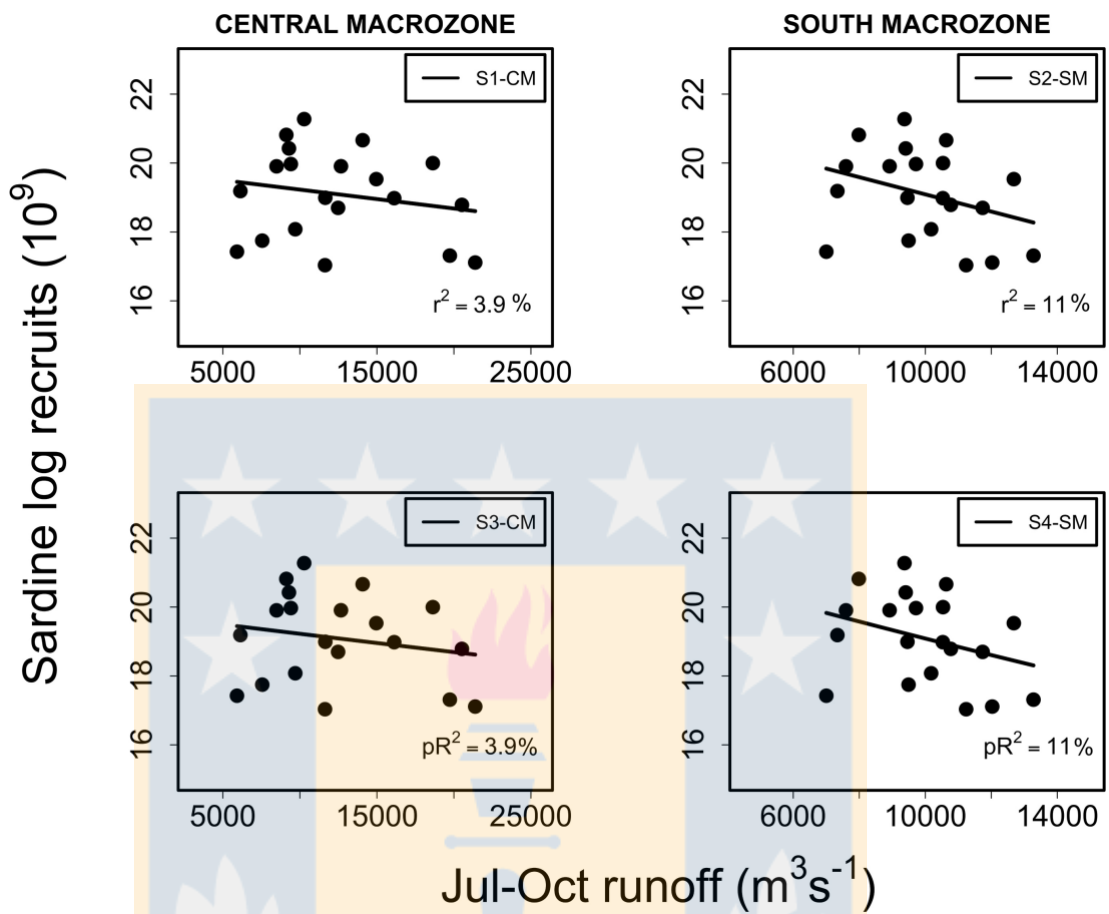


Figure 6. Linear (S1-CM, S2-SM) and nonlinear (S3-CM, S4-SM) regressions between log recruits of *Strangomera benticki* (common sardine) at year t and $RIVSUM_{t-1}$ for the central macrozone (left side panels) and south macrozone (right side panels) during the main reproductive period P2 (July-October).

Figura 6. Regresiones lineales (S1-CM, S2-SM) y no lineales (S3-CM, S4-SM) entre log reclutas de *Strangomera bentincki* (common sardine) en el año t y $RIVSUM_{t-1}$ para la macrozona central (paneles del lado izquierdo) y la macrozona sur (paneles del lado derecho) durante el principal período reproductivo P2 (julio-octubre).

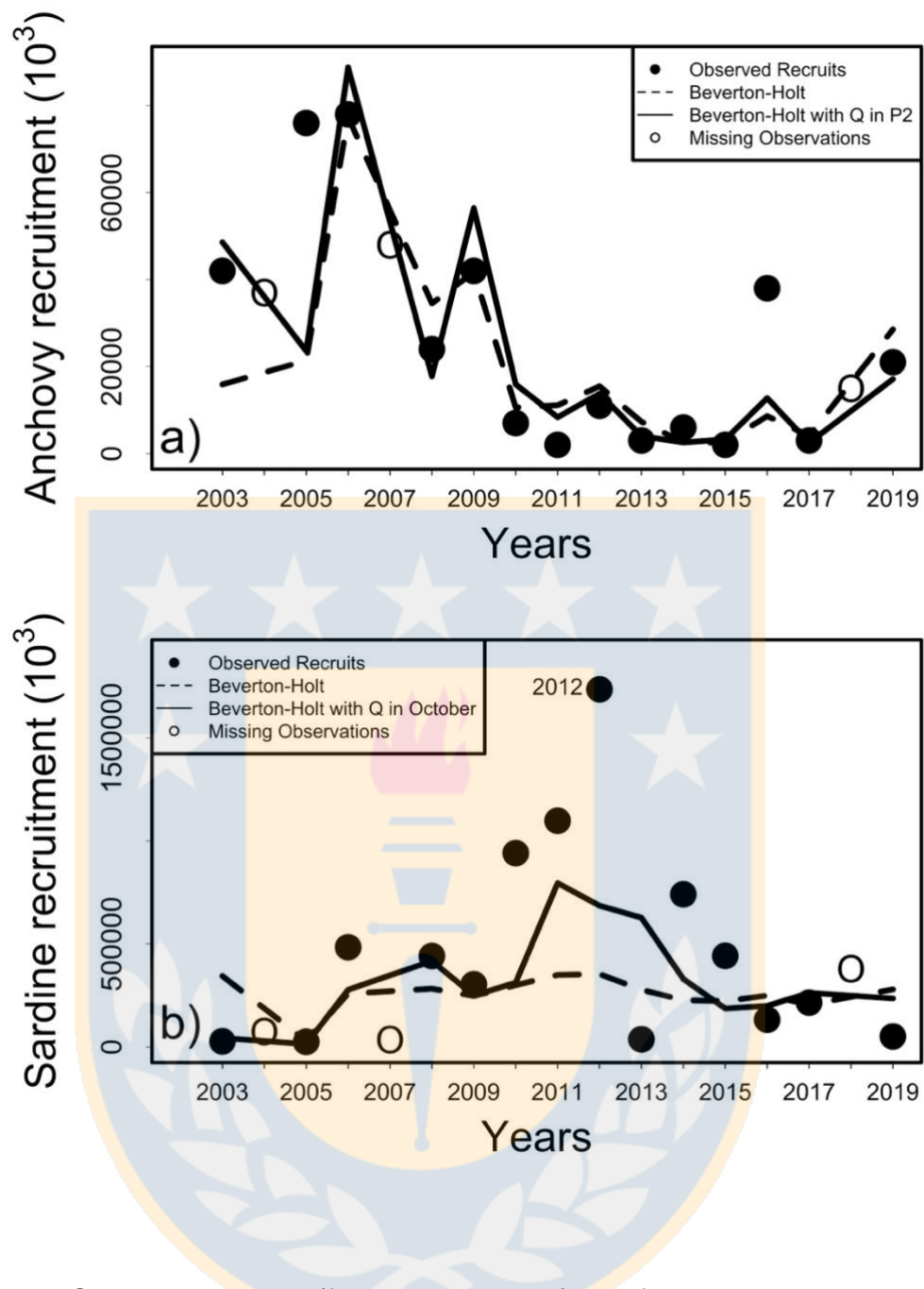


Figure 7. Observed recruits (filled black circles) and fitted observations using the Beverton-Holt stock recruitment model (dotted line) for (a) *Engraulis ringens* (upper panel) and (b) *Strangomera bentincki* (lower panel) during the 2003-2019 period. The fitted curves for stock recruitment models including lagged runoff ($RIVSUM_{t-1}$) as a covariate during P2 (July-October) for anchovy and during October for sardine are indicated with a continuous line. Missing observations (empty white circles) correspond to years t for which recruitment estimates were available (2004, 2007, 2018) but spawning stock biomass (SSB) at year $t-1$ were not (2003, 2006, 2017).

Figura 7. Reclutas observados (círculos negros) y observaciones ajustadas utilizando el modelo de stock-recluta de Beverton y Holt (línea punteada) para (a) *Engraulis ringens* y (b) *Strangomera bentincki* durante el período 2002-2019. La curva ajustada para el modelo de población-reclutamiento que incluye el caudal ($RIVSUM_{t-1}$) como co-variable durante P2 (julio-octubre) para la anchoveta y durante Octubre para la sardina está demarcada con una línea continua. Las observaciones que faltan (círculos blancos vacíos) corresponden a los años t para los que se disponía de estimaciones de reclutamiento (2004, 2007, 2018), pero no la biomasa desovante (SSB) en el año $t-1$ (2003, 2006, 2017).

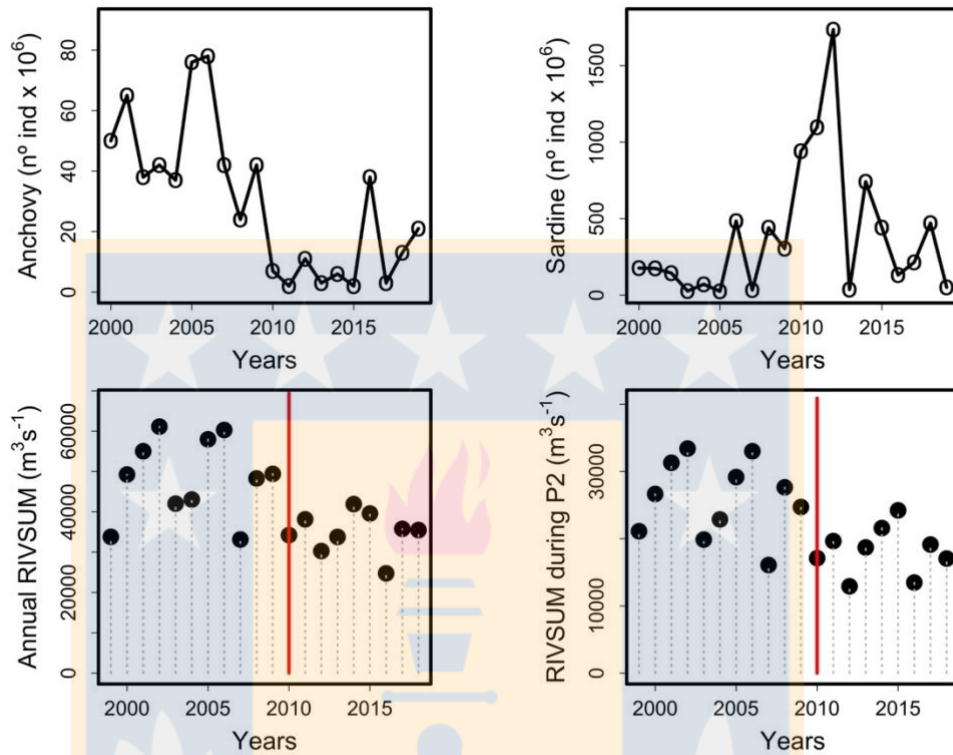


Figure 8. Annual changes in recruit abundance for anchovy (left upper plot) and common sardine (right upper plot). Total annual freshwater input (RIVSUM) for the whole study area (left bottom plot) and during the main reproductive period (P2, July to October) (right bottom plot). The red vertical bars indicate the beginning of the Mega-Drought (MD).

Figura 8. Cambios en la abundancia de reclutas de *Strangomera bentincki* (A) y *Engraulis ringens* (B). Fluctuaciones anuales del caudal a escala global (RIVSUM) (C) y durante el principal periodo reproductivo (P2; Julio - Octubre) (D). La barra vertical roja indica el comienzo de la Mega-Sequía (MD).

Table 1. Locations of rivers and their gauging stations for the total study area including the central and southern macrozones. The distance to the coast is an approximate value and runoff correspond to its annual average calculated for the 1999-2018 period. Runoff data was compiled from the Chilean General Water Directorate (DGA).

Tabla 1. Localización de los ríos y sus estaciones fluviométricas en el área total de estudio, incluidas las macro-zonas central y sur. La distancia a la costa es un valor aproximado y el valor del caudal corresponde a su promedio anual calculado para el período 1999-2018. Los datos de caudales fueron obtenidos de la Dirección General de Aguas de Chile (DGA).

Zone	River	Gauging station	Distance to the coast (km)	Lat. (°S)	Long. (°W)	Runoff (m ³ s ⁻¹)
Central Macrozone (CMZ)	Maipo	Cabimbao	20.5	-33.721	-71.555	107.06
	Mataquito	Licantén	21.0	-34.984	-72.01	105.91
	Maule	Forel	27.5	-35.406	-72.208	474.14
	Itata	Coelemu	21.5	-36.466	-72.691	314.52
	Bio-Bio	Desembocadura	8.5	-36.838	-73.061	915.16
Southern Macrozone (SMZ)	Carampangue	Carampangue	7.26	-37.25	-73.266	47.32
	Lleu-Lleu	Lleu-Lleu en Desague	7.12	-38.116	-73.4	17.42
		Lago Lleu-Lleu				
	Cautín	Cautín en Almagro	40.0	-38.78	-72.946	246.24
	Toltén	Teodoro Schmidt	20.0	-39.014	-73.082	522.37
	Calle-Calle	Balsa San Javier	35.0	-39.775	-72.983	452.50
Bueno	Bueno en Bueno	44.0	-40.516	-73.283	327.49	

Tabla 2. Ecuaciones del modelo stock-recluta con y sin la incorporación del caudal.

Table 2. Stock-recruitment (SR) models with and without river runoff.

Model	Equations
Beverton-Holt SRs model (Beverton & Holt, 1957)	$R = [aS x (b + S)^{-1}] e^{\varepsilon}$
Beverton-Holt SRs model with environmental variable (Q)	$R = [aS x (b + S)^{-1}] e^{qQ} e^{\varepsilon}$

R=recruitment (millions/billions) S=spawning stock biomass (tonnes), *a*, *b* are the parameters of the stock-recruitment (SR) models, Q=river runoff (m³ s⁻¹), the deviation from the mean calculated on the entire time series and *q* is a parameter accounting for the effect of river runoff, and the term e^{ε} accounts for the lognormal distribution of statistical errors.



Table 3. Asymptotic exponential regression model results between anchovy recruitment and total river runoff (RIVSUM_{t-1}) calculated for the total study area (SA), central macrozone (CMZ) and southern macrozone (SMZ) during single months or selected critical periods P1 (July-August) or P2 (July-October). pR^2 corresponds to the Pseudo-R-squared statistics from Nagelkerke (1991). RMSE=Root mean square error. Parameter a corresponds to the asymptotic value of log-recruitment. *** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$.

Tabla 3. Resultados del modelo de regresión exponencial asintótica entre el reclutamiento de anchoveta y el caudal total del río (RIVSUM_{t-1}) calculado para el área total de estudio (SA), la macro zona central (CMZ) y la macro zona sur (SMZ) durante meses individuales o períodos críticos seleccionados P1 (Julio-Agosto) o P2 (Julio-October). pR^2 corresponde a las estadísticas de Pseudo-R-cuadrado de Nagelkerke (1991). RMSE= Error cuadrático medio. El Parámetro a correspondiente al valor asintótico del log-reclutamiento. *** $p < 0,001$, ** $p < 0,01$, * $p < 0,05$.

Anchovy (<i>Engraulis ringens</i>)						
Period-area	Parameters	Residual SE	AIC	RMSE	pR^2 (%)	
July-SA	$a = 17.42^{***}$, $b = 0.0006^{***}$	1.08	64.03	1.03	28	
August-SA	$a = 16.99^{***}$, $b = 0.0007^*$	1.22	68.76	1.16	8	
September-SA	$a = 17.37^{***}$, $b = 0.0007^{***}$	1.06	62.9	1.00	32	
October-SA	$a = 17.51^{***}$, $b = 0.0008^{***}$	1.08	63.74	1.02	29	
November-SA	$a = 17.26^{***}$, $b = 0.001^{***}$	1.08	64.03	1.03	28	
December-SA	$a = 17.18^{***}$, $b = 0.001^*$	1.21	68.35	1.15	10	
P1-SA	$a = 17.64^{***}$, $b = 0.0002^{***}$	1.04	62.50	0.99	34	
P2-SA	$a = 17.81^{***}$, $b = 0.0001^{***}$	0.96	59.20	0.91	45	
P2-CMZ	$a = 17.38^{***}$, $b = 0.0003^{***}$	1.03	62.07	0.98	36	
P2-SMZ	$a = 19.04^{***}$, $b = 0.0002^{***}$	0.90	56.56	0.85	52	

Table 4. Negative exponential regression model results between sardine recruitment and river runoff (RIVSUM_{t-1}) calculated for the study area (SA), central macrozone (CMZ) and southern macrozone (SMZ) during single months or selected critical periods P1 (July-August) or P2 (July-October). pR^2 corresponds to the Pseudo-R-squared statistics from Nagelkerke (1991). RMSE=Root mean square error. Parameter b is a scale parameter, and its inverse ($1/b$) is known as the characteristic scale of the function. *** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$.

Tabla 4. Resultados del modelo de regresión exponencial negativa entre el reclutamiento de sardina común y el caudal (RIVSUM_{t-1}) calculados para el área de estudio (SA), la macro-zona central (CMZ) y la macro-zona sur (SMZ) durante meses únicos o períodos críticos seleccionados P1 (julio-agosto) o P2 (julio-octubre). pR^2 corresponde a los resultados estadísticos de Pseudo-R-cuadrado de Nagelkerke (1991). RMSE= Error cuadrático medio. El parámetro b es un parámetro de escala y su inverso ($1 / b$) se conoce como la escala característica de la función. *** $p < 0,001$, ** $p < 0,01$, * $p < 0,05$.

Common sardine (<i>Strangomera bentincki</i>)						
Period-area	Parameters	Residual SE	AIC	RMSE	pR^2 (%)	
July-SA	$a = 19.93^{***}$, $b = -0.0000064$	1.28	70.6	1.21	8	
August-SA	$a = 19.71^{***}$, $b = 184.974$	1.32	71.81	1.25	2	
September-SA	$a = 19.48^{***}$, $b = 99.07$	1.33	72.14	1.26	1	
October-SA	$a = 20.41^{***}$, $b = -0.000016$	1.24	69.3	1.17	14	
November-SA	$a = 19.98^{***}$, $b = -0.00001$	1.30	71.2	1.23	5.7	
December-SA	$a = 19.95^{***}$, $b = -0.000019$	1.30	71.3	1.24	0.1	
P1-SA	$a = 19.92^{***}$, $b = -0.000003$	1.31	71.4	1.24	4.5	
P2-SA	$a = 20.26^{***}$, $b = -0.0000026$	1.3	71.14	1.23	6.1	
P2-CMZ	$a = 19.77^{***}$, $b = -0.0000028$	1.31	71.56	1.24	3.9	
P2-SMZ	$a = 21.68^{***}$, $b = -0.000012$	1.26	70.1	1.20	11	

Table 5. Beverton-Holt (BH) stock-recruitment model parameters with and without runoff as a covariable for anchovy (P2, July-October runoff) and sardine (October runoff). * $p < 0.05$. AIC correspond to the Akaike Information Criterion, and pR^2 to Nagelkerke's pseudo-R-squared. RMSE=Root mean square error.

Tabla 5. Parámetros del modelo stock recluta de Beverton-Holt (BH) con y sin caudal como co-variable para la anchoveta (P2, caudal de julio a octubre) y la sardina común (caudal de octubre). * $p < 0,05$. AIC corresponde al criterio de información de Akaike y pR^2 al pseudo-R cuadrado de Nagelkerke. RMSE= Error cuadrático medio.

Species	Independent variables	Parameters	Residual SE	AIC	RMSE	$pR^2(\%)$
<i>E. ringens</i>	SSB_{t-1}	$a = 146.7$ $b = 0.0003$	0.90	40.8	0.84	-0.0008
	$SSB_{t-1} + RIVSUM_{t-1}$	$a = 68390$ $b = 357.1$ $q = 0.00009$	0.77	37.3	0.68	35
<i>S. bentincki</i>	SSB_{t-1}	$a = 6248$ $b = 0.016$	1.34	51.8	1.24	2
	$SSB_{t-1} + RIVSUM_{t-1}$ (October)	$a = 950200$ $b = 364.3$ $q = -0.0004$	1.17	48.8	1.04	31

CAPÍTULO 2

(Chapter 2)

Capítulo 2 - Effect of river runoff on the spatial and temporal distribution of anchovy (*Engraulis ringens*) and common sardine (*Strangomera bentincki*) recruits in central- south Chile

Introduction

Changes in freshwater input to the coastal zone have been directly linked to fisheries production (Gillson 2011). Alterations in river runoff have a marked influence on coastal fish communities (Drinkwater & Frank 1994; Lloret et al., 2004; Gillson et al., 2012). The abundance and distribution of marine fish stocks exhibit large temporal fluctuations which, in part, are determined by changes in environmental conditions (Caddy and Bakun, 1994; Drinkwater and Frank, 1994; Palomera et al., 2007). One important environmental factor in this regard is river runoff (Drinkwater & Frank 1994; Quiñones & Montes 2001; Hickey et al., 2010, Gillson 2011, Chagaris et al., 2015).

Changes in habitat conditions may influence both the survival of the early life stages and the adult stages (Castro and Hernández 2000; Cubillos et al., 2006; Bustos et al., 2020). Studies on the spatial distribution and habitat selection have been performed in different areas of the world, highlighting the

importance of environmental processes including rivers runoff (Agostini and Bakun, 2002; Soto-Mendoza et al., 2010; Chagaris et al., 2015). Small pelagic fish that inhabit coastal upwelling systems are especially sensitive to the variability of the environment during all stages of their life cycle (Cubillos et al., 2007a; Gomez et al., 2012; Checkley et al., 2017; Canales et al., 2020). In central-southern Chile, changes in the distribution of the common sardine and anchoveta have been reported, generating displacements of these species, for example, during El Niño periods (Saavedra et al., 2018). This chapter aims to assess the influence of river runoff on the spatial and temporal distribution of recruits of anchovy and common sardine in central-southern Chile.

Methods

The spatial distribution of recruits (acoustic density) of common sardine and anchovy were mapped as single points with information covering the period from years (t) 2001 to 2015, using geographic information system (GIS). The gravity centers (GC; Woillez et al., 2007) were used to summarize the locations of the recruits of both species and evaluate spatial changes through the years. GC were calculated as the mean of the geographical coordinates of longitude (long.) and latitude (lat.) according to the following equations:

$$CG_{lat,t} = \frac{\sum_{n=1}^n lat_i * \omega_{i,t}}{\sum_{n=1}^n \omega_{i,t}}$$

$$CG_{lon,t} = \frac{\sum_{n=1}^n lon_i * \omega_{i,t}}{\sum_{n=1}^n \omega_{i,t}}$$

The GC for anchovy and common sardine were determined for each concentration area per year (t) and, subsequently, they were mapped using QGIS software. Interannual changes of GC were determined by the trajectory and distance (km) between GC of consecutive years. We explored to what degree changes in GC were associated to river runoff (RIVSUM) variability using Spearman correlation coefficients. The analyses were done considering three spatial scenarios of river runoff variability: 1) Q_CMZ: RIVSUM in the central macro-zone, 2) Q_SMZ: RIVSUM in the south macro-zone, and 3) Q_CS: RIVSUM in both zones.

A non-linear (exponential) regression model was also used to evaluate the association between river runoff and GC changes during the study period.

Results

A pattern in the distribution of GCs was identified in the different concentration zones. It was also found that the pattern is more evident for anchovy in the south macro- zone (Figure 9).

A shift in the spatial distribution of the recruits of *S. bentincki* and *E. ringens* was detected using gravity centers (GC). A remarkable northward displacement in the recruits GCs of both species was observed from 2011 to 2012 and from 2012 to 2013 (Figure 9). For anchovy, shifts in GC were also

observed during the years 2013-2014 and 2014-2015 in the southern macro-zone (Figure 9C).

No significant correlation coefficients ($p < 0.05$) were found between changes in the spatial distribution of recruits of common sardine or anchovy (GC) and river runoff (Table 6). Non-linear regression analysis detected significant coefficients ($p < 0.05$) for the parameter b for both species only for the southern macro-zone (Table 7, Figure 10), which means that an increase (decrease) of river runoff is followed by a displacement (approximation) of recruits concentration zones.

Discussion

Regarding the change in the recruit's distribution, there was little variability in the centers of gravity throughout the study area, which suggests a consistency in the concentration of recruits throughout the study area and period. However, there was a relatively large interannual change between 2012 and 2013 in the centers of gravity of anchovy and common sardine in the southern macro-zone, with a more pronounced variation for anchovy. Our results suggest that these changes were produced by runoff fluctuations, since the results of the analysis indicate that flow variability can explain 35% of the variability in CG changes in the southern macro-zone (Q_SMZ) (Table 7). In addition, there was an apparent northward movement of the CGs (Figure 9A) that suggest that the orientation signal of the plume may play an important role in the movement of the two species throughout the study area.

Saldias et al. (2012) found that in summer the plumes of the rivers have a more northerly orientation, due to the prevailing northward wind. In the central-southern zone of Chile, changes in the distribution of the common sardine and anchoveta are evident, especially during El Niño events (Saavedra et al., 2018). The reduction in river flow in coastal areas during the megadrought led to a decrease in chlorophyll-a biomass in the coastal zone (Anabalón et al., 2016; Jacob et al., 2018; Masotti et al., 2018; Grez et al., 2020) which may contribute to trigger changes in the distribution of these species. Over the last decade, many studies have established changes in the geographic distribution of marine organisms in response to climate change (e.g. Doney et al., 2012; Poloczanska et al., 2013).

Fluctuations in river flow may influence the spawning and survival rate of early stages of anchovy, which depend, among other factors, on food availability that may be related to nutrient enrichment driven by river flow as it has been reported for other small pelagic fisheries in various coastal ecosystems around the world (e.g. Lloret et al., 2006; Martín et al., 2008; Bonanno et al., 2016). In central-south Chile, Cubillos et al. (2006) have reported an expansion of the anchovy spawning area, which has led to the hypothesis that runoff variability could have had a relevant role in this regard. The spawning areas of the European anchoveta are associated with areas influenced by the flow of rivers in the Bay of Biscay, the Adriatic Sea, the Sea of Catalonia and the Gulf of

Tunisia (Agostini and Bakun, 2002; Palomera et al., 2007; Sabates et al., 2007).

In general, our results emphasize the importance of river runoff in the dynamics of these two species. However early life stages of anchovy and common sardine in central-south Chile are also markedly influenced by wind-driven upwelling, ENSO events, sea surface temperature and by the coastal morphology that favors the retention of their eggs and larvae (Castro and Hernández 2000; Cubillos et al., 2001; 2006; Gomez et al., 2012). We highlight the need to further assess the interaction of these factors with river runoff and quantify their impact on the distribution of anchovy and common sardine.

References

- Agostini, V. N., and Bakun, A. (2002). "Ocean triads" in the Mediterranean Sea: Physical mechanisms potentially structuring reproductive habitat suitability (with example application to European anchovy, *Engraulis encrasicolus*). *Fish. Oceanogr.* 11, 129–142. Doi:10.1046/j.1365-2419.2002.00201.x.
- Anabalón, V., Morales, C. E., González, H. E., Menschel, E., Schneider, W., Hormazabal, S., Valenciabe, L. and Escribano, R. (2016). Micro-phytoplankton community structure in the coastal upwelling zone off Concepción (central Chile): Annual and inter-annual fluctuations in a highly dynamic environment. *Prog. Oceanogr.* 149, 174–188. doi:10.1016/j.pocean.2016.10.011.
- Basilone, G., Bonanno, A., Patti, B., Mazzola, S., Barra, M., Cuttitta, A., and Mc Bride, R. (2013). Spawning site selection by European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in relation to oceanographic conditions in the Strait of Sicily. *Fish. Oceanogr.* 22, 309–323. Doi:10.1111/fog.12024.
- Bonanno, A., Barra, M., Basilone, G., Genovese, S., Rumolo, P., Goncharov, S., et al. (2016). Environmental processes driving anchovy and sardine distribution in a highly variable environment: the role of the coastal structure and riverine input. *Fish. Oceanogr.* 25, 471–490. doi:10.1111/fog.12166.

Bustos, B., Cubillos, L. A., Claramunt, G., and Castro, L. R. (2020). Daily anchovy (*Engraulis ringens*) egg mortality rates in different spawning zones along the Chilean coast. *Reg. Stud. Mar. Sci.* 35, 101200. doi:10.1016/j.rsma.2020.101200.

Caddy, J. F., and Bakun, A. (1994). A tentative classification of coastal marine ecosystems based on dominant processes of nutrient supply. *Ocean Coast. Manag.* 23, 201–211. doi:10.1016/0964-5691(94)90019-1.

Canales, T. M., Lima, M., Wiff, R., Contreras-Reyes, J. E., Cifuentes, U., and Montero, J. (2020). Endogenous, Climate, and Fishing Influences on the Population Dynamics of Small Pelagic Fish in the Southern Humboldt Current Ecosystem. *Front. Mar. Sci.* 7, 1–14. doi:10.3389/fmars.2020.00082.

Castro, L. R., and Hernandez, E. H. (2000). Early Life Survival of the Anchoveta *Engraulis ringens* Off Central Chile during the 1995 and 1996 Winter Spawning Seasons. *Trans. Am. Fish. Soc.* 129, 1107-1117. [https://doi.org/10.1577/15488659\(2000\)129%3C1107:ELSOTA%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/15488659(2000)129%3C1107:ELSOTA%3E2.0.CO;2)

Chagaris, D., Mahmoudi, B., Muller-Karger, F., Cooper, W., and Fischer, K. (2015). Temporal and spatial availability of Atlantic Thread Herring, *Opisthonema oglinum*, in relation to oceanographic drivers and fishery landings on the Florida Panhandle. *Fish. Oceanogr.* 24, 257–273. Doi:10.1111/fog.12104.

Checkley, D. M., Asch, R. G., and Rykaczewski, R. R. (2017). Climate, Anchovy, and Sardine. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 9, 469–493. doi:10.1146/annurev-marine-122414-033819.

Cubillos, L. A., Castro, L., Claramunt, G., and Oyarzún, C. (2006). Evaluación del stock desovante de anchoveta y sardina común entre la V y X Región, año 2005. Fondo de Investigación Pesquera, Informe Técnico.

Doney, S. C., Ruckelshaus, M., Emmett Du y, J., Barry, J. P., Chan, F., English, C. A., Galindo, H. M., Grebmeier, J. M., Hollowed, A. B., Knowlton, N., Polovina, J., Rabalais, N. N., Sydeman, W. J., and Talley, L. D. (2012). Climate Change Impacts on Marine Ecosystems. *Annual Review of Marine Science*, 4(1):11–37. PMID: 22457967.

Drinkwater, K. F., and Frank, K. T. (1994). Effects of river regulation and diversion on marine fish and invertebrates. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 4, 135–151. doi:10.1002/aqc.3270040205.

Gillson, J. (2011). Freshwater flow and fisheries production in estuarine and coastal systems: Where a drop of rain is not lost. *Rev. Fish. Sci.* 19, 168–186. doi:10.1080/10641262.2011.560690.

Gillson, J., Suthers, I., and Scandol, J. (2012). Effects of flood and drought events on multi-species, multi-method estuarine and coastal fisheries in eastern Australia. *Fish. Manag. Ecol.* 19, 54–68. doi:10.1111/j.1365-2400.2011.00816.x.

Gomez, F., Montecinos, A., Hormazabal, S., Cubillos, L. A., Correa-Ramirez, M., and Chavez, F. P. (2012). Impact of spring upwelling variability off southern-central Chile on common sardine (*Strangomera bentincki*) recruitment. *Fish. Oceanogr.* 21, 405–414. doi:10.1111/j.1365-2419.2012.00632.x.

Grez, P. W., Aguirre, C., Farías, L., Contreras-López, M., and Masotti, Í. (2020). Evidence of climate-driven changes on atmospheric, hydrological, and oceanographic variables along the Chilean coastal zone. *Clim. Change.* doi:10.1007/s10584-020-02805-3.

Hsieh, C. H., Chen, C. S., Chiu, T. S., Lee, K. T., Shieh, F. J., Pan, J. Y., and Lee, M-A. (2009). Time series analyses reveal transient relationships between abundance of larval anchovy and environmental variables in the coastal waters southwest of Taiwan. *Fish. Oceanogr.* 18, 102–117. Doi:10.1111/j.1365-2419.2008.00498.x.

Jacob, B. G., Tapia, F. J., Quiñones, R. A., Montes, R., Sobarzo, M., Schneider, W., et al. (2018). Major changes in diatom abundance, productivity, and net community metabolism in a windier and dryer coastal climate in the southern Humboldt Current. *Prog. Oceanogr.* 168, 196–209. doi:10.1016/j.pocean.2018.10.001.

Lloret, J., Palomera, I., Salat, J., and Sole, I. (2004). Impact of freshwater input and wind on landings of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina pilchardus*) in shelf waters surrounding the Ebre (Ebro) River delta (north-western Mediterranean). *Fish. Oceanogr.* 13, 102–110. doi:10.1046/j.1365-2419.2003.00279.x.

Masotti, I., Aparicio-Rizzo, P., Yevenes, M. A., Garreaud, R., Belmar, L., and Farías, L. (2018). The influence of river discharge on nutrient export and phytoplankton biomass off the Central Chile Coast (33°-37°S): Seasonal cycle and interannual variability. *Front. Mar. Sci.* 5, 1–12. doi:10.3389/fmars.2018.00423.

Poloczanska, E. S., Brown, C. J., Sydeman, W. J., Kiessling, W., Schoeman, D. S., Moore, P. J., Brander, K., Bruno, J. F., Buckley, L. B., Burrows, M. T., Duarte, C. M., Halpern, B. S., Holding, J., Kappel, C. V., O'Connor, M. I., Pandolfi, J. M., Parmesan, C., Schwing, F., Thompson, S. A., and Richardson, A. J. (2013). Global imprint of climate change on marine life. *Nature Climate Change*, 3(10):919–925.

Palomera, I., Olivar, M.P., Salat, J. et al. (2007) Small pelagic fish in the NW Mediterranean Sea: An ecological review. *Prog. Oceanogr.* 74:377–396.

Quiñones, R. A., and Montes, R. 2001. Relationship between freshwater input to the coastal zone and the historical landings of the benthic/demersal fish *Eleginops maclovinus* in central-south Chile. *Fisheries Oceanography* 10 (4), 311-328

Saavedra A., Vargas, R., Catasti, V., Lang, C., Cifuentes, U., Grendi, C., Molina, E., Cerna; F., and Nuñez, S. (2018). Evaluación hidroacústica de los stocks de anchoveta y sardina común entre la V y X Regiones, año 2018. Informe Final.

Sabates, A., Olivar, M.P., Salat, J., Palomera, I., and Alemany, F. (2007) Physical and biological processes controlling the distribution of fish larvae in the NW Mediterranean. *Prog. Oceanogr.* 74:355–376.

Saldías, G. S., Sobarzo, M., Largier, J., Moffat, C., and Letelier, R. (2012). Seasonal variability of turbid river plumes off central Chile based on high-resolution MODIS imagery. *Remote Sens. Environ.* 123, 220–233. doi: 10.1016/j.rse.2012.03.010.

Santojanni, A., Arneri, E., Bernardini, V., Cingolani, N., Di Marco, M., and Russo, A. (2006). Effects of environmental variables on recruitment of anchovy in the Adriatic Sea. *Clim. Res.* 31, 181–193. doi:10.3354/cr031181.

Soto-Mendoza, S., Castro, L. R., and Llanos-Rivera, A. (2010). Variabilidad espacial y temporal de huevos y larvas de *Strangomera bentincki* y *Engraulis ringens*, asociados a la desembocadura del río Itata, Chile. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 45, 471–487. doi:10.4067/S0718-19572010000300012.

Woillez M., Poulard J.C., Rivoirard J., Petitgas P., and Bez N. (2007). Indices for capturing spatial patterns and their evolution in time with application to European hake (*Merluccius merluccius*) in the Bay of Biscay. *ICES J. Mar. Sci.* 64, 537–550

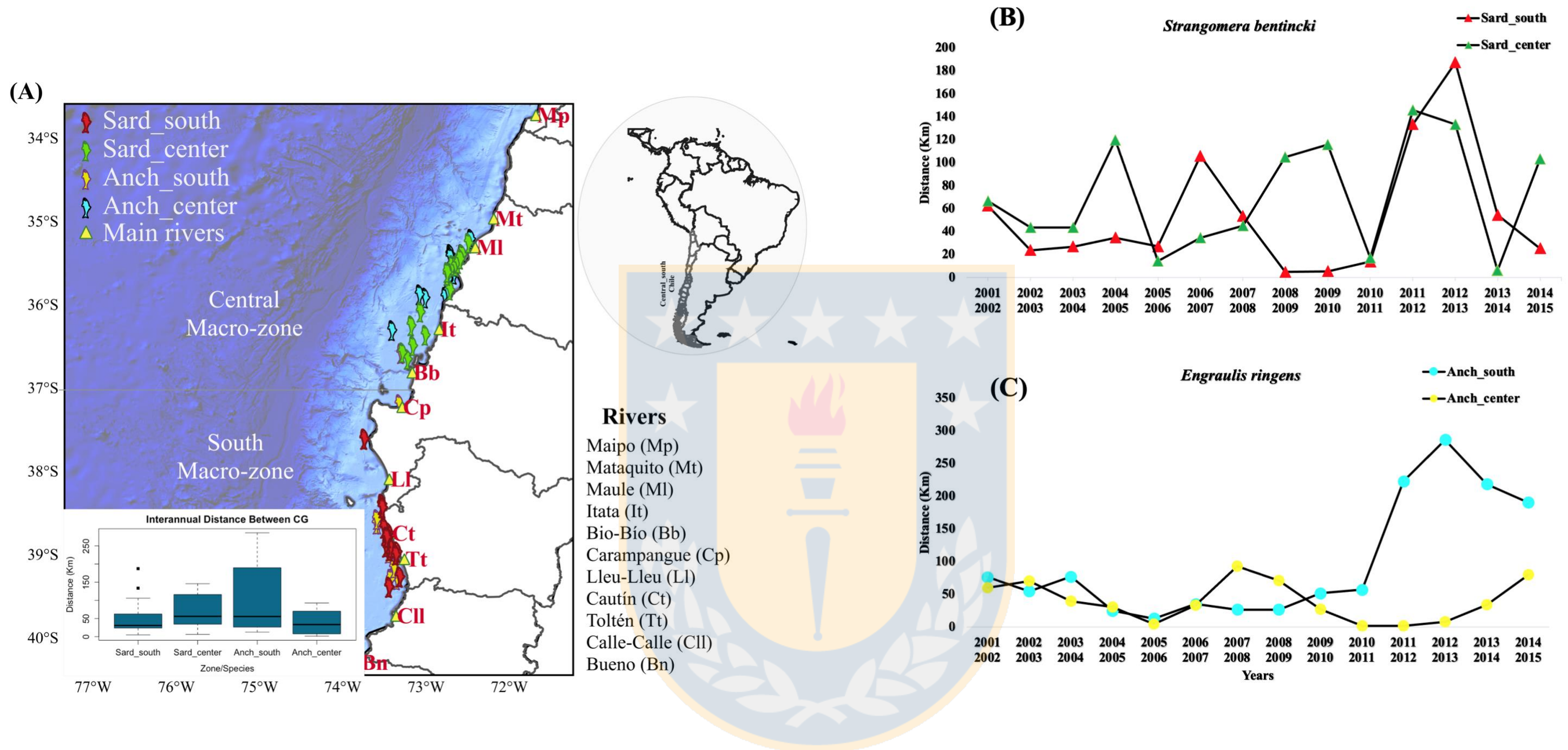


Figure 9. (A) Annual distribution of GC of recruitment for *Strangomera bentincki* (triangle) and *Engraulis ringens* (circle) from 2001 to 2015. Boxplots show distances (km) between gravity centers in consecutive years in the two macrozones indicated as: Sard_center for the central-macrozone, Sard_south for the southern macro-zone for *Strangomera bentincki*; and Anch_center for the central macro-zone and Anch_south for the south macro-zone for *Engraulis ringens*. The distances between gravity centers from one year to the next are shown in (B) for *Strangomera bentincki* and (C) for *Engraulis ringens*.

Figura 9. (A) Distribución anual de los centros de gravedad de reclutamiento para *Strangomera bentincki* (triángulo) y *Engraulis ringens* (círculo) de 2001 a 2015. Los diagramas de caja (boxplot) muestran las distancias (km) entre los centros de gravedad en años consecutivos en las dos macro zonas indicadas como: (Sard_center) macro zona central, (Sard_south) macro zona sur para *Strangomera bentincki* y (Anch_center) macro zona central, (Anch_south) macro zona sur para *Engraulis ringens*. Las distancias entre los centros de gravedad de un año a otro se muestran en (B) para *Strangomera bentincki* y (C) para *Engraulis ringens*.

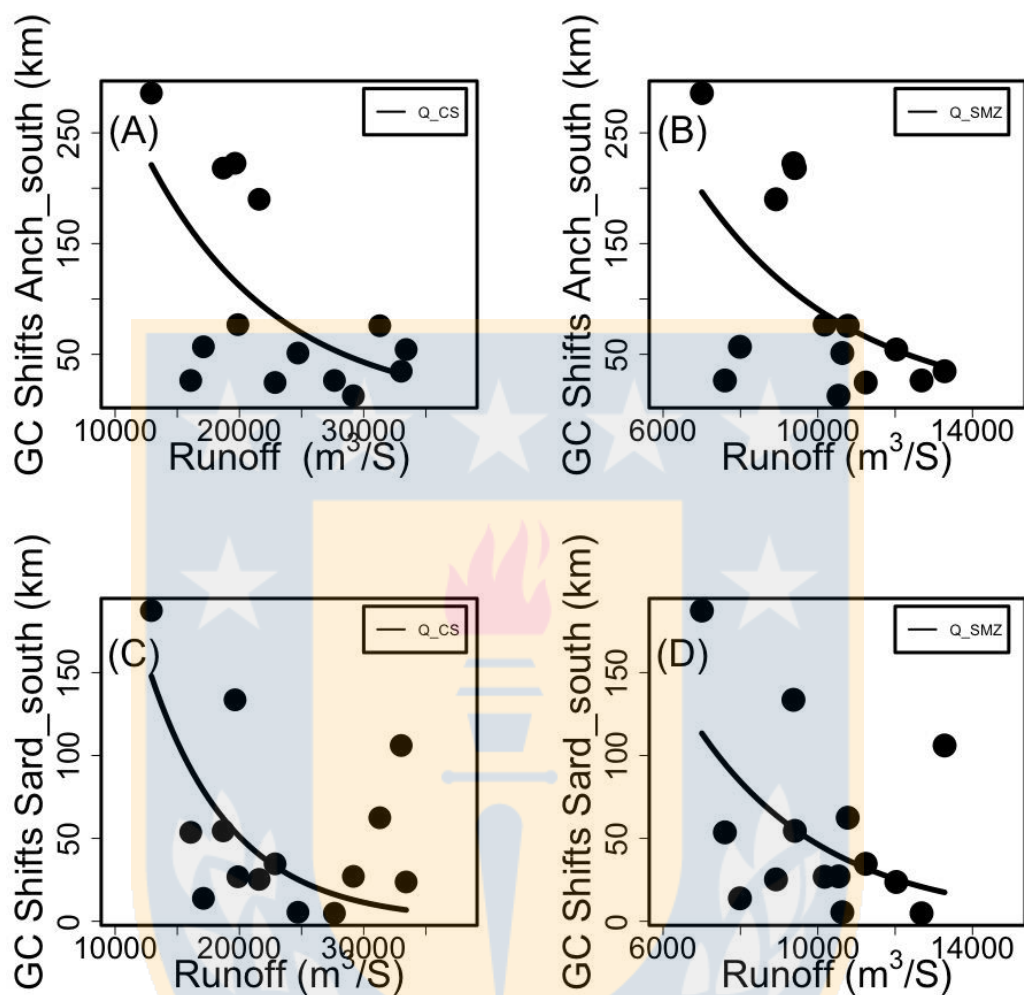


Figure 10. Non-linear regression (negative exponential function) between the distance of the gravity centers (GC) of recruits of common sardine and anchovy and river runoff. (A) Relationship between GC of *Engraulis ringens* recruits and Q_SC RIVSUM in the southern macro-zone. (B) Relationship between GC of *E. ringens* recruits and Q_SMZ RIVSUM in the southern macrozone. (C) Relationship between GC of *Strangomera benticki* recruits and Q_SC RIVSUM in the southern macro-zone. (D) Relationship between GC of *S. benticki* recruits and Q_SMZ RIVSUM in the southern macrozone.

Figura 10. Regresión no lineal (función exponencial negativa) entre la distancia de los centros de gravedad de los reclutas de sardina común y anchoveta y el caudal de los ríos. (A) Relación entre CG de los reclutas de *Engraulis ringens* en la zona macro zona sur y Q_CS RIVSUM. (B) Relación entre CG de los reclutas de *E. ringens* y Q_SMZ= RIVSUM, en la zona macro zona sur. (C) Relación entre los CG de reclutas de *Strangomera benticki* en la macrozona sur y Q_SC RIVSUM. (D) Relación entre los CG de reclutas de *S. benticki* y Q_SMZ RIVSUM, en la macrozona sur.

Table 6. Summary of Spearman correlation coefficients (ρ) between the interannual shift of gravity centers (GC) of the recruits of *Strangomera bentincki* and *Engraulis ringens* in central south Chile and river runoff. Q_CS: represent the RIVSUM of the entire study area, Q_CMZ: RIVSUM in the central macro-zone, Q_SMZ: RIVSUM in the southern macro-zone. The recruits distribution in the different macro-zones are presented as Sard_center and Sard_south for *S. bentincki*, in the central and southern macrozones, respectively. Anch_center and Anch_south correspond to central and southern macrozones, respectively, for *E. ringens*.

Tabla 6. Resumen de los coeficientes de correlación de Spearman (ρ) entre el cambio interanual de los centros de gravedad (CG) de los reclutas de *Strangomera bentincki* y *Engraulis ringens* en la zona centro sur de Chile y el caudal de los ríos. Q_CS: representa la RIVSUM en toda el área de estudio, Q_CMZ: RIVSUM en la macrozona central, Q_SMZ: RIVSUM en la macrozona sur. La distribución de las especies en las diferentes macrozonas es representada por Sard_center, Sard_south para las macrozonas central y sur para *S. bentincki*, respectivamente. Anch_center and Anch_south corresponden a las macrozonas centro y sur, respectivamente, para *E. ringens*.

Runoff ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$)	Sard_center		Sard_south		Anch_center		Anch_south	
	ρ	p-value	ρ	p-value	ρ	p-value	ρ	p-value
Q_CS	-0.177	0.523	-0.253	0.382	0.195	0.502	-0.464	0.0944
Q_SMZ			-0.257	0.374			-0.515	0.057
Q_CMZ	-0.132	0.652			0.206	0.478		

Table 7. Parameters of the non-linear regression model between the gravity centers of recruits of common sardine and anchovy and the RIVSUM index using a negative exponential function. * = $p < 0.05$, Q_CMZ = RIVSUM in the central macro zone, Q_SMZ = RIVSUM in the southern macro zone, Q_CS RIVSUM in both zones.

Tabla 7. Parámetros del modelo de regresión no lineal entre centros de gravedad de reclutas de sardina común y anchoveta y el índice RIVSUM utilizando una función exponencial negativa. * = $p < 0,05$, Q_CMZ = RIVSUM en la macro zona central, Q_SMZ = RIVSUM en la macro zona sur, Q_CS RIVSUM en ambas zonas.

Species	Case	Coefficients	Residual SE	AIC	pR ²
<i>Strangomera bentincki</i>	Sard_center vs Q_CS	a = 1.134e+02 b = -2.032e-05	48.89	152.48	4%
	Sard_center vs Q_CMZ	a = 1.068e+02 b = -3.142e-05	48.51	152.26	5.6%
	Sard_south vs Q_CS	a = 1.027e+03 b = -1.501e-04*	48.41	152.20	23%
	Sard_south vs Q_SMZ	a = 9.154e+02 b = -2.983e-04	50.02	153.12	18.5%
<i>Engraulis ringens</i>	Anch_center vs Q_CS	a = 2.071e+01 b = 2.673e-05	31.09	139.80	5.2%
	Anch_center vs Q_CMZ	a = 2.446e+01 b = 3.457e-05	31.06	139.7	5.3%
	Anch_south vs Q_CS	a = 7.640e+02 b = -9.599e-05*	75.83	164.7	35.75%
	Anch_south vs Q_SMZ	a = 1.196e+03 b = -2.579e-04	79.37	166.05	29.6%

DISCUSIÓN GENERAL

En el presente estudio se ha podido cuantificar, por primera vez, la magnitud de la relación entre el reclutamiento de anchoveta y sardina común y la variabilidad del caudal de los ríos en la zona centro-sur de Chile. En general, el reclutamiento de anchoveta y sardina común se ve afectado positiva y negativamente por el caudal de los ríos, respectivamente. Estudios previos sugirieron como hipótesis una asociación entre el reclutamiento de ambas especies y la variabilidad del caudal en esta zona (centro-sur de Chile) (Soto-Mendoza et al., 2010; Saavedra et al., 2014, 2018), pero dicha asociación no había sido cuantificada. Al considerar que la sardina común y la anchoveta son similares en tamaño y tienden a formar cardúmenes mixtos, y también poseen estrategias reproductiva similares (Cubillos et al., 2001; Arteaga y Cubillos, 2008; Claramunt et al., 2014), algunas similitudes se podría esperar en términos del efecto de ciertos factores climáticos u oceanográficos sobre el reclutamiento, pero en el caso de las fluctuaciones del caudal de los ríos, en este estudio se encontró un efecto positivo para la anchoveta y un efecto negativo y/o nulo para la sardina común.

El reclutamiento de la anchoveta es marcadamente afectado por la variabilidad del caudal de casi todos los ríos del área de estudio, especialmente durante el principal periodo reproductivo (Julio-Octubre). En cambio, para la sardina común no se observó significativo el efecto del caudal

sobre el reclutamiento en la escala mencionada. Al cuantificar el efecto del ingreso total de agua dulce (RIVSUM) en la dinámica del reclutamiento, se obtuvo el mismo resultado en ambas especies. El reclutamiento de anchoveta se ve notablemente afectado por el aporte total de agua dulce durante los principales períodos reproductivos (julio-agosto, julio-octubre) para ambas macro-zonas (macro-zonas central y sur). Este efecto se vuelve más claro cuando se utilizó una curva exponencial asintótica no lineal para cuantificar el efecto del caudal sobre el reclutamiento (Figura 3), especialmente para la macro-zona sur (SMZ), para la cual se obtuvo un ajuste mucho mejor en comparación con un modelo lineal (SMZ, $pR^2 = 52\%$, $p < 0,001$). En el caso de la sardina común, no se detectó ninguna asociación significativa entre el aporte total de agua dulce y el reclutamiento, a ninguna escala espacial y temporal.

Efecto del caudal de cada río en el reclutamiento durante el principal período productivo de anchoveta y sardina común

Los resultados de esta investigación muestran que cada río presenta una diferente contribución a la variabilidad del reclutamiento de anchoveta y sardina común, pero que el efecto para cada especie fue siempre positivo y significativo para la anchoveta mientras que para la sardina común no se detectó un efecto significativo al considerar el caudal durante el principal período reproductivo (P2, Julio-Octubre) en toda el área de estudio aplicando modelos de regresión no lineales (Anexo, Tablas 5,6). Eso significa que,

cuando se emplea el parámetro asintótico a (Bolker, 2008), el cual estima el máximo nivel de reclutamiento de anchoveta que se podría esperar cuando los caudales de los ríos en el área de estudio alcancen el nivel histórico máximo. Otros factores que pueden influenciar el reclutamiento de estas dos especies, como es el caso del rotor del viento, la surgencia, no fueron considerados en este estudio, y por lo tanto, constituye una limitación en la interpretación de los resultados ya que, el reclutamiento puede ser afectado por múltiples factores que varían espacio temporalmente. No obstante lo expuesto anteriormente, nuestros resultados muestran que el caudal puede ser empleado en términos generalistas como un amplio indicador de la variabilidad del reclutamiento de la anchoveta en toda el área de estudio, pero no así para el caso de la sardina común.

Nuestros resultados muestran una marcada asociación entre la variabilidad del reclutamiento de anchoveta y las fluctuaciones en el caudal de los ríos durante el período principal de actividad reproductiva (P2, julio-octubre), extendiéndose hacia diciembre. Este resultado corrobora la hipótesis de que la variabilidad del caudal de los ríos es un factor clave en la dinámica del reclutamiento de la anchoveta, promoviendo condiciones ambientales óptimas que mejoran el desarrollo y crecimiento en las etapas tempranas del ciclo de vida de la anchoveta. Es posible hipotetizar que el aporte de nutrientes provenientes de los ríos estimula la producción biológica del fito y zooplancton, lo que resulta en un reclutamiento exitoso de anchoveta al mejorar sus oportunidades de alimentación.

Por otra parte, estudios recientes llevados a cabo por Castro et al. (2021) demuestran que cambios de salinidad en afectan la eclosión y la expresión de enzimas de eclosión en anchoveta, lo que sugiere que las variaciones en la salinidad cuando las precipitaciones y los caudales de los ríos son más altas durante el período de desove pueden aumentar el éxito de la eclosión. Además, en el área de estudio, Cubillos et al. (2006) han reportado una expansión del área de desove de la anchoveta, lo que ha conlleva plantear que la variabilidad del caudal podría haber tenido un aporte significativo en este sentido.

La megasequía (“Mega Drought”, MD) que afectó la zona centro-sur de Chile desde 2010, produjo una disminución constante en los caudales (30-60% en relación con los valores históricos) y el área de la pluma (35 a 60%) para todos los ríos de la macro zona central (Boisier et al., 2016; Garreaud et al., 2017; Alvarez-Garretón et al., 2018) y también se observó una reducción en la biomasa de fitoplancton en áreas costeras influenciadas por los ríos Maipo y Mataquito (Masotti et al., 2018). Bajo este escenario, se plantea la hipótesis de que la disminución en los niveles de caudal, reducción del área de la pluma y la reducción de la biomasa de fitoplancton pueden haber contribuido a disminuir la disponibilidad de alimentos para la anchoveta, debido a un menor suministro de nutrientes en la base de la trama trófica. Además, el incremento en los niveles de salinidad (debido a la reducción de caudal) pueden haber contribuido a reducir el éxito de la eclosión de los huevos de anchoveta.

Entre los principales mecanismos que explican las relaciones entre caudal y reclutamiento de anchoveta, se plantea la hipótesis de que el caudal de los ríos pudo haber llevado a un aumento en el área de desove y, por lo tanto, el área favorable al reclutamiento post-larvario (Lloret et al., 2004; Santojanni et al., 2006a; Martín et al., 2008). En consecuencia, se hipotetiza que períodos de marcada disminución en los niveles de caudal podrían ser perjudiciales para el reclutamiento de anchoveta. Por lo tanto, considerando la reducción actual del caudal de los ríos a la zona costera centro-sur de Chile debido al cambio climático y usos de agua por actividades antropogénicas, es probable que ocurra una disminución en los niveles de reclutamiento de anchoveta durante los años de reducción del caudal.

Varios estudios muestran una relación entre la entrada de agua dulce al sistema costero (a través de los caudales y/o precipitación de los ríos) y la variabilidad del reclutamiento y/o de los desembarques de poblaciones de peces neríticos (ej. Quiñones y Montes, 2001; Lloret et al., 2004; Santojanni et al., 2006a; Martín et al., 2008; Gillson, 2011; Meynecke et al., 2012). Lloret et al. (2004) reportaron una fuerte correlación entre el caudal del río Ebro en primavera y los desembarques de anchoveta un año después (Lloret et al., 2004), sugiriendo que la variabilidad del caudal del río influye en el desove y en la tasa de supervivencia de las primeras etapas de la anchoveta. También se ha demostrado que un aumento de los niveles de caudal del río Po en el mar Adriático (Santojanni et al., 2006a) y del río Ródano en el Golfo de los

Leones en la costa catalana del mar Mediterráneo noroccidental, están asociados a un aumento del reclutamiento (Lloret et al., 2001) y desembarque (Martín et al., 2008) de anchoveta (*Engraulis encrasicolus*).

Para el caso de la sardina común, no se encontró asociación significativa entre el reclutamiento y la variabilidad del caudal de los ríos durante el principal período reproductivo. Sin embargo, que esto no significa que el caudal no tenga algún efecto sobre el reclutamiento de esta especie, sino que la dinámica del reclutamiento de la sardina común es quizás más afectada por otros factores como la temperatura superficial del mar, factores endógenos, y regulación denso dependiente, entre otros (Pedraza-Garcia y Cubillos, 2008; Canales et al., 2020).

Caudal de los ríos y relación stock-recluta (SR)

No se observó influencia de la biomasa desovante en la tasa de reclutamiento de ambas especies. Sin embargo, al incorporar el caudal (RIVSUM, P2) como co-variable en el modelo SR de Beverton-Holt (Tabla 5), se detectó un efecto positivo sobre el reclutamiento de la anchoveta, lo que sugiere que la biomasa desovante (SSB_{t-1}) no es un factor dominante en la regulación del reclutamiento de la anchoveta. Estos resultados son consistentes con estudios previos que reportan una débil influencia de factores de regulación denso-dependientes en la anchoveta en la zona centro sur de Chile, con una varianza explicada de la tasa de crecimiento poblacional per cápita que varía entre el 23% y el 15%, respectivamente (Pedraza-Garcia y Cubillos, 2008;

Canales et al., 2020). Según Canales et al. (2020), un modelo de anchoveta que incorpora efecto climático (Índice de Oscilación del Sur, SOI) mostró un desempeño mejor que un modelo que solo utiliza el efecto endógeno. El débil efecto denso-dependiente en la anchoveta detectada en estudios previos, de manera similar a los obtenidos en este estudio, permiten inferir que el caudal juega un rol importante en la dinámica del reclutamiento de la anchoveta, no obstante, es importante resaltar que ese no es el único factor involucrado en la regulación del reclutamiento de esta pesquería.

Para el caso de la sardina común, no se detectó ningún efecto de $SSB_t - 1$ en el reclutamiento de sardina común con o sin $RIVSUM - 1$ como covariable en el modelo stock recluta de Beverton-Holt. Canales et al. (2020), han encontrado que la denso-dependencia explica 27% de la variabilidad de la biomasa de sardina común. En términos generales los resultados de este estudio son consistentes con los obtenidos en estudios previos que reportan una débil o inexistente relación stock-recluta en peces pelágicos pequeños en diferentes ecosistemas (Szuwalski et al., 2015; Hilborn et al., 2017) como consecuencia de fluctuaciones climáticas que afectan la supervivencia desde la eclosión hasta el reclutamiento, de modo que el reclutamiento está en gran parte desacoplado de la biomasa reproductora (Szuwalski et al., 2015; Checkley et al., 2017; Hilborn et al., 2017; Canales et al., 2020).

El modelo stock-recluta muestra un buen ajuste de los datos a lo largo del tiempo, excepto para el año 2016 (Figura 7), cuando el caudal es incorporado

como co-variable del modelo, para el caso del reclutamiento de anchoveta. El año de 2016 es el único en todo el período que muestra niveles de reclutamiento ligeramente apartados del ajuste del modelo, en este caso, se observa un nivel de reclutas marcadamente elevados por sobre los del ajuste (Figura 7). El éxito del reclutamiento de la anchoveta en 2016, puede ser explicado por la presencia de cohortes menos abundantes de sardina común en el mismo año mediante un mecanismo de interacción biológica (Cubillos y Arcos 2002, Cubillos et al., 2006).

El reclutamiento de la sardina común parece ser negativamente influenciado por anomalías de la temperatura superficial de mar (SST) observadas durante el periodo de pre-reclutamiento (Agosto-Diciembre; Cubillos y Arcos, 2002) y por la SST durante el evento El Niño (Gómez et al 2012), lo que sugiere que ambientes cálidos serían desfavorables para el reclutamiento de la sardina común. Un fuerte evento de El Niño que comenzó a mediados de 2015 caracterizado por un índice de El Niño 3.4 que alcanzó $+ 2.1^{\circ}\text{C}$ durante el verano austral de 2016 (el segundo valor más alto desde 1948), afectó el Pacífico sureste hasta la Patagonia (Santoso et al. , 2017; León-Muñoz et al., 2018; Garreaud et al., 2019).

Además, el modo anular del sur (SAM) alcanzó su valor más alto durante el verano de 2016 produciendo condiciones extremas de sequía en esta área. Esta anomalía en las condiciones del hábitat cálido podría ser perjudicial para la supervivencia de la sardina común durante el período de pre-reclutamiento

de 2015, como parece haber ocurrido durante El Niño 1997-1998 (Cubillos y Arcos, 2002). Las anomalías de TSM extremadamente positivas podrían reflejar cambios en la disponibilidad de alimento para la sardina común durante su período previo al reclutamiento, y una clase anual poco abundante de sardina común podría favorecer la supervivencia de las crías de anchoveta, a través de un mecanismo de ventaja competitiva oportunista (Cubillos y Arcos, 2002). Este escenario podría explicar la diferencia entre los valores ajustados y observados del reclutamiento de anchoveta para el año 2016 (Figura 7). La marcada disminución en el reclutamiento de anchoveta (fracaso del reclutamiento) que comenzó en 2010 y que se extiende por varios años, coincide con el inicio de la Mega Sequía (MD).

La MD ha desencadenado cambios importantes en la productividad primaria costera de la zona centro-sur de Chile. Los ríos de la macro-zona central han reducido su caudal, así como el área de cobertura espacial de sus respectivas plumas y han disminuido su exportación de nutrientes en aproximadamente un 50% en comparación con los valores observados antes de 2010, lo que se traduce en una marcada reducción en concentración de clorofila dentro de sus plumas (Masotti et al., 2018). Los eventos de sequía o la reducción de los caudales de los ríos suelen ir acompañados de cambios en la abundancia de pesquerías neríticas, que en algunos casos pueden provocar fallas en el reclutamiento (ej. Gillson et al., 2012; Costalago et al., 2018). Estos resultados refuerzan la idea que las fluctuaciones en el ingreso de agua dulce a la zona

costera, debido a la disminución del caudal de los ríos, es un factor significativo que afecta el reclutamiento de anchoveta.

Cabe destacar que, con la incorporación del $RIVSUM_{t-1}$, los modelos SR alcanzaron resultados mucho mejores que los obtenidos con la regresión lineal múltiple ($pR^2=35\%$ para anchoveta y $pR^2=31\%$ para sardina común), lo que indica que modelos de regresión no lineal podrían ser usados para cuantificar la dinámica del reclutamiento, lo cual aumenta (disminuye) para la anchoveta (sardina común) y tendiendo a una asíntota en niveles altos (bajos) de caudal, considerando o no la biomasa desovante de cada especie. Para el caso de la sardina común, se encontró que las anomalías positivas del caudal de los ríos durante octubre están asociadas con una pequeña disminución en el reclutamiento anual, utilizando el modelo stock-recluta de BH.

Se encontró para la sardina común que anomalías positivas de caudal de los ríos durante octubre están asociados con una pequeña disminución en el reclutamiento anual basado en el modelo stock-recluta de Beverton-Holt. El modelo SR de Beverton-Holt ajustado, que incluye $RIVSUM_{t-1}$ durante octubre como co-variable, funciona relativamente bien en el seguimiento de la variabilidad del reclutamiento de sardina común al comienzo (2003-2009) y al final (2016-2019) del período de tiempo analizado, pero claramente el caudal de los ríos no es el factor principal que controla el reclutamiento de sardina común entre 2010 y 2015 (Figura 7).

Durante un período de tiempo similar que se extiende entre 2010 y 2014, condiciones climáticas a gran escala afectaron la zona centro-sur de Chile (Garreaud et al., 2019). Estas condiciones climáticas se ven reflejadas por un Índice de Oscilación Decadal del Pacífico (DOP) y un Índice de Precipitación Regional (RPI) combinados que alcanzaron su valor histórico más bajo desde el año 1948. Durante este último período, la DOP (calculada entre mayo y septiembre), estuvo en una fase fría (DOP media = -0,45), y el RPI también fluctuó alrededor de sus valores más bajos (RPI <0,6), lo que se vio reflejado en un déficit de lluvia del 30% (Garreaud et al., 2019). Este escenario, bajo DOP / bajo RPI demarca uno de los períodos más extremos de la Mega Sequía (MD) que se manifestó como una secuencia ininterrumpida de años secos, que comenzó en el año 2010, afectando severamente al centro-sur de Chile (Figura 8).

De acuerdo con los resultados obtenidos, la disminución de los caudales durante este período podría potenciar un aumento en el reclutamiento de sardina común. Esta tendencia se observa, en términos generales, en la trayectoria de reclutamiento fuera de ajuste utilizando el modelo de BH con el caudal como covariable. Sin embargo, también está claro que los niveles extremadamente altos de reclutamiento observados de sardina (por ejemplo, año 2012) no se pueden explicar solo en base al aporte total de agua dulce. (Figura 7). Es posible que la dinámica de la sardina común se haya visto afectada también por la temperatura superficial del mar (TSM), asociada a

vientos favorables de surgencia, durante 2010-2015 y no por el caudal. Existe evidencia de que las condiciones del hábitat frío (caliente) durante el período previo al reclutamiento son favorables (desfavorables) para las tasas de crecimiento (Canales et al., 2020) y de reclutamiento de la sardina común (Cubillos y Arcos 2002; Gomez et al., 2012). Bajo este escenario, La Niña fuerte y débil de los años 2010 y 2011, respectivamente (Santoso et al., 2017), habrían contribuido principalmente a los niveles más altos de reclutamiento de sardina común observados en el periodo de estudio, correspondientes a los años 2011 y 2012 (Figura 7).

Contrario a esto, el fuerte evento El Niño que comenzó a mediados de 2015 (Santoso et al., 2017), y las temperaturas del agua de mar anormalmente altas registradas en la zona sur y centro-sur de Chile durante la primavera de 2015 y el verano de 2016 (León-Muñoz et al., 2018), serían las causas principales del bajo reclutamiento de sardina común observado durante 2016 (Figura 7), tal como se reportó para los años El Niño de 1997 y 2002 (Gomez et al., 2012).

Según los resultados, el reclutamiento de anchoveta se podrá reducir independientemente de los altos niveles de biomasa desovante. Sin embargo, la asociación de caudal/reclutamiento de anchoveta encontrada en este estudio solo es válida para el rango histórico (1999–2018) de caudal detectado para la macrozona central (5,900–21,380 m³/s) y la macro-zona sur (7,000–13,270 m³/s). De acuerdo con las predicciones de reclutamiento de anchoveta basadas en el caudal (Figuras 3, 5), el reclutamiento de anchoveta tiende a

disminuir notablemente (por debajo de estos niveles de caudal) o a alcanzar una asíntota (por encima de estos niveles de escorrentía), pero otros factores pueden interactuar con el caudal de los ríos o juegan un rol más relevante que el caudal en la modulación del reclutamiento fuera de estos rangos.

La magnitud de la asociación entre el reclutamiento de anchoveta y el caudal de los ríos tiende a ser más marcada para los ríos cuyas desembocaduras están cerca de áreas con presencia histórica de alta abundancia de anchoveta y sardina común (Figura 1). Esto significa que los modelos basados en los caudales de los ríos ubicados en los extremos del área de estudio, que son el río Maipo en el borde norte de la macro-zona central y los ríos Bueno y Calle-Calle en el borde sur de la macro-zona sur, tuvieron un desempeño débil (mayor AIC) que los modelos ajustados a sus ríos más cercanos (AIC menor) (Tabla 5, Anexos). La desembocadura del río Maipo se encuentra alejada de la zona histórica donde se encuentran altas abundancias de huevos de anchoveta, la que se extiende entre Punta Nugurne y Constitución ($35^{\circ}30'S$) (Figura.1), lo que probablemente sea la principal causa de su menor influencia en el reclutamiento de esta especie.

Las desembocaduras de los ríos Calle-Calle y Bueno se ubican en el extremo sur del área de estudio, cerca del límite final y fuera de la zona sur donde se encuentran altas abundancias de huevos altos, la que se extiende desde Lebu hasta Corral ($38^{\circ}20'S$ a $39^{\circ}40'S$) (Figura.1). La distancia de las desembocaduras de los ríos con respecto de las zonas de alta abundancia de

huevos de anchoveta juega un papel importante cuando se trata de evaluar la influencia de los caudales de los ríos sobre el éxito del reclutamiento de anchoveta. Existe evidencia de que los ríos pequeños (i.e. bajos niveles de caudal) pueden producir grandes plumas costeras (Saldías et al., 2012, 2016) y, por lo tanto, la ubicación de su desembocadura en relación con áreas de alta abundancia de huevos, puede ser más relevante que sus niveles de caudal, en cuanto a su efecto sobre el reclutamiento de anchoveta. Este podría ser el caso de los ríos Carampangue, Mataquito y Lleu-Lleu, cuyas desembocaduras se encuentran próximas a zonas de alta abundancia de huevos de anchoveta (Figura 1); sus niveles de caudal no superan ca. 33% del caudal del río Itata o ca. 13% del caudal del río Bio-Bio (Figura 2), pero sus modelos de regresión presentan ajustes iguales o mejores que aquellos que utilizan el caudal de los ríos Itata o Bio-Bio, al tratar de explicar la variabilidad del reclutamiento de anchoveta (Tablas 4, 5, Anexos).

Efecto del caudal sobre la distribución espacio-temporal de reclutas de *Engraulis ringens* y *Strangomera bentincki*

Con respecto al cambio de distribución de los reclutas, hubo poca variabilidad en los centros de gravedad a lo largo del área de estudio, lo que sugiere una consistencia en la concentración de reclutas a lo largo del área y periodo de estudio. Sin embargo, hubo un cambio interanual importante en los años 2012 y 2013 en los centros de gravedad de la anchoveta y la sardina común en la macro-zona sur, con una variación más pronunciada en la anchoveta. Nuestros resultados sugieren que estos cambios podrían haber sido

producidos por las fluctuaciones de caudal de los ríos, ya que los resultados del análisis indican que la variabilidad del caudal puede explicar el 35% de la variabilidad en los cambios de CG en la macro-zona sur (Q_SMZ). Además, el aparente movimiento hacia el norte de los CG (Figura 9A) refuerza la idea que la señal de orientación de la pluma puede desempeñar un papel importante en el desplazamiento de los reclutas de anchoveta, a lo largo del área de estudio.

Saldías et al. (2012) encontraron que en verano las plumas de los ríos presentan una orientación más hacia el norte, debido a que el viento predominante es hacia el norte. En la zona centro sur de Chile se evidencia cambios en la distribución de la sardina común y la anchoveta, generándose desplazamientos durante El Niño (Saavedra et al., 2018). La reducción del caudal de los ríos en las zonas costeras durante la mega sequía, condujo a una disminución de la biomasa de clorofila-a en la zona costera (Anabalón et al., 2016; Jacob et al., 2018; Masotti et al., 2018; Grez et al., 2020) lo que puede contribuir a aumentar los cambios de distribución de estas especies. Durante la última década, muchos estudios han establecido cambios en la distribución geográfica de los organismos marinos en respuesta al calentamiento del océano (ej. Doney et al., 2012; Poloczanska et al., 2013).

La variabilidad del caudal de los ríos se asocia a menudo con variaciones en la productividad de las pesquerías pelágicas en todo el mundo (ej. Lloret et al., 2004; Santojanni et al., 2006a; Hsieh et al., 2009; Basilone et al., 2013).

Las fluctuaciones en el caudal de los ríos pueden influir en el desove y la tasa de supervivencia de las primeras etapas de la anchoveta, que dependen de la disponibilidad de alimentos que puede estar relacionada con el enriquecimiento de nutrientes impulsado por el caudal de los ríos como se ha reportado para otras pesquerías de pequeños pelágicos en diversos ecosistemas costeros del mundo (ej. Lloret et al., 2006; Martín et al., 2008; Bonanno et al., 2016). Las zonas de desove de la anchoveta europea están asociadas a áreas con influencia del caudal de los ríos en el golfo de Vizcaya, el mar Adriático, mar de Cataluña y el golfo de Túnez (Agostini y Bakun, 2002; Zarrad et al., 2006; Palomera et al., 2007; Sabates et al., 2007).

Bergeron (2004) sugiere que el nivel de caudal de los ríos es un factor que influye en la condición de las larvas de anchoveta y quizás hasta cierto punto en la variabilidad del reclutamiento de esta especie en el Golfo de Vizcaya, Atlántico nororiental. Bonanno et al. (2016) destacaron el enriquecimiento de nutrientes como resultado del aporte del caudal, lo que influyó positivamente en la calidad del hábitat para la anchoveta y la sardina en el mar Tirreno (Mediterráneo). En Florida nor-occidental (EEUU), Chagaris et al (2015) han reportado que *Opisthonema oglinum* se distribuye en los caladeros de acuerdo con la disponibilidad de alimentos impulsados por la descarga del río y el transporte hacia el este de las plumas del río Mississippi. Los períodos de alta disponibilidad de *O. oglinum* ocurrieron cuando hubo una gran descarga de los ríos locales que contribuyó al aumento de la producción de fitoplancton en las áreas de pesca (Chagaris et al., 2015).

Durante el período de estudio, se pueden distinguir dos temporadas en cuanto al nivel de caudal de los ríos, en la zona de estudio. La primera de 1999 a 2009 con altos niveles de caudal (promedio anual $4\,040\text{ m}^3\text{ s}^{-1}$) y a partir de 2010, una segunda temporada con niveles reducidos de los caudales debido a la mega sequía (Garreaud et al.2017) (promedio anual $2\,906\text{ m}^3\text{ s}^{-1}$; Figura 8C). Además, se registró un nivel bajo de caudal durante 2016 (promedio anual $2\,062,39\text{ m}^3\text{ s}^{-1}$) cuando se produjo el fuerte evento El Niño 2015/16 (Garreaud et al., 2017; Siler et al., 2017). Los datos de los cruceros hidroacústicos que tienen lugar en el verano de cada año, mostraron un período de altos niveles de reclutamiento de anchoveta de 2000 a 2009 (alcanzó alrededor de 78×10^6 reclutas), y niveles bajos entre 2010 y 2015 (alcanzó alrededor de 11×10^6 reclutas).

Luego se observa un leve aumento en el reclutamiento de anchoveta durante 2016 que declina durante los años siguientes (Figura 8B). Para la sardina común (Figura 8A) se registra un período de reclutamiento bajo de 2000 a 2005 seguido de un período de reclutamiento más alto de 2010 a 2012, y oscilaciones entre 2013 y 2019. Aunque hay períodos con cierta correspondencia (por ejemplo, el reclutamiento de sardina común aumentó y el reclutamiento de anchoveta disminuyó), el aumento en el reclutamiento de una de estas especies no necesariamente está asociado con la disminución en el reclutamiento de la otra especie.

Cabe destacar, que a partir del año 2006 se incorporaron en el sistema de fijación de cuotas de sardina común y anchoveta, cruceros hidroacústicos en otoño (PELACES) además de los cruceros de verano (RECLAS). Los cruceros PELACES se utilizan con el objeto de tener una segunda evaluación para la revisión de la asignación de cuotas de ambos recursos, pero particularmente para el caso de la anchoveta. Así, la evaluación hidroacústica realizada en otoño a través de los cruceros PELACES complementan la información de los cruceros RECLAS, contribuyendo principalmente a evaluar la biomasa disponible de anchoveta para la flota.

En el presente estudio solo se utilizó solo la información proveniente de los cruceros de evaluación hidroacústica RECLAS desarrollado en el verano, cuyo objetivo es evaluar la fuerza de los reclutamientos. Los datos de los cruceros PELACES no se incluyeron en el análisis debido al hecho de presentar discontinuidades en 2008 y 2015, y la serie de tiempo es mas corta (n=13). Por otra parte, análisis realizados comparando los resultados provenientes de ambos cruceros (Ver Anexos Figura 13), indican que existe una clara asociación entre los resultados de los cruceros RECLAS y PELACES, lo que indicaría que las conclusiones obtenidas en el presente estudio no serían alteradas por la inclusión del crucero PELACES.

Efecto del caudal sobre el reclutamiento de anchoveta y sardina común e interacción con otros factores

En la zona centro-sur de Chile, la estacionalidad del desove de sardina común y anchoveta, así como la ocurrencia espacial de este proceso, está fuertemente influenciada por eventos de surgencia, ENSO, vientos y la morfología costera que favorece la retención de huevos y larvas (Castro y Hernández, 2000; Cubillos et al., 2001, 2006; Gómez et al., 2012). Por tanto, es importante que los estudios futuros tomen en consideración el análisis de la interacción de estos factores en conjunto con la variabilidad del caudal de los ríos, ya que como se ha demostrado en esta Tesis, éstos podrían impactar en la dinámica de reclutamiento de las pesquerías neríticas y especialmente de la sardina común y la anchoveta. De hecho, nuestros resultados indican que el caudal puede explicar alrededor del 30% de la variabilidad en el reclutamiento de la anchoveta y sardina común en la zona y periodo de estudio.

Por otro lado, en la mayoría de los estudios a nivel mundial donde se asocia el efecto de la entrada de agua dulce con la variabilidad del reclutamiento de sardina o anchoveta, generalmente se ha observado que la sardina tiende a ser influenciada además por otros factores (ej. Lloret et al., 2004; Santojanni et al., 2006b). Otra fuente de entrada directa de agua dulce en la zona costera corresponde a las precipitaciones. Esta constituye otra variable que se debe analizar con más detalle en el futuro. En el presente estudio no se realizaron

análisis específicos que exploraran la eventual asociación directa entre precipitación y reclutamiento de sardina común y anchoveta, pero es esperable que la incorporación de la variable precipitación no varíe los resultados obtenidos en este estudio usando el caudal, ya que la precipitación puede explicar el 83% de la variabilidad del caudal (RIVSUM) (Anexos, Figuras 5, 6).

La mega sequía, el 25% de la cual se ha atribuido a el cambio climático antropogénico (Boisier et al., 2016), produjo una marcada reducción en los niveles de precipitación/escorrentía en el centro-sur de Chile. La reducción en la descarga de agua dulce de los principales ríos como el Bio-Bio y el Itata produjo una disminución del 25 al 75 % en la exportación de nitrato y fosfato a la zona costera, nutrientes que son esenciales para el crecimiento del fitoplancton, el desarrollo de las larvas y la alimentación de la anchoveta sardina común (Grez et al., 2020).

Montecinos y Gómez (2010) sugirieron que un inicio tardío de la temporada de surgencia en la zona centro-sur puede producir una menor cantidad de alimento disponible para el pre-reclutamiento de sardina común durante la temporada de primavera, en asociación con una disminución de la producción primaria. Esto refuerza la idea que el enriquecimiento de nutrientes en el sistema costero a través del caudal es crucial para procesos biológicos en la zona costera como la producción primaria que incidiría en la sobrevivencia

larval durante períodos de surgencia estacional mínima o tardía en invierno y principios de primavera (Masotti et al., 2018).

Además, los ríos tienen una influencia notable en la concentración de clorofila (promedio de PB por área de pluma) en las áreas costeras cerca de las desembocaduras de los ríos y alcanzan niveles máximos durante el final del invierno y principios de primavera, cuando el afloramiento impulsado por el viento es bajo, coincidiendo con el reclutamiento de larvas de varias peces (Castro y Hernández, 2000; Castro et al., 2000; Landaeta et al., 2015).

Los resultados de este estudio evidencian la relevancia del caudal de los ríos como un factor importante en la variabilidad del reclutamiento de anchoveta, lo que sugiere que las anomalías de caudal mensual alta (baja) durante el principal período reproductivo de la anchoveta afectan marcadamente la supervivencia de sus etapas tempranas, aumentando (disminuyendo) sus niveles de reclutamiento. Para la sardina común, el efecto del caudal no fue marcado como para la anchoveta, lo que sugiere que otros factores oceanográficos y/o climáticos (ej. Surgencia, rotor del viento, temperatura superficial del mar, fases ENSO) son más relevantes para impulsar la variabilidad del reclutamiento que el ingreso de agua dulce por el caudal de los ríos.

CONCLUSIONES

- 1) La variabilidad del reclutamiento de *Engraulis ringens* (anchoveta) se asocia positiva y significativamente con las fluctuaciones de caudal durante el principal período reproductivo (julio-octubre), así como para cada mes durante el principal periodo reproductivo (P2), validando la hipótesis H:1 para el caso de la anchoveta, que plantea que “Las fluctuaciones del caudal de ríos ejercen un efecto en desfase temporal sobre el éxito del reclutamiento de *Strangomera bentincki* (sardina común) y *Engraulis ringens* (anchoveta) en la zona centro-sur de Chile”.
- 2) Las fluctuaciones del caudal de los ríos no son factores relevantes en la modulación del reclutamiento de *Strangomera bentincki* (sardina común), habiendo otros factores (ej. Temperatura, surgencia costera) que podrían jugar un rol importante en el éxito del reclutamiento de la especie. En consecuencia, para el caso de la sardina se rechaza la Hipótesis H:1.
- 3) Se observó poca variabilidad espacio-temporal en los centros de gravedad de la distribución de los reclutas a lo largo del área y periodo de estudio. Sin embargo, hubo un cambio interanual relativamente grande en los años 2012 y 2013 en los centros de gravedad de la distribución de los reclutas de anchoveta y la sardina común en la

macro-zona sur, con una variación más pronunciada en la anchoveta. Los resultados de la presente investigación sugieren que estos cambios pudiesen haber sido producidos por variaciones en el aporte de agua dulce a la zona costera, generado por fluctuaciones en el caudal de los ríos. En consecuencia, se valida solo parcialmente lo planteado en la hipótesis H2, es decir: “Las fluctuaciones del caudal de ríos afectan la distribución espacio-temporal de los reclutas de *Strangomera bentincki* (sardina común) y *Engraulis ringens* (anchoveta) en la zona centro-sur de Chile”.

- 4) Al considerar que los estadios tempranos de ambas especies son también afectados por factores como la surgencia, eventos ENSO, temperatura superficial del mar y por la morfología costera que favorece la retención de sus huevos y larvas, estudios futuros deberán enfocarse en analizar la interacción de esos factores con el efecto de caudal y de las plumas de los ríos, y también en cuantificar su impacto conjunto en la variabilidad del reclutamiento.

REFERENCIAS

- Agostini, V. N., Bakun, A. (2002). "Ocean triads" in the Mediterranean Sea: Physical mechanisms potentially structuring reproductive habitat suitability (with example application to European anchovy, *Engraulis encrasicolus*). *Fish. Oceanogr.* 11, 129–142. Doi:10.1046/j.1365-2419.2002.00201.x.
- Alvarez-Garreton, C., Boisier, J., Garreaud, R., Seibert, J., Vis, M. (2021). Progressive water deficits during multiyear droughts in basins with long hydrological memory in Chile. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 1, 429–446. Doi: 10.5194/hess-25-429-2021
- Alvarez-Garreton, C., Mendoza, P. A., Pablo Boisier, J., Addor, N., Galleguillos, M., Zambrano-Bigiarini, M., et al. (2018). The CAMELS-CL dataset: Catchment attributes and meteorology for large sample studies-Chile dataset. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 22, 5817–5846. Doi:10.5194/hess-22-5817-2018.
- Anabalón, V., Morales, C. E., González, H. E., Menschel, E., Schneider, W., Hormazabal, S., Valencia, L., Escribano, R. (2016). Micro-phytoplankton community structure in the coastal upwelling zone off Concepción (central Chile): Annual and inter-annual fluctuations in a highly dynamic environment. *Prog. Oceanogr.* 149, 174–188. Doi:10.1016/j.pocean.2016.10.011.
- Arteaga, M., Cubillos, L. A. (2008). Análisis de los cambios de abundancia de sardina común (*Strangomera bentinckii*): Estructura año calendario versus año biológico. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 36, 137–151. Doi:10.3856/vol36-issue2-fulltext-1.
- Basilone, G., Bonanno, A., Patti, B., Mazzola, S., Barra, M., Cuttitta, A., Mc Bride, R. (2013). Spawning site selection by European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in relation to oceanographic conditions in the Strait of Sicily. *Fish. Oceanogr.* 22, 309–323. Doi:10.1111/fog.12024.
- Bergeron, J. P. (2004). Contrasting years in the Gironde estuary (Bay of Biscay, NE Atlantic) springtime outflow and consequences for zooplankton pyruvate kinase activity and the nutritional condition of anchovy larvae: An early view. *ICES J. Mar. Sci.* 61, 928–932. Doi:10.1016/j.icesjms.2004.06.019.
- Beverton, R. J. H., Holt, S. J. (1993). On the Dynamics of Exploited Fish Populations. Doi:10.1007/978-94-011-2106-4.
- Boisier, J. P., Rondanelli, R., Garreaud, R. D., Muñoz, F. (2016). Anthropogenic and natural contributions to the Southeast Pacific precipitation

decline and recent megadrought in central Chile. *Geophys. Res. Lett.* 43, 413–421. Doi:10.1002/2015GL067265.

Bonanno, A., Barra, M., Basilone, G., Genovese, S., Rumolo, P., Goncharov, S., et al. (2016). Environmental processes driving anchovy and sardine distribution in a highly variable environment: the role of the coastal structure and riverine input. *Fish. Oceanogr.* 25, 471–490. Doi:10.1111/fog.12166.

Burnham, K.P., Anderson, D.R. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference. A Practical Information-Theoretic Approach.* Second Edition, Springer. NY, USA. 488 pp.

Bustos, B., Cubillos, L. A., Claramunt, G., Castro, L. R. (2020). Daily anchovy (*Engraulis ringens*) egg mortality rates in different spawning zones along the Chilean coast. *Reg. Stud. Mar. Sci.* 35, 101200. Doi: 10.1016/j.rsma.2020.101200.

Caddy, J. F., Bakun, A. (1994). A tentative classification of coastal marine ecosystems based on dominant processes of nutrient supply. *Ocean Coast. Manag.* 23, 201–211. Doi:10.1016/0964-5691(94)90019-1.

Canales, T. M., Lima, M., Wiff, R., Contreras-Reyes, J. E., Cifuentes, U., Montero, J. (2020). Endogenous, Climate, and Fishing Influences on the Population Dynamics of Small Pelagic Fish in the Southern Humboldt Current Ecosystem. *Front. Mar. Sci.* 7, 1–14. Doi:10.3389/fmars.2020.00082.

Castro, L. R., Hernandez, E. H. (2000). Early Life Survival of the Anchoveta *Engraulis ringens* Off Central Chile during the 1995 and 1996 Winter Spawning Seasons. *Trans. Am. Fish. Soc.* 129, 1107–1117. Doi:10.1577/1548-8659(2000)129<1107: elsota>2.0.co;2.

Castro, L.R., Morin, V., Tiznado, O., Miranda, A., Soto, S., Gonzalez, M. (2021). Effects of salinity changes on hatching, hatching-gene expression, and hatching-enzyme expression in anchoveta *Engraulis ringes* eggs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 658, 181-194. Doi: 10.3354/meps.13548.

Chagaris, D., Mahmoudi, B., Muller-Karger, F., Cooper, W., Fischer, K. (2015). Temporal and spatial availability of Atlantic Thread Herring, *Opisthonema oglinum*, in relation to oceanographic drivers and fishery landings on the Florida Panhandle. *Fish. Oceanogr.* 24, 257–273. Doi:10.1111/fog.12104.

Checkley, D. M., Asch, R. G., Rykaczewski, R. R. (2017). Climate, Anchovy, and Sardine. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 9, 469–493. Doi:10.1146/annurev-marine-122414-033819.

- Chen, D. G., Irvine, J. R. (2001). A semiparametric model to examine stock–recruitment relationships incorporating environmental data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58, 1178–1186. Doi:10.1139/f01-037.
- Claramunt, G., Cubillos, L. A., Castro, L., Hernández, C., Arteaga, M. (2014). Variation in the spawning periods of *Engraulis ringens* and *Strangomera bentincki* off the coasts of Chile: A quantitative analysis. *Fish. Res.* 160, 96–102. Doi:10.1016/j.fishres.2013.09.010.
- Claramunt, G., Cubillos, L., Braun, M., Serra, R., Canales, M., Sanchez, J., et al. (2007). Mejoramiento del método de producción diaria de huevos aplicado en pelágicos pequeños. Informe Final Proyecto del Fondo de Investigación Pesquera N° 2006-38231, Universidad Arturo Prat, Iquique, Chile. 231 pp.
- Contreras, S., Pantoja, S., Neira, C., Lange, C. B. (2007). Biogeochemistry of sediments off Concepción (~36°S), Chile: El Niño vs. Non-El Niño conditions. *Prog. Oceanogr.* 75, 576–585. Doi: 10.1016/j.pocean.2007.08.030.
- Costalago, D., Potter, P., Patrick, P., Strydom, N. A. (2018). Influence of environmental variables on the larval stages of anchovy, *Engraulis encrasicolus*, and sardine, *Sardinops sagax*, in Algoa Bay, South Africa. *Environ. Biol. Fishes* 101, 225–236. Doi:10.1007/s10641-017-0693-z.
- Cury, P., Roy, C. (1989). Optimal environmental Window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46, 670-680.
- Cubillos, L. A., Arcos, D.F. (2002). Recruitment of common sardine (*Strangomera bentincki*) and anchovy (*Engraulis ringens*) off central-south Chile in the 1990s and the impact of the 1997-1998 El Niño. *Aquat. Living Resour.* 15, 87–94. Doi:10.1016/S0990-7440(02)01158-0.
- Cubillos, L. A., Arcos, D. F., Bucarey, D. A., Canales, M. T. (2001). Seasonal growth of small pelagic fish off Talcahuano, Chile (37°S, 73°W): A consequence of their reproductive strategy to seasonal upwelling? *Aquat. Living Resour.* 14, 115–124. Doi:10.1016/S0990-7440(01)01112-3.
- Cubillos, L. A., Castro, L., Claramunt, G., Oyarzún, C. (2006). Evaluación del stock desovante de anchoveta y sardina común entre la V y X Región, año 2005. Fondo de Investigación Pesquera, Informe Técnico. Subsecretaría de Pesca y Acuicultura, Ministerio de Economía, Chile.
- Cubillos, L. A., Ruiz, P., Claramunt, G., Gacitúa, S., Núñez, S., Castro, L. R., et al. (2007a). Spawning, daily egg production, and spawning stock biomass estimation for common sardine (*Strangomera bentincki*) and anchovy (*Engraulis ringens*) off central southern Chile in 2002. *Fish. Res.* 86, 228–240. Doi: 10.1016/j.fishres.2007.06.007.

Cubillos, L. A., Serra, R., Fréon, P. (2007b). Synchronous pattern of fluctuation in three anchovy fisheries in the Humboldt Current System. *Aquat. Living Resour.* 20(1), 69 – 75 Doi:10.1051/alr:2007017.

Cubillos, L.A., Castro, L.R., Soto, S. (2020). Evaluación del stock desovante de anchoveta y sardina común entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos, año 2019. Instituto de Fomento Pesquero, Valparaíso, Informe Técnico.

Díaz-Ochoa, J. A., y Quiñones, R. A. (2008). Relationship of precipitation, freshwater input, and sea level height with the abundance of the white shrimp (*Litopenaeus occidentalis*; Street, 1871) off Buenaventura, eastern tropical Pacific. *Fish. Res.* 92, 148–161. Doi: 10.1016/j.fishres.2008.01.002.

DGA. (2016) Atlas del Agua – Chile 2016, en Capítulo 4: Gestión del agua, Atlas del Agua, Chile 2016, Santiago, Chile, 30 pp.

Drinkwater, K. F., Frank, K. T. (1994). Effects of river regulation and diversion on marine fish and invertebrates. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 4, 135–151. Doi:10.1002/aqc.3270040205.

Gao, P., Li, P., Zhao, B., Xu, R., Zhao, G., Sun, W., Mu, X. (2017). Use of double mass curves in hydrologic benefit evaluations. *Hydrol. Process.* 31(26), 4639–4646. Doi:10.1002/hyp.11377.

Garreaud, R. D., Alvarez-Garreton, C., Barichivich, J., Pablo Boisier, J., Christie, D., Galleguillos, M., LeQuesne, C., McPhee, J., Zambrano-Bigiarini, M. (2017). The 2010-2015 megadrought in central Chile: Impacts on regional hydroclimate and vegetation. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 21, 6307–6327. Doi:10.5194/hess-21-6307-2017.

Garreaud, R. D., Boisier, J. P., Rondanelli, R., Montecinos, A., Sepúlveda, H. H., Veloso-Aguila, D. (2020). The Central Chile Mega Drought (2010–2018): A climate dynamics perspective. *Int. J. Climatol.* 40, 421–439. Doi:10.1002/joc.6219.

Gatica, C., Arteaga, M., Giacaman, J., Ruiz, P. (2007). Tendencias en la biomasa de sardina común (*Strangomera bentincki*) y anchoveta (*Engraulis ringens*) en la zona centro-sur de Chile, entre 1991 y 2005. *Investig. Mar.* 35, 13–24. Doi:10.4067/s0717-71782007000100002.

Gillson, J. (2011). Freshwater flow and fisheries production in estuarine and coastal systems: Where a drop of rain is not lost. *Rev. Fish. Sci.* 19, 168–186. Doi:10.1080/10641262.2011.560690.

Gillson, J., Suthers, I., Scandol, J. (2012). Effects of flood and drought events on multi-species, multi-method estuarine and coastal fisheries in eastern

Australia. *Fish. Manag. Ecol.* 19, 54–68. Doi:10.1111/j.1365-2400.2011.00816.x.

Gómez-Canchong, P., Quiñones, R. A., Neira, S., Arancibia, H. (2017). Modelling fishery-induced impacts on the food web of the continental shelf off central-south Chile using a size-based network approach. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 45, 748–765. Doi:10.3856/vol45-issue4-fulltext-11.

Gomez, F., Montecinos, A., Hormazabal, S., Cubillos, L. A., Correa-Ramirez, M., Chavez, F. P. (2012). Impact of spring upwelling variability off southern-central Chile on common sardine (*Strangomera bentincki*) recruitment. *Fish. Oceanogr.* 21, 405–414. Doi:10.1111/j.1365-2419.2012.00632.x.

Grendi, C., Cubillos, L., Castro, L., Soto, S., Claramunt, G., Bonicelli, J., Cifuentes, U. (2020). Evaluación del stock desovante de anchoveta y sardina común entre la Región de Valparaíso y la Región de Los Lagos, año 2019. Informe Técnico, Instituto de Fomento Pesquero, Valparaíso, Chile.

Grez, P. W., Aguirre, C., Farías, L., Contreras-López, M., Masotti, I. (2020). Evidence of climate-driven changes on atmospheric, hydrological, and oceanographic variables along the Chilean coastal zone. *Clim. Change.* 163, 633–652. Doi:10.1007/s10584-020-02805-3.

Hickey, B. M., Kudela, R. M., Nash, J. D., Bruland, K. W., Peterson, W. T., MacCready, P., et al. (2010). River Influences on Shelf Ecosystems: Introduction and synthesis. *J. Geophys. Res. Ocean.* 115, 1–26. Doi:10.1029/2009JC005452.

Hilborn, R., Amoroso, R. O., Bogazzi, E., Jensen, O. P., Parma, A. M., Szuwalski, C., Walters, C.J. (2017). When does fishing forage species affect their predators? *Fish. Res.* 191, 211–221. Doi: 10.1016/j.fishres.2017.01.008.

Hilborn, R., Walters, C. J. (1992). Managing Fisheries. *Quant. Fish. Stock Assess. Choice, Dyn. Uncertain.* 1, 451–538.

Hsieh, C. H., Chen, C. S., Chiu, T. S., Lee, K. T., Shieh, F. J., Pan, J. Y., Lee, M-A. (2009). Time series analyses reveal transient relationships between abundance of larval anchovy and environmental variables in the coastal waters southwest of Taiwan. *Fish. Oceanogr.* 18, 102–117. Doi:10.1111/j.1365-2419.2008.00498.x.

Jacob, B. G., Tapia, F. J., Quiñones, R. A., Montes, R., Sobarzo, M., Schneider, W., Daneri, G., Morale, C.E., Montero, P., Gonzalez, H. (2018). Major changes in diatom abundance, productivity, and net community metabolism in a windier and dryer coastal climate in the southern Humboldt Current. *Prog. Oceanogr.* 168, 196–209. Doi: 10.1016/j.pocean.2018.10.001.

- Lasker, R. (1978). The relation between oceanographic conditions and larval anchovy food in the California currents: identification of factors contributing to recruitment failure. *Rapports et Proces-verbaux des Réunions, CEM 173*, 212-230.
- Landaeta, M. F., Contreras, J. E., Bustos, C. A., Muñoz, G. (2015). Larval growth of two lanternfishes at nearshore waters from an upwelling zone based in the otolith microstructure analysis. *J. Appl. Ichthyol.* 31, 106–113. Doi: 10.1111/jai.12639
- Lehodey, P., Alheit, J., Barange, M., Baumgartner, T., Beaugrand, G., Drinkwater, K., Fromentin J. M., Hare S. R., Ottersen G., Perry R. I., Roy Claude, Van der Lingen C.D., Werner F. (2006). Climate variability, fish, and fisheries. *J. Clim.* 19 (20), 5009–5030. Doi:10.1175/JCLI3898.1.
- León-Muñoz, J. , Urbina, M.A., Garreaud, R, Iriarte, J.L., (2018). Hydroclimatic conditions trigger record harmful algal bloom in western Patagonia (summer 2016). *Scientific Reports* 8:1330 | DOI:10.1038/s41598-018-19461-4
- Le Pape, O, Chauvet, F, Désaunay, Y, Guérault, D. (2003). Relationship between interannual variations of the river plume and the extent of nursery grounds for the common sole (*Solea solea*, L.) in Vilaine Bay. Effects on recruitment variability. *Journal of Sea Research*, 50(2–3), 177–185. DOI: [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(03\)00061-3](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(03)00061-3)
- Lloret, J., Lleonart, J., Sole, I., Fromentin, J.M. (2001). Fluctuations of landings and environmental conditions in the north-western Mediterranean Sea. *Fish. Oceanogr.* 10, 33–50.
- Lloret, J., Palomera, I., Salat, J., Sole, I. (2004). Impact of freshwater input and wind on landings of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina pilchardus*) in shelf waters surrounding the Ebre (Ebro) River delta (north-western Mediterranean). *Fish. Oceanogr.* 13, 102–110. Doi:10.1046/j.1365-2419.2003.00279. x.
- Mangiafico, S. (2015). *An R Companion for the Handbook of Biological Statistics*. Rutgers Cooperative Extension, NJ, USA:
- Martín, P., Bahamon, N., Sabatés, A., Maynou, F., Sánchez, P., Demestre, M. (2008). European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) landings and environmental conditions on the Catalan Coast (NW Mediterranean) during 2000-2005. *Hydrobiologia* 612, 185–199. Doi:10.1007/s10750-008-9482-1.
- Masotti, I., Aparicio-Rizzo, P., Yevenes, M. A., Garreaud, R., Belmar, L., Farías, L. (2018). The influence of river discharge on nutrient export and phytoplankton biomass off the Central Chile Coast (33°-37°S): Seasonal cycle

and interannual variability. *Front. Mar. Sci.* 5, 1–12. Doi:10.3389/fmars.2018.00423.

McPhaden, M.J., (2004). Evolution of the 2002/2003 El Niño. *Bull. Am. Meteorol. Soc.* 85, 677–695.

Meynecke, J. O., Grubert, M., Gillson, J. (2012). Giant mud crab (*Scylla serrata*) catches and climate drivers in Australia – A large scale comparison. *Mar. Freshw. Res.* 63, 84–94. Doi:10.1071/MF11149.

Montecinos, A., Gómez, F. (2010). Interdecadal variability of the upwelling season off southerncentral Chile (37°S): impact on common sardine (*Strangomera bentinckii*). http://www.dgf.uchile.cl/ACT19/COMUNICACIONES/Revistas/MG_PO07.pdf.

Montecinos, A., Kurgansky, M. V., Muñoz, C., Takahashi, K. (2011). Non-ENSO interannual rainfall variability in central Chile during austral winter. *Theor. Appl. Climatol.* 106, 557–568. Doi:10.1007/s00704-011-0457-1.

Nagelkerke, N. J. D. (1991). A note on a general definition of the coefficient of determination. *Biometrika* 78, 691–692. Doi:10.1093/biomet/78.3.691.

Palomera, I., Olivar, M.P., Salat, J., Sabates, A., Coll, M., García, A., Morales-Nin, B. (2007) Small pelagic fish in the NW Mediterranean Sea: An ecological review. *Prog. Oceanogr.* 74, 377–396.

Parada, C., Gatica, C., Ernst, B., Gretchina, A., Yannicelli, B., Porobic, J., Ernst, B., Gatica, C., Arteaga, M., Montecinos, A., Nuñez, S., Gretchina, A. (2013). Variabilidad ambiental y recursos pesqueros en el Pacífico suroriental: estado de la investigación y desafíos en el asesoramiento para el manejo pesquero. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 41, 1–28. Doi:10.3856/vol41-issue1-fulltext-1.

Parrish, R.H., Nelson, C.S., Bakun, A. (1981). Transport Mechanisms and Reproductive Success of Fishes in the California Current. *Biological Oceanography* 1-2, 175-203. DOI: 10.1080/01965581.1981.10749438

Pirnia, A., Golshan, M., Darabi, H., Adamowski, J., Rozbeh, S. (2019). Using the mann–kendall test and double mass curve method to explore stream flow changes in response to climate and human activities. *J. Water Clim. Chang.* 10, 725–742. Doi:10.2166/wcc.2018.162.

Quiñones, R. A., Montes, R. M. (2001). Relationship between freshwater input to the coastal zone and the historical landings of the benthic/demersal fish *Eleginops maclovinus* in central-south Chile. *Fish. Oceanography.* 10, 311–328. doi:10.1046/j.1365-2419.2001.00177. x.

Quiñones, R.A., Hernández, A., Carrasco, P., Araya, I., Muñoz, H. (2009). Las pesquerías del sistema costero de la cuenca del río Itata. Páginas 193-211, En: O. Parra, J. C. Castilla, H. Romero, R. Quiñones, A. Camaño (Eds.). La Cuenca Hidrográfica del Río Itata: Aportes Científicos para su Gestión. Editorial Universidad de Concepción, Concepción, Chile. 389 pp.

Rothschild, B., Osborn, T. (1988). Small scale turbulence and plankton contact rates. *J. Plank. Res.*, 10, 465-474.

R Development Core Team, 2017. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria ISBN 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org>.

Reinfelds, I. V, Walsh, C. T., Van der Meulen, D. E., Grouns, I. O., Gray, C. A. (2013). Magnitude, frequency, and duration of instream flows to stimulate and facilitate catadromous fish migrations: australian bass (*Macquaria novemaculeata* perciformes, percichthyidae). 527, 512–527. doi:10.1002/rra.

Saavedra, A., Catasti, V., Leiva, F., Vargas, R., Cifuentes, U., Reyes, H., E., et al. (2014). Evaluación hidroacústica de los stocks de anchoveta y sardina común entre la V y X Regiones, año 2014. Informe Técnico FIP 2013-05. 306. Subsecretaría de Pesca, Ministerio de Economía, Chile.

Saavedra A., Vargas, R., Catasti, V., Lang, C., Cifuentes, U., Grendi, C., Molina, E., Cerna, F., Nuñez, S. (2018). Evaluación hidroacústica de los stocks de anchoveta y sardina común entre la V y X Regiones, año 2018. Informe Final. Subsecretaría de Pesca, Ministerio de Economía, Chile.

Sabates, A., Olivar, M.P., Salat, J., Palomera, I., Alemany, F. (2007) Physical and biological processes controlling the distribution of fish larvae in the NW Mediterranean. *Prog. Oceanogr.* 74, 355–376.

Saldías, G. S., Lara, C. (2020). Satellite-derived Sea surface temperature fronts in a river-influenced coastal upwelling area off central–southern Chile. *Reg. Stud. Mar. Sci.* 37, 101322. doi:10.1016/j.rsma.2020.101322.

Saldías, G. S., Largier, J. L., Mendes, R., Pérez-Santos, I., Vargas, C. A., Sobarzo, M. (2016). Satellite-measured interannual variability of turbid river plumes off central-southern Chile: Spatial patterns and the influence of climate variability. *Prog. Oceanogr.* 146, 212–222. doi: 10.1016/j.pcean.2016.07.007.

Saldías, G. S., Sobarzo, M., Largier, J., Moffat, C., Letelier, R. (2012). Seasonal variability of turbid river plumes off central Chile based on high-resolution MODIS imagery. *Remote Sens. Environ.* 123, 220–233. doi: 10.1016/j.rse.2012.03.010.

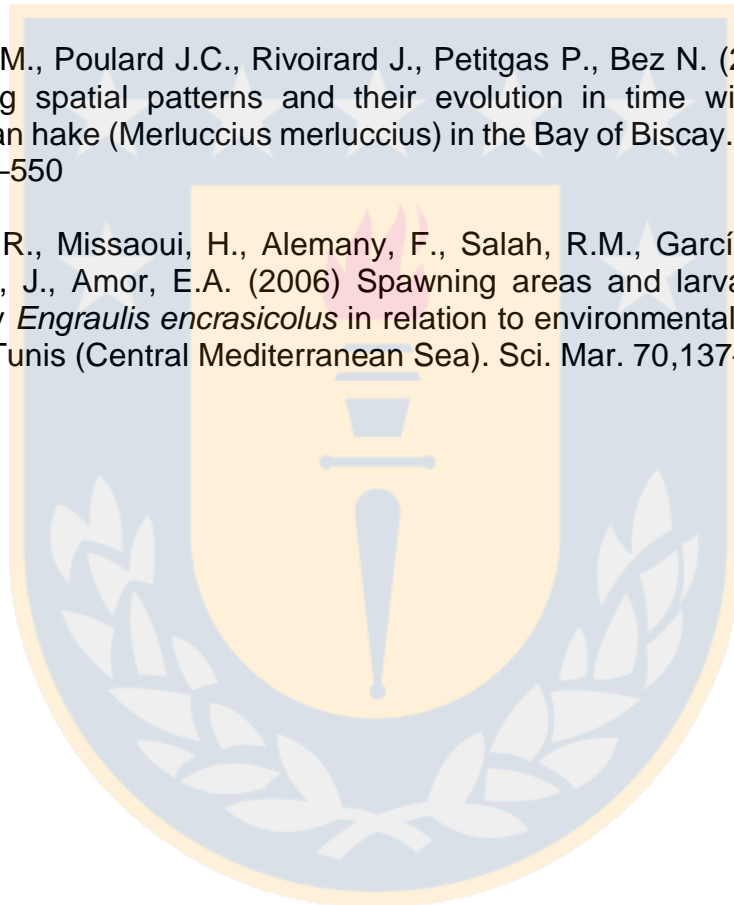
- Salvatteci, R., Field, D., Gutiérrez, D., Baumgartner, T., Ferreira, V., Ortlieb, L., Sifeddine, A., Grados, D., Bertrand, A. (2018). Multifarious anchovy and sardine regimes in the Humboldt Current System during the last 150 years. *Glob. Chang. Biol.* 24, 1055–1068. doi:10.1111/gcb.13991.
- Santojanni, A., Arneri, E., Bernardini, V., Cingolani, N., Di Marco, M., Russo, A. (2006a). Effects of environmental variables on recruitment of anchovy in the Adriatic Sea. *Clim. Res.* 31, 181–193. doi:10.3354/cr031181.
- Santojanni, A., Cingolani, N., Arneri, E., Belardinelli, A., Gianetti, G., Colella, S., Donato, S., Russo, A. (2006b). Recruitment of sardine (*Sardina pilchardus* Walbaum 1792) in the Adriatic Sea and environmental factors. *Biol. Mar. Medit.* 13, 158–166.
- Siler, N., Kosaka, Y., Xie, S. P., Li, X. (2017). Tropical ocean contributions to California's surprisingly dry El Niño of 2015/16. *J. Clim.* 30, 10067–10079. doi:10.1175/JCLI-D-17-0177.1.
- Soto-Mendoza, S., Castro, L. R., Llanos-Rivera, A. (2010). Variabilidad espacial y temporal de huevos y larvas de *strangomera bentincki* y *engraulis ringens*, asociados a la desembocadura del río Itata, Chile. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 45, 471–487. doi:10.4067/S0718-19572010000300012.
- Stewart, J., Hughes, J. M., Stanley, C., Fowler, A. M. (2020). The influence of rainfall on recruitment success and commercial catch for the large sciaenid, *Argyrosomus japonicus*, in eastern Australia. *Mar. Environ. Res.* 157, 104924. doi: 10.1016/j.marenvres.2020.104924.
- Szuwalski, C. S., Vert-Pre, K. A., Punt, A. E., Branch, T. A., Hilborn, R. (2015). Examining common assumptions about recruitment: A meta-analysis of recruitment dynamics for worldwide marine fisheries. *Fish Fish.* 16(4), 633–648. doi:10.1111/faf.12083.
- Testa, G., Masotti, I., Farías, L. (2018). Temporal variability in net primary production in an upwelling area off central Chile (36°S). *Front. Mar. Sci.* 5, 1–17. doi:10.3389/fmars.2018.00179.
- Valenzuela, R. A., Garreaud, R. D. (2019). Extreme Daily Rainfall in Central-Southern Chile and Its Relationship with Low-Level Horizontal Water Vapor Fluxes. *J. Hydrometeorol.* 20, 1829–1850. doi:10.1175/jhm-d-19-0036.1.
- Walsh, C. T., Reinfelds, I. V., Ives, M. C., Gray, C. A., West, R. J., Van der Meulen, D. E. (2013). Environmental influences on the spatial ecology and spawning behaviour of an estuarine-resident fish, *Macquaria colonorum*. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 118, 60–71. doi: 10.1016/j.ecss.2012.12.009.

Wetz, M. S., Hutchinson, E. A., Lunetta, R. S., Paerl, H. W., Taylor, J. C. (2011). Las sequías severas reducen la productividad primaria de los estuarios con efectos en cascada en niveles tróficos más altos. *Limnol. Oceanogr.* 56, 627–638. doi: 10.4319 / lo.2011.56.2.0627.

Yáñez, E., Hormazábal, S., Silva, C., Montecinos, A., Barbieri, M. A., Valdenegro, A., Órdenes, A., Gómez, F. (2008). Coupling between the environment and the pelagic resources exploited off northern Chile: Ecosystem indicators and a conceptual model. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 36(2), 159-181. doi:10.3856/vol36-issue2-fulltext-3.

Woillez M., Poulard J.C., Rivoirard J., Petitgas P., Bez N. (2007). Indices for capturing spatial patterns and their evolution in time with application to European hake (*Merluccius merluccius*) in the Bay of Biscay. *ICES J. Mar. Sci.* 64, 537–550

Zarrad, R., Missaoui, H., Alemany, F., Salah, R.M., García, A., Ridha, M., Othman, J., Amor, E.A. (2006) Spawning areas and larval distributions of anchovy *Engraulis encrasicolus* in relation to environmental conditions in the Gulf of Tunis (Central Mediterranean Sea). *Sci. Mar.* 70,137–146.



ANEXOS

(Supplementary materials)

Supplementary Table 1. Beverton-Holt (BH) stock-recruitment model parameters with runoff as a covariable for common sardine (July-December runoff), * $p < 0.05$.

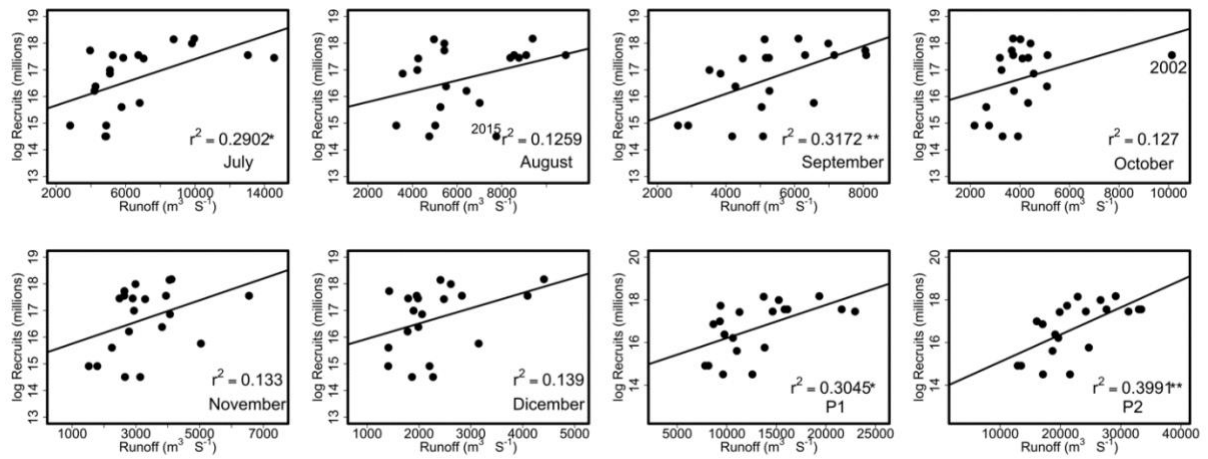
Tabla 1. Parámetros del modelo de stock-recluta de Beverton-Holt (BH) con el caudal como co-variable para la sardina común (caudal de julio a diciembre), * $p < 0.05$.

Model	Month	coefficients	Residual SE	AIC	pR^2
Beverton-Holt	July	a = 4.291e+05 b = 8.279e+01 q = 8.393e-05	1.391	53.6	1.2%
	August	a = 3.924e+05 b = 6.464e+01 q = -2.293e-05	1.398	53.7	0.18%
	September	a = 3.798e+05 b = 5.857e+01 q = 9.632e-05	1.39	53.6	1.4%
	October	a = 9.502e+05 b = 3.643e+02 q = -4.15e-04*	1.172	48.8	31%
	November	a = 4.515e+05 b = 9.409e+01 q = -2.878e-04	1.338	52.5	8.8%
	December	a = 4.458e+05 b = 9.122e+01 q = -3.862e-04	1.349	52.7	7%

Supplementary Table 2. Beverton-Holt (BH) stock-recruitment model parameters with runoff as a covariable for anchovy (July-December runoff) * $p < 0.05$.

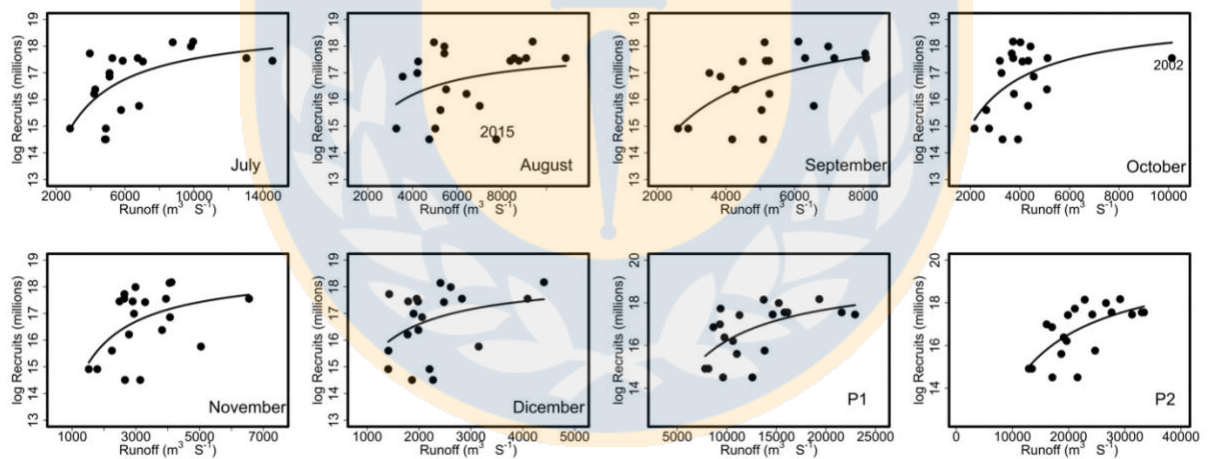
Tabla 1. Parámetros del modelo de stock-recluta de Beverton-Holt (BH) con el caudal como co-variable para la anchoveta (caudal de julio a diciembre), * $p < 0.05$.

Mo del	Month	Coefficients	Residua I SE	AIC	pR^2
Beverton-Holt	July	a = 4.722e+04 b = 2.119e+02 q = 2.879e-04	0.833	39.2 3	24.6%
	August	a = 1.225e+05 b = 7.365e+0 q = 1.783e-04	0.8347	39.3	24.3%
	September	a = 1.089e+05 b = 6.402e+02 q = 2.466e-04	0.8597	40.1	19.13 %
	October	a = 3.596e+05 b = 2.424e+03 q = 1.873e-04	0.8657	40.3	17.87 %
	November	a = 1.697e+05 b = 1.071e+03 q = 2.057e-04	0.9015	41.5	10 %
	December	a = 1.635e+05 b = 1.027e+03 q = 1.611e-04	0.937	42.5	2%



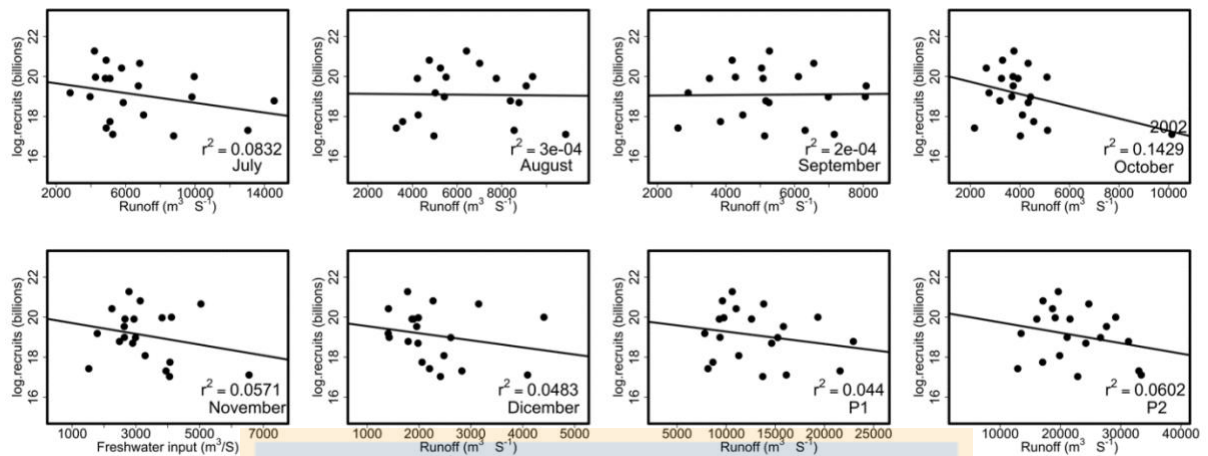
Supplementary Figure 1 Linear regressions between log recruits of anchovy and runoff in different months (July- December) and P1, P2 RIVSUM.

Figura 1. Regresiones lineales entre reclutamiento de anchoveta y caudal en diferentes meses (julio-diciembre) y P1, P2 RIVSUM.



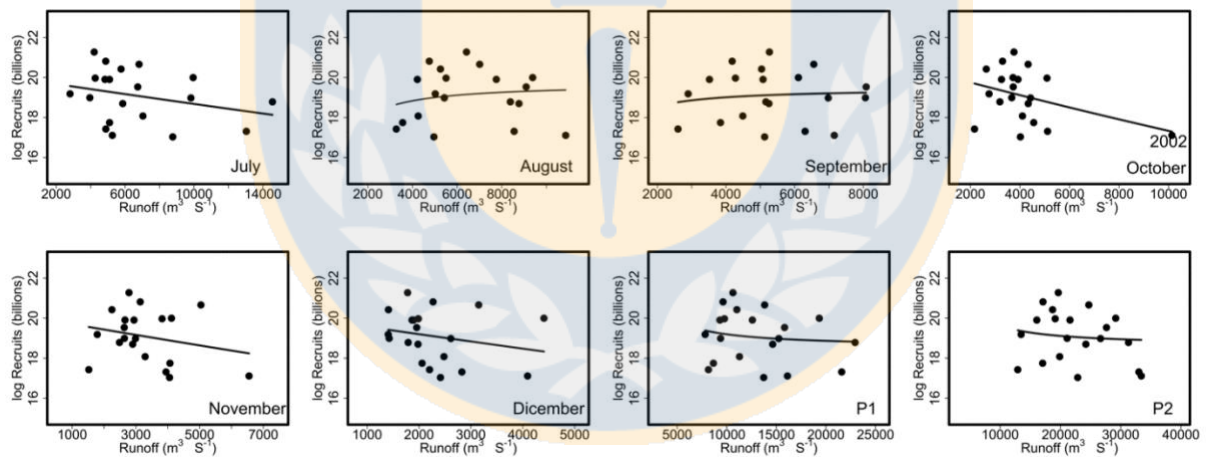
Supplementary Figure 2 Nonlinear regressions between log recruits of anchovy and runoff in different months (July- December) and P1, P2 RIVSUM.

Figura 2. Regresiones no lineales entre reclutamiento de anchoveta y caudal en diferentes meses (julio-diciembre) y P1, P2 RIVSUM.



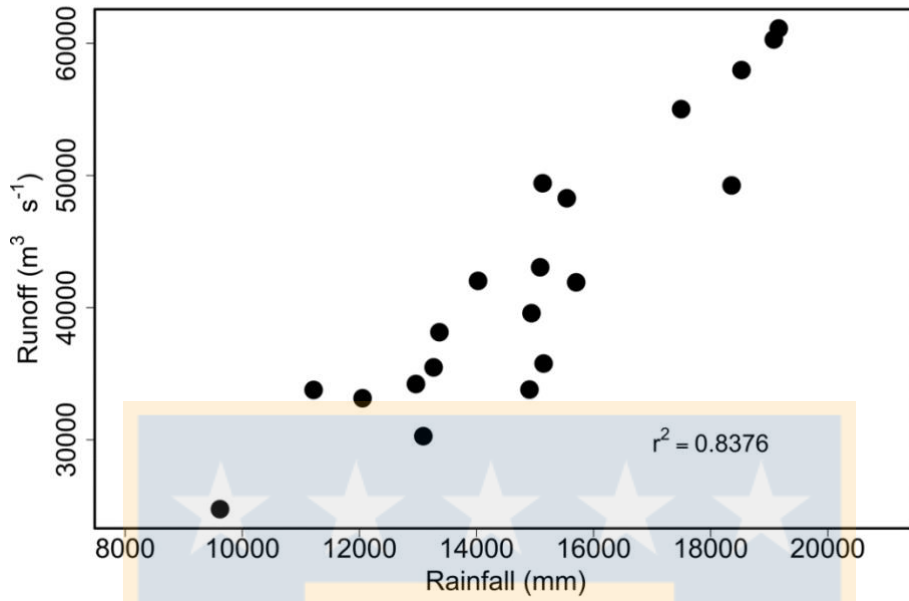
Supplementary Figure 3 Linear regressions between log recruits of common sardine and runoff in different months (July- December) and P1, P2 RIVSUM.

Figura 3. Regresiones lineales entre reclutamiento de sardina común y caudal en diferentes meses (julio-diciembre) y P1, P2 RIVSUM.



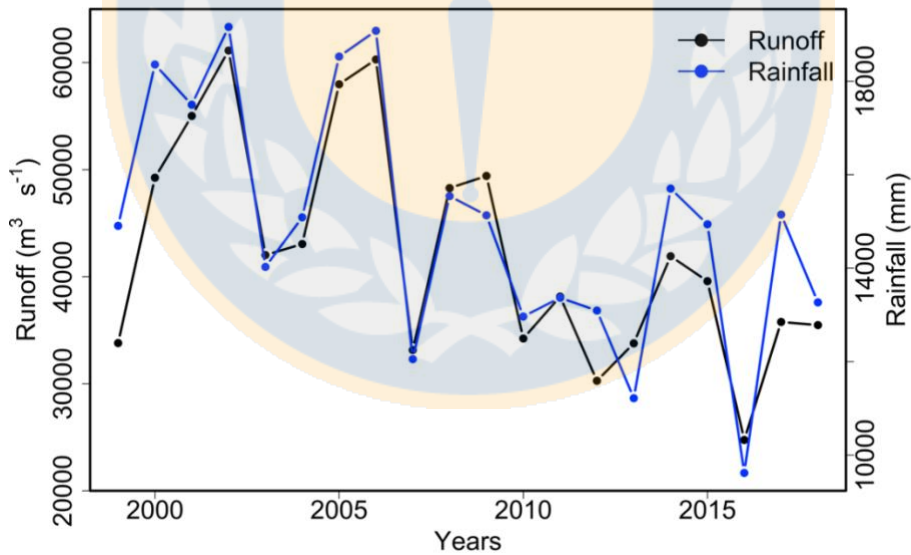
Supplementary Figure 4 Nonlinear regressions between log recruits of common sardine and runoff in different months (July- December) and P1, P2 RIVSUM.

Figura 4. Regresiones no lineales entre reclutamiento de sardina común y caudal en diferentes meses (julio-diciembre) y P1, P2 RIVSUM.



Supplementary Figure 5 Relationship between annual rainfall and annual runoff (RIVSUM).

Figura 5. Relación entre la precipitación anual y el caudal anual (RIVSUM).



Supplementary Figure 6 Time series of annual runoff (RIVSUM) and annual rainfall.

Figura 6. Serie temporal de caudal (RIVSUM) y precipitación anual.

Supplementary Table 3. Linear regression between recruitment (anchovy and common sardine) and river runoff (of each river in study area) in the main reproductive period. **= p<0.01; *= p<0.05.

Tabla 3. Regresión lineal entre el reclutamiento (anchoveta y sardina común) y el caudal (de cada río en el área de estudio) en el período de principal actividad reproductiva. ** = p <0,01; * = p <0,05.

Species	Runoff	r ²
<i>Engraulis ringens</i>	Maipo **	36.6%
	Mataquito **	41.2%
	Maule **	36.5%
	Itata **	35.8%
	Biobio *	25%
	Carampangue **	42.5%
	Lleu Lleu **	41.8%
	Cautín	12%
	Toltén **	34.5%
	Calle Calle	12%
	Bueno	15%
	<i>Strangomera bentincki</i>	Maipo
Mataquito		6%
Maule		7%
Itata		15%
Biobio		4%
Carampangue		15%
Lleu Lleu		4%
Cautín		0.0017%
Toltén		14%
Calle Calle		9%
Bueno		0.039%

Supplementary Table 4. Nonlinear regression model parameters between recruitment (anchovy) and river runoff (of each river in study area) in the main reproductive period. ***= $p < 0.001$; **= $p < 0.01$; *= $p < 0.05$.

Tabla 4. Parámetros del modelo de regresión no lineal entre el reclutamiento de anchoveta y el caudal de cada río en el área de estudio en el período reproductivo principal. *** = $p < 0,001$; * = $p < 0,05$.

Specie	Rivers (runoff)	Coefficients	Residual SE	AIC	pR^2
<i>Engraulis ringens</i>	Maipo	a = 11.6106*** b = 0.042657***	1.09	64.15	20.5%
	Mataquito	a = 12.10218 *** b = 0.02986 ***	0.96	59.38	38.3%
	Maule	a = 12.24 *** b = 5.742e-03 ***	0.94	58.33	41.7 %
	Itata	a = 11.786 *** b = 0.010967 ***	0.98	60.06	36%
	Biobío	a = 1.177e+01*** b = 3.703e-03***	1.05	62.84	26%
	Carampangue	a = 12.03441*** b = 0.06070 ***	0.99	60.32	35%
	Lleu-Lleu	a = 12.01373 *** b = 0.16323***	1.014	61.19	32%
	Cautín	a = 11.782 *** b = 0.01225 ***	1.13	65.5	14%
	Toltén	a = 12.87831 *** b = 0.00391 **	1.02	61.4	31%
	Calle-Calle	a = 11.9165 *** b = 0.00625 **	1.143	65.9	12%
	Bueno	a = 12.0271 *** b = 0.00817 *	1.147	63.7	11.8%

Supplementary Table 5. Nonlinear regression model parameters between recruitment (common sardine) and river runoff (of each river in study area) in the main reproductive period. ***= $p < 0.001$; * = $p < 0.05$.

Tabla 5. Parámetros del modelo de regresión no lineal entre el reclutamiento (sardina común) y el caudal de cada río en el área de estudio en el período reproductivo principal. *** = $p < 0,001$; * = $p < 0,05$.

Specie	Rivers (runoff)	Coefficients	Residual SE	AIC	pR^2
<i>Strangomera bentincki</i>	Maipo	a = 14.081 *** b = -0.00041	0.996	57.68	10%
	Mataquito	a = 13.99 *** b = -0.00036	1.018	58.49	6%
	Maule	a = 14.257 *** b = -0.00012	1.009	58.16	8%
	Itata	a = 14.609 *** b = -0.00025	0.967	56.53	16%
	Biobío	a = 14.16 *** b = -5.704e-05	1.028	58.83	4.7%
	Carampangue	a = 14.915 *** b = -0.0021	0.966	56.52	16%
	Lleu-Lleu	a = 14.25 *** b = -0.0033	1.026	58.8	4.9%
	Cautín	a = 13.43 *** b = 6.185e-06	1.051	59.7	0.002%
	Toltén	a = 15.54 *** b = -0.00027	0.973	56.78	15%
	Calle-Calle	a = 15.19 *** b = -0.00026	1.003	57.92	9%
	Bueno	a = 13.57 *** b = -2.609e-05	1.051	59.69	0.04%

Supplementary Table 5. Time series of biomass and acoustic abundance of common sardine and anchovy in acoustic recruitment cruises carried out in January of each year.

Tabla 5. Serie de tiempo de biomasa y abundancia acústica de sardina común y anchoveta en los cruceros acústicos de reclutamiento (RECLAS) realizados en enero de cada año (Fuente: IFOP).

Years	Cruises	<i>Strangomera bentincki</i>					<i>Engraulis ringens</i>				
		Spawning biomass (10 ³ t)	Total Biomass (10 ³ t)	Recruits Biomass (10 ³ t)	Total Abundance (10 ⁶ n ⁰)	Recruits (10 ⁶ n ⁰)	Spawning biomass (10 ³ t)	Total Biomass (10 ³ t)	Recruits Biomass (10 ³ t)	Total Abundance (10 ⁶ n ⁰)	Recruits (10 ⁶ n ⁰)
2000	9912	NA	264	264	177	177	NA	370	163	60	50
2001	0101	NA	568	563	175	175	NA	412	210	77	65
2002	0201	498337	845	580	154	144	112323	1494	130	96	38
2003	0301	NA	482	174	43	27	NA	250	152	46	42
2004	0401	5186	360	327	72	71	153150	1290	170	92	37
2005	0501	125008	633	133	43	25	637223	931	311	101	76
2006	0601	NA	2178	1365	516	484	NA	786	297	100	78
2007	0701	168611	2134	249	123	33	255016	898	275	77	42
2008	0801	109162	4813	1888	544	441	313432	1040	105	62	24
2009	0901	213762	1556	1296	320	304	73983	185	143	43	42
2010	1001	579715	2624	2066	972	941	77613	18	14	7	7
2011	1101	649985	3247	3232	1098	1098	109348	26	7	3	2
2012	1201	157893	3844	3088	1777	1736	50772	100	64	13	11
2013	1301	87575	1134	213	87	37	17779	74	14	5	3
2014	1401	83554	3079	2306	769	741	17303	117	42	10	6
2015	1501	112575	1972	317	516	442	59886	121	15	6	2
2016	1601	70296	2033	545	212	132	28197	218	29	45	38
2017	1701	NA	2015	904	260	215	NA	84	19	6	3
2018	1801	161023	2424	1201	525	471	207744	347	38	27.4	12.8
2019	1901	103333	2275	220	148	51	136588	606	43	41	21

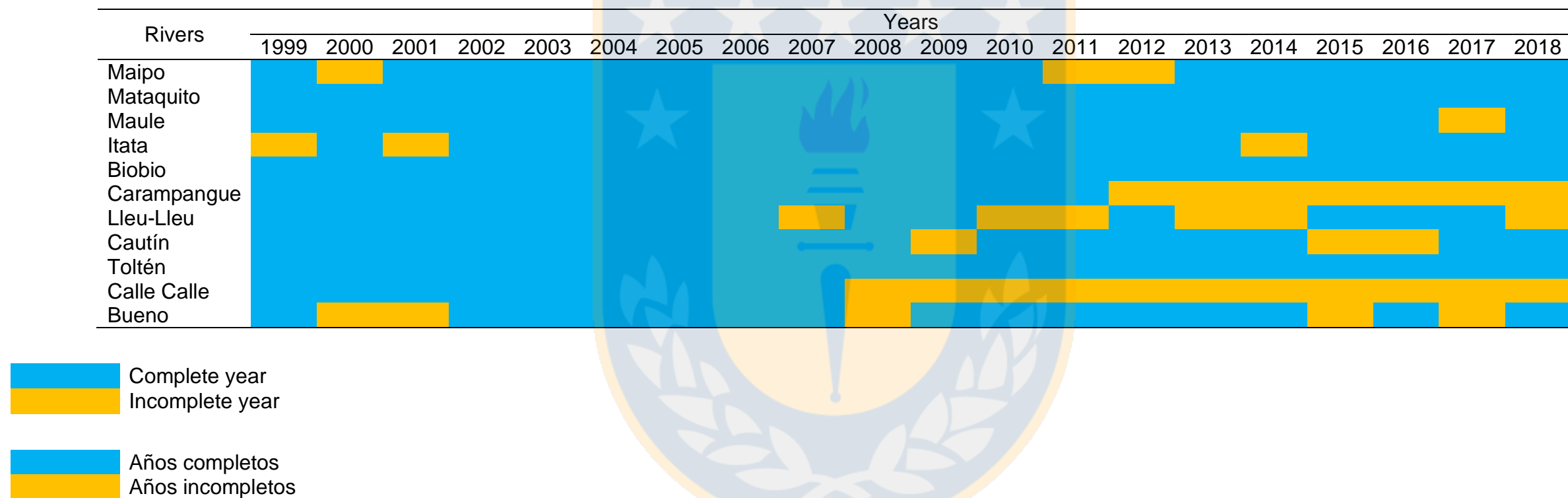
Supplementary Table 6. Main rivers, their geographic location, with the respective fluviometric stations (main and closer) and Dirección General de Aguas (DGA) code.

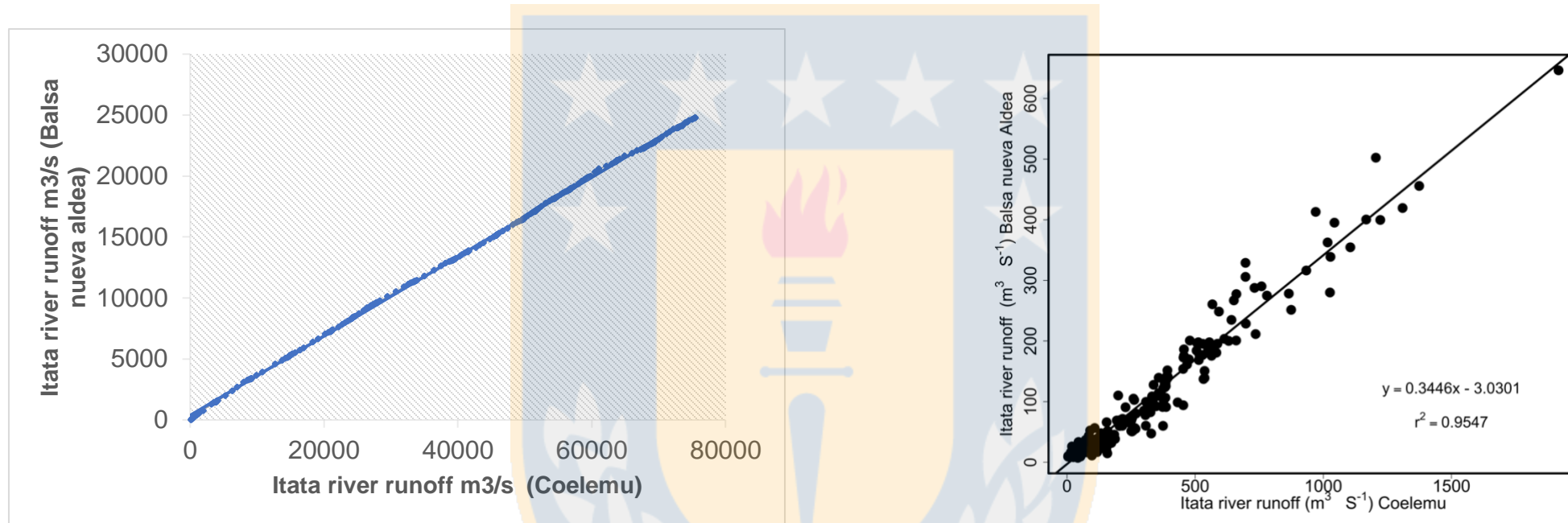
Tabla 6. Principales ríos, su ubicación geográfica, con las respectivas estaciones fluviométricas (principal y más cercana) y código de la Dirección General de Aguas (DGA).

Rivers	Main stations	DGA code	Latitude	Longitude	Closer stations	DGA code	Latitude	Longitude
Maipo	Río Maipo en Cabimbao	5748001	-33.7219	-71.555	Estero Puangue en Ruta 78	5746001	-33.6614	-71.3372
Mataquito	Río Mataquito en Licantén	7123001	-34.9844	-72.01				
Maule	Río Maule en Forel	7383001	-35.4069	-72.2083	Río Loncomillas en las Brisas	7359001	-35.6169	-71.7678
Itata	Río Itata en Coelemu	8141001	-36.4669	-72.6911	Río Itata en Balsa N. Aldea	8135002	-36.65	-72.45
Biobio	Río Biobio en Desembocadura	8394001	-36.8386	-73.0619				
Carampangue	Río Carampangue en Carampangue	8530001	-37.25	-73.2667	Río Butamalal en Butamalal	8821002	-37.8167	-73.25
Lleu-Lleu	Río Lleu-Lleu en Desague Lago Lleu-Lleu	8910001	-38.1167	-73.4	Río Lumaco en Lumaco	9102001	-38.15	-72.9
Cautín	Río Cautín en Almagro	9140001	-38.78	-72.9469	Río Cholchol en Cholchol	9116001	-38.6081	-72.8478
Toltén	Río Toltén en Teodoro Schmidt	9437002	-39.0144	-73.0828	Río Mahuidanche en S. Ana	9436001	-39.0833	-72.933
Calle Calle	Río Calle Calle Balsa San Javier	10134001	-39.775	-72.9833	Río Cruces en Rucaco	10137001	-39.55	-72.9
Bueno	Río Bueno en Bueno	10311001	-40.3164	-72.9667	Río Rahue en Forrahue	10364001	-40.5167	-73.2833

Supplementary Table 7. River's runoff data at the main fluviometric stations in the study area.

Tabla 7. Datos de caudal de los ríos en las principales estaciones fluviométricas del área de estudio.





Supplementary Figure 7 Cumulative double mass curve.

Figura 7. Curva de doble masa acumulada del caudal del río Itata en las estaciones Coelemu y Balsa Nueva Aldea.

Supplementary Figure 8 Relationship between Itata river runoff in Coelemu and Itata river runoff in Balsa nueva Aldea. ($r^2 = 0.9547$).

Figura 8. Relación entre caudal del río Itata en las estaciones Coelemu y Balsa Nueva Aldea ($r^2 = 0.9547$).

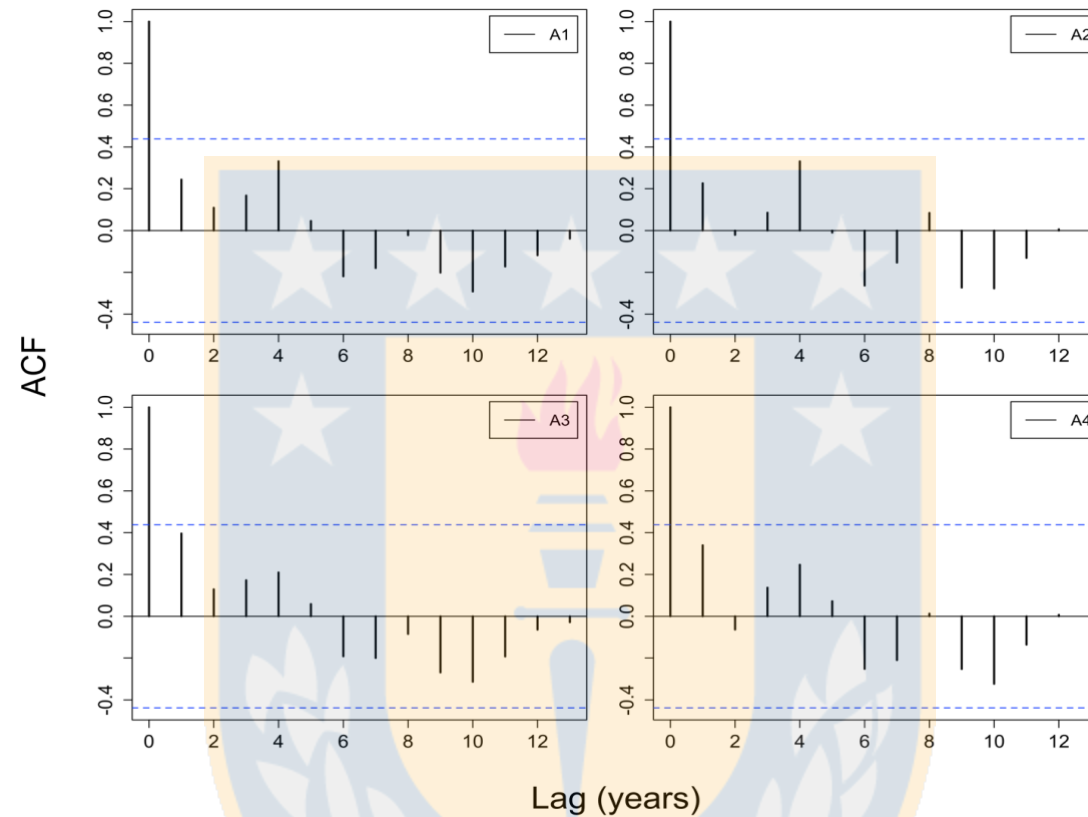


Figure 9. Autocorrelation function (ACF) plots of residuals from linear (A1, A2) and nonlinear (A3, A4) regressions between log anchovy recruits at year t and $RIVSUM_{t-1}$ during P1 (July-August) for the total study area (left side panels) and P2 (July-October) (right side panels). Regression plots are shown in Figure 3. Blue dashed horizontal lines correspond to 95% confidence intervals.

Figura 9. Gráficas de función de autocorrelación (ACF) de residuos de regresiones lineales (A1, A2) y no lineales (A3, A4) entre reclutamiento de anchoveta en el año t y $RIVSUM_{t-1}$ durante P1 (julio-agosto) para el área total de estudio (paneles laterales izquierdos) y P2 (julio-octubre) (paneles laterales derechos). Los gráficos de regresión se muestran en la Figura 3. Las líneas horizontales discontinuas azules corresponden a intervalos de confianza del 95 %.

Citado en el texto como supplementary Figure 6 en la Pág. 37

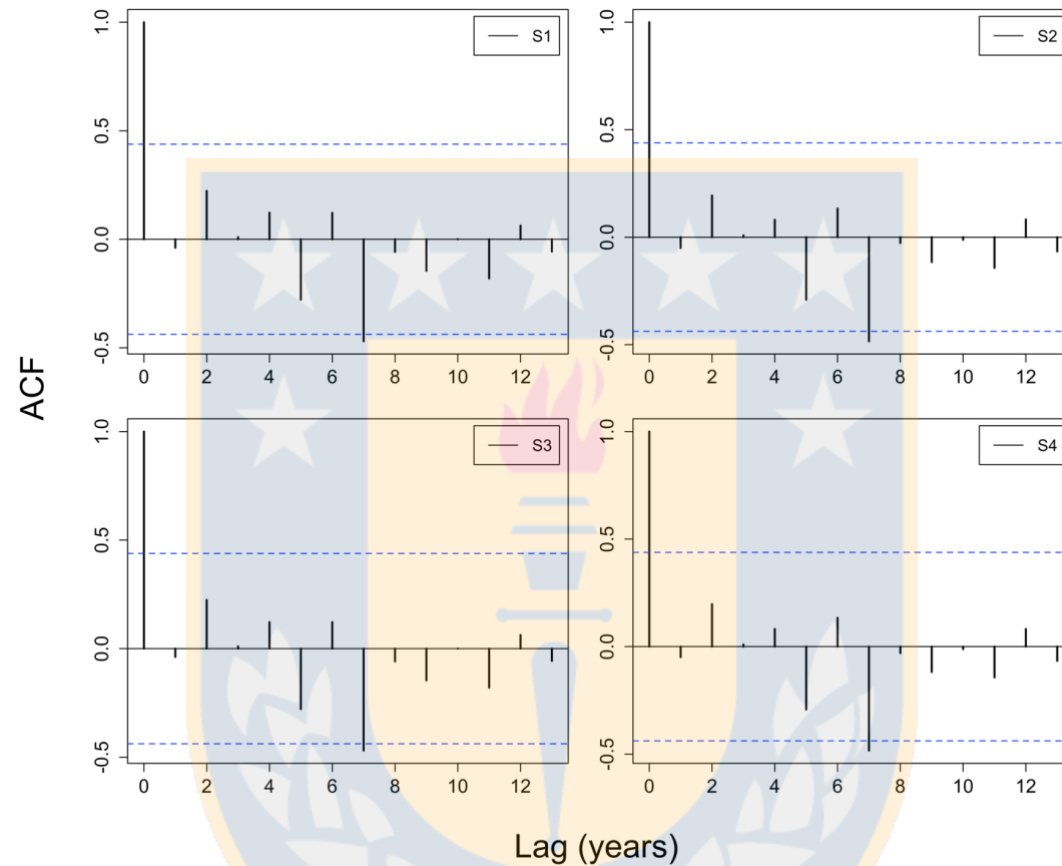


Figure 10. Autocorrelation function (ACF) plots of residuals from linear (S1, S2) and nonlinear (S3, S4) regressions between log sardine recruits at year t and $RIVSUM_{t-1}$ during P1 (July-August) for the total study area (left side panels) and P2 (July-October) (right side panels). Regression plots are shown in Figure 4. Blue dashed horizontal lines correspond to 95% confidence intervals.

Figura 10. Gráficas de función de autocorrelación (ACF) de residuos de regresiones lineales (S1, S2) y no lineales (S3, S4) entre reclutamiento de sardina en el año t y $RIVSUM_{t-1}$ durante P1 (julio-agosto) para el área total de estudio (paneles laterales izquierdos) y P2 (julio-octubre) (paneles laterales derechos). Los gráficos de regresión se muestran en la Figura 4. Las líneas horizontales discontinuas azules corresponden a intervalos de confianza del 95 %.

Citado en el texto como *supplementary Figure 7 en la Pág.37*

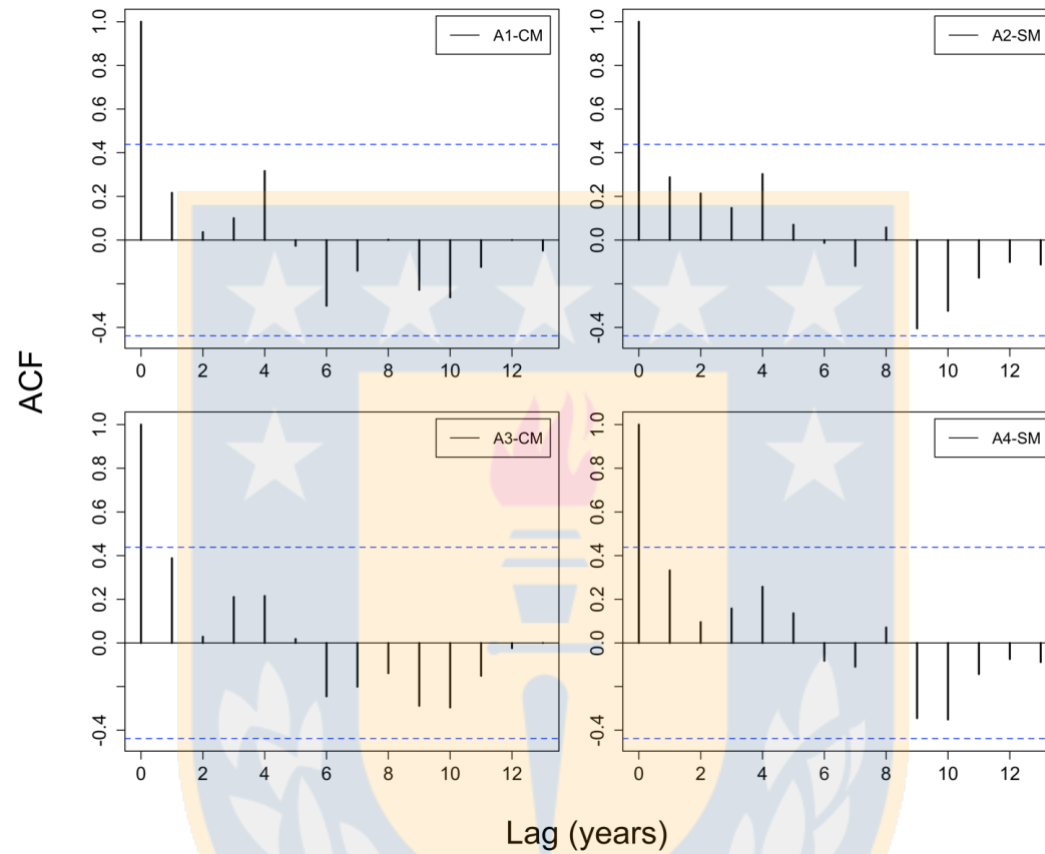


Figure 11. Autocorrelation function (ACF) plots of residuals from linear (A1-CM, A2-SM) and nonlinear (A3-CM, A4-SM) regressions between log anchovy recruits at year t and $RIVSUM_{t-1}$ for the central macrozone (left side panels) and south macrozone (right side panels) during the main reproductive period P2 (July-October). Regression plots are shown in Figure 5. Blue dashed horizontal lines correspond to 95% confidence intervals.

Figura 11. Gráficas de función de autocorrelación (ACF) de residuos de regresiones lineales (A1-CM, A2-SM) y no lineales (A3-CM, A4-SM) entre reclutamiento de anchoveta en el año t y $RIVSUM_{t-1}$ para la macrozona central (paneles del lado izquierdo) y macrozona sur (paneles del lado derecho) durante el período reproductivo principal P2 (julio-octubre). Los gráficos de regresión se muestran en la Figura 5. Las líneas horizontales discontinuas azules corresponden a intervalos de confianza del 95 %.

Citado en el texto como *supplementary Figure 8 en la Pág.37*

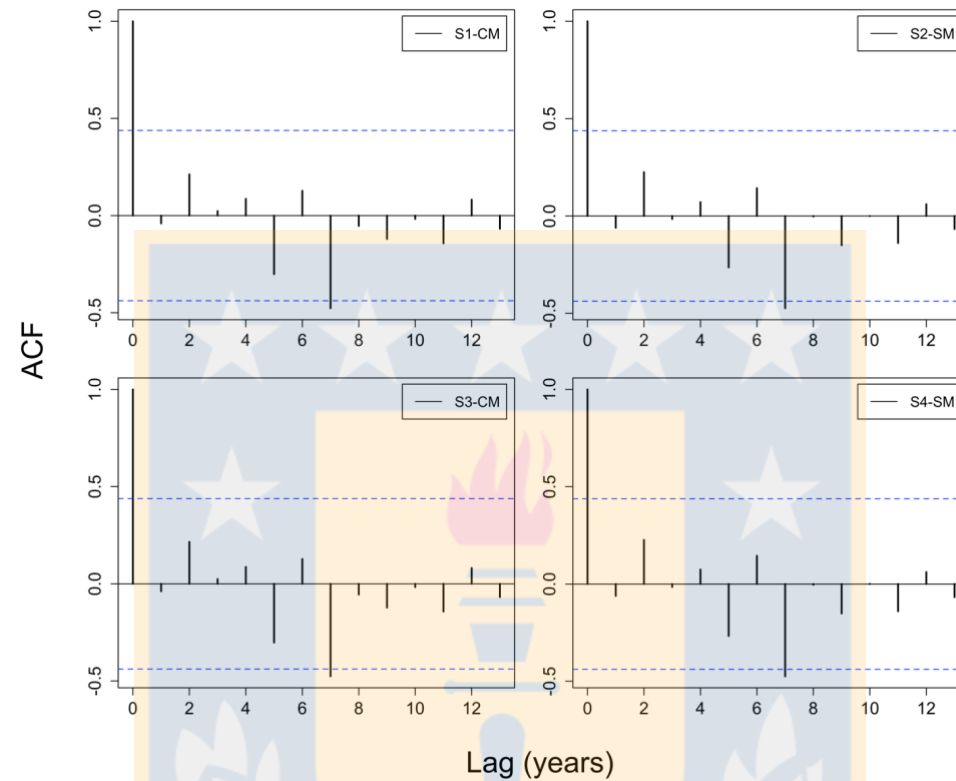


Figure 12. Autocorrelation function (ACF) plots of residuals from linear (S1-CM, S2-SM) and nonlinear (S3-CM, S4-SM) regressions between log sardine recruits at year t and $RIVSUM_{t-1}$ for the central macrozone (left side panels) and south macrozone (right side panels) during the main reproductive period P2 (July-October). Regression plots are shown in Figure 6. Blue dashed horizontal lines correspond to 95% confidence intervals.

Figura 12. Gráficas de función de autocorrelación (ACF) de residuos de regresiones lineales (S1-CM, S2-SM) y no lineales (S3-CM, S4-SM) entre reclutamiento de sardina en el año t y $RIVSUM_{t-1}$ para la macrozona central (paneles del lado izquierdo) y macrozona sur (paneles del lado derecho) durante el período reproductivo principal P2 (julio-octubre). Los gráficos de regresión se muestran en la Figura 6. Las líneas horizontales discontinuas azules corresponden a intervalos de confianza del 95 %

Citado en el texto como *supplementary Figure 9 en la Pág.37*

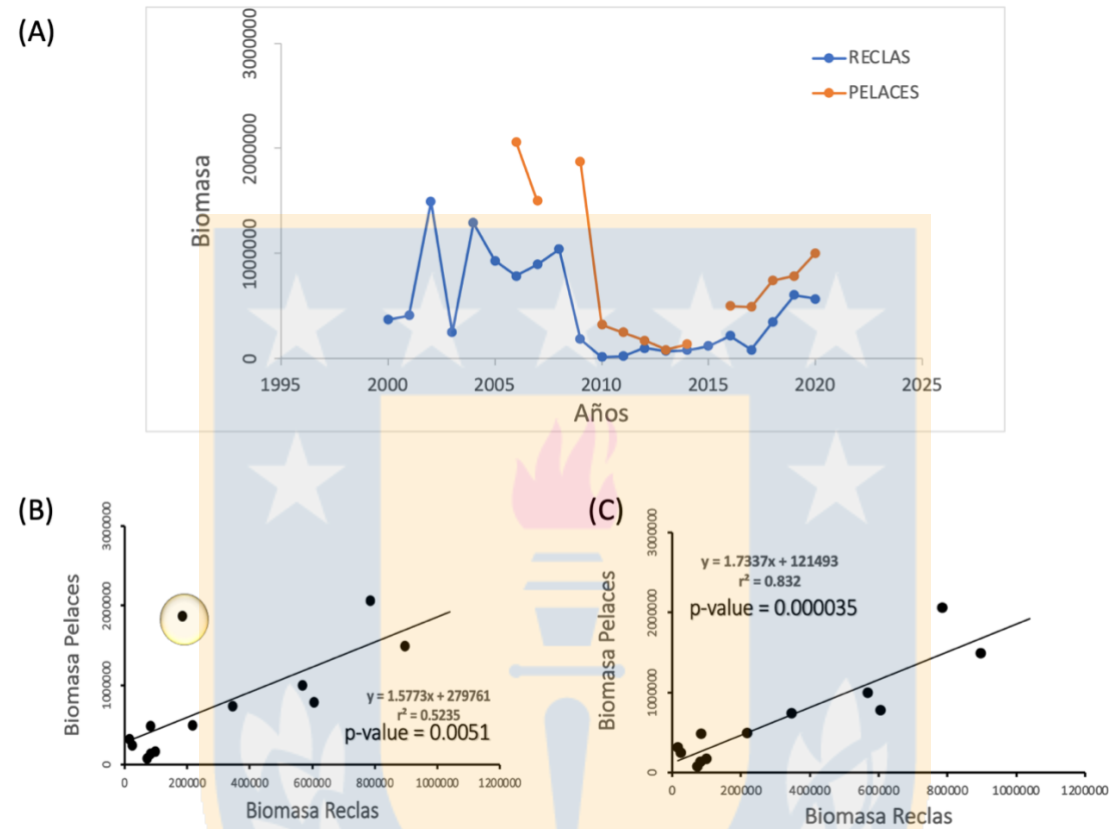


Figure 13. (A) Time series of biomass of anchoveta recruits in central-southern Chile, estimated in hydroacoustic evaluation cruises carried out in summer (RECLAS) and autumn (PELACES) months. (B) Linear regression analysis between data from RECLAS and PELACES cruises. (C) Linear regression analysis between the data from RECLAS and PELACES cruises, discarding the outlayer (PELACES cruise year 2009) highlighted with a circle in figure (B).

Figura 13. (A) Serie de tiempo de biomasa de reclutas de anchoveta en Chile centro-sur, estimada en cruceros de evaluación hidroacústica realizados en meses de verano (RECLAS) y otoño (PELACES). (B) Analisis de regresión lineal entre los datos provenientes de cruceros RECLAS Y PELACES. (C) Analisis de regresión lineal entre los datos de cruceros RECLAS Y PELACES descartando el outlayer (crucero PELACES año 2009) destacado con un circulo en la figura (B).