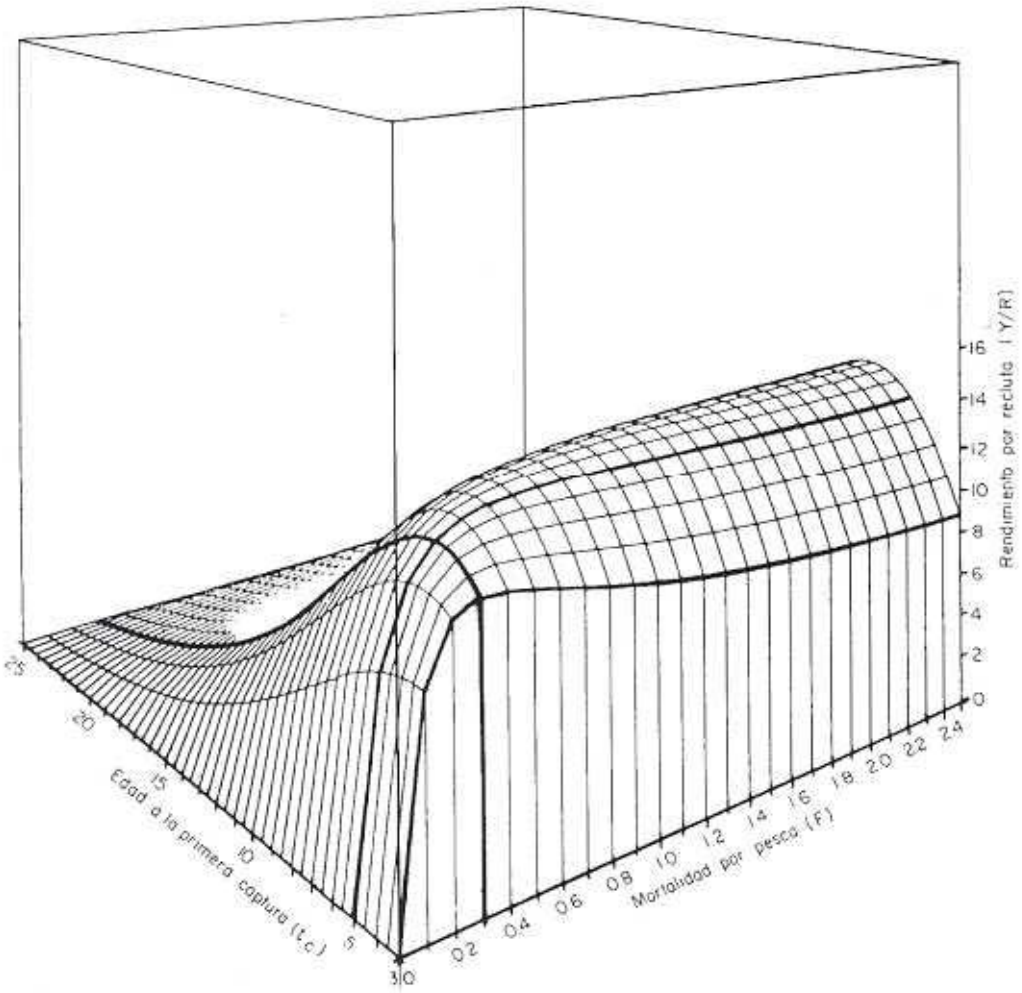
ISSN 1014-1138

Introducción a la dinámica de poblaciones de peces

FAO
DOCUMENTO
TECNICO
DE PESCA
192



Organización
de las
Naciones
Unidas
para la
Agricultura
y la
Alimentación

Introducción a la dinámica de poblaciones de peces

por
Jorge Csirke B.*
Instituto del Mar del Perú
Chucuito, Callao, Perú

ORGANIZACIÓN DE LAS NACIONES UNIDAS PARA LA AGRICULTURA Y LA ALIMENTACIÓN
Roma, 1989

Reimpresión, 1993

Las denominaciones empleadas en esta publicación y la forma en que aparecen presentados los datos que contiene no implican, de parte de la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, juicio alguno sobre la condición jurídica de países, territorios, ciudades o zonas, o de sus autoridades, ni respecto de la delimitación de sus fronteras o limites.

M-40
ISBN 92-5-300916-0

Reservados todos los derechos. No se podrá reproducir ninguna parte de esta publicación, ni almacenarla en un sistema de recuperación de datos o transmitirla en cualquier forma o por cualquier procedimiento (electrónico, mecánico, fotocopia, etc.), sin autorización previa del titular de los derechos de autor. Las peticiones para obtener tal autorización, especificando la extensión de lo que se desea reproducir y el propósito que con ello se persigue, deberán enviarse al Director de Publicaciones, Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, Viale delle Terme di Caracalla, 00100 Roma, Italia.

© FAO 1989

PREPARACIÓN DE ESTE DOCUMENTO

Este documento ha sido preparado para el Servicio de Reconocimiento y Evaluación de Recursos Acuáticos del Departamento de Pesca de la FAO por el Sr. J. Csirke bajo contrato de autor. Su intención es la de proveer un documento de introducción para aquellos que desean iniciarse en el estudio de la dinámica de poblaciones de peces o de otros recursos acuáticos mediante una presentación general y sencilla de los diversos conceptos usados en este campo de la biología pesquera.

El autor quiere dejar constancia de su reconocimiento al Dr. W.G. Clark por su labor en la revisión crítica y edición de este documento.

* Dirección actual: Servicio de Recursos Marinos
Dirección de Ambientes y Recursos Pesqueros
Departamento de Pesca
FAO
Viale delle Terme di Caracalla
00100 Roma

Distribución:
Departamento de Pesca de la FAO
Funcionarios de Pesca Regionales
de la FAO
Selector SM
Autor

Para fines bibliográficos este documento debe ser citado como sigue:

Csirke, J., 1980 Introducción a la dinámica de poblaciones de peces. FAO,Doc.Téc.Pesca, (192):82 p.

RESUMEN

Este trabajo da a conocer los conceptos básicos en materia de dinámica de poblaciones de peces y de otros recursos acuáticos. La finalidad de la obra es presentar, con ayuda de ejemplos, cada uno de los aspectos que deben evaluarse o tomarse en cuenta en la aplicación de los modelos analíticos disponibles susceptibles de proporcionar información sobre la condición del recurso. Se describen los parámetros y procesos dinámicos básicos inherentes a una población, así como los efectos que sobre ellos tiene la explotación comercial. También se exponen varios factores endógenos y exógenos responsables de variaciones en la producción pesquera. Se discuten los objetivos de la ordenación pesquera y las posibles medidas regulatorias subsecuentes teniendo en cuenta las complejas interacciones de las pesquerías y la dinámica de las poblaciones explotadas. Se agrega además un glosario general de símbolos pesqueros.

CONTENIDO

1. GENERALIDADES

1.1 La Población

1.2 Dinámica de una Población de Peces

2. SEGUIMIENTO DE UNA CLASE ANUAL NO EXPLOTADA

2.1 Sobrevivencia en Número

2.2 Edad y Crecimiento

2.3 Biomasa Total

- Tablas (3)

- Figuras (5)

3. LAS CLASES ANUALES EN UNA POBLACIÓN

3.1 Las Clases Anuales y su Paso por la Población

3.2 La población en Número

3.3 La Población en Peso

- Figuras (3)

4. LA PESCA Y SUS EFECTOS EN LA POBLACIÓN

4.1 La Captura en Número

4.2 Captura en Peso o Rendimiento

4.3 La Población y el Régimen de Pesca

- Tablas (2)

- Figuras (5)

5. LA PESCA Y SUS EFECTOS EN LA PESQUERÍA

5.1 Esfuerzo de Pesca y Mortalidad por Pesca

5.2 La Captura por Unidad de Esfuerzo

5.3 La Población, el Esfuerzo de Pesca y las Capturas

- Figuras (2)

6. LA POBLACIÓN DESOVANTE Y RECLUTAMIENTO

6.1 E1 Desove

6.2 Relación entre la Población Desovante y el Reclutamiento

6.3 Variabilidad del Reclutamiento

- Figuras (2)

7. RENDIMIENTO MÁXIMO SOSTENIBLE

7.1 Efectos Dependientes de la Densidad

7.2 Modelos de Rendimiento Potencial

7.3 Aproximaciones al Máximo Rendimiento Potencial

- Tablas (2)

- Figuras (3)

8. FACTORES EXÓGENOS

8.1 Pesquería y Unidad Poblacional

8.2 Interacciones de Pesquerías

8.3 Interacciones Biológicas

8.4 Efectos de Ambiente

9. ADMINISTRACIÓN DE PESQUERÍAS

9.1 Objetivos y Alternativas

9.2 Regulaciones Pesqueras

10. GLOSARIO

11. BIBLIOGRAFÍA

1. GENERALIDADES

1.1 La Población

En dinámica de poblaciones la unidad de estudio es la población, la cual puede ser definida como la entidad viviente formada por los grupos de peces de una misma especie que ocupan un espacio o lugar común. Además, para definir a cada población como una unidad independiente de otras poblaciones o de otros grupos de peces, podemos agregar que cada población tiene un nivel de organización y una estructura propia, y que cada población se renueva y se reproduce aisladamente de otras poblaciones y que la explotación de una unidad poblacional no tiene efecto en otras poblaciones.

Separadamente o como integrante de una población, cada pez se caracteriza porque nace de otro ser semejante a sí mismo, porque se alimenta, crece, se reproduce, y finalmente muere. Absolutamente todos los seres vivientes muestran estos atributos y los cumplen a medida que desarrollan las fases de su ciclo biológico, el cual debe cumplirse y repetirse con cierta frecuencia en el espacio y en el tiempo para garantizar la continuidad de cada población y de cada especie.

En los peces de este ciclo biológico, se desarrolla en la medida en que cada individuo pasa por las fases de huevo, larva, juvenil y adulto. Es así como, partiendo de la formación del huevo o cigote, encontraremos que luego de un período de incubación se produce la eclosión y de cada huevo sale una pequeña larva, que nada y se alimento libremente mientras va completando su desarrollo, hasta transformarse en un pececillo juvenil. Al iniciar la fase juvenil el pez es todavía muy pequeño, pero ya está completamente formado y continuará creciendo sin experimentar otras transformaciones importantes hasta llegar al estado adulto, que es cuando el individuo desarrolla la capacidad para reproducirse; con lo cual, al llegar el momento de la reproducción y producirse el desove, el individuo completa su propio ciclo biológico a la vez que da origen a una nueva generación de individuos, los cuales a su vez iniciarán un nuevo ciclo.

Como es lógico, a nivel de la población este ciclo se repite infinidad de veces, con cada individuo y generación tras generación. Indudablemente no todos los individuos que nacen y se integran a la población llegan a completar este ciclo. Muchos mueren sin haber llegado a reproducirse y sin haber llegado siquiera a completar su crecimiento. Sin embargo, los que llegan a reproducirse generan normalmente una cantidad suficiente de huevos como para permitir que por lo menos algunos individuos sobrevivan hasta los últimos estadios y puedan así garantizar la continuidad de la población y la perpetuidad de la especie.

En la vida de los peces existe además otro cambio de estado, que está relacionado con la explotación pesquera, y que resulta de gran importancia para el estudio de la vida de los peces y para la pesca misma. Resulta que en las fases muy tempranas de su vida los peces no pueden ser encontrados ni capturados por quienes se dedican a la actividad pesquera, ya sea porque éstos son muy pequeños o porque se encuentran fuera de las áreas de pesca. Pero a medida que los peces crecen, las condiciones se van modificando hasta que un cambio en el tamaño, en la localización y/o en los hábitos de los nuevos peces hacen que por primera vez puedan ser detectados y capturados por los métodos de pesca existentes. Este cambio de estado se conoce en biología pesquera como reclutamiento, y su ocurrencia permite separar en dos fases la vida de los peces, la fase prerrecluta y la fase posrecluta.

Al pasar de la fase prerrecluta a la fase posrecluta, los peces recién se integran a la parte de la población que está expuesta a la pesca, apareciendo por primera vez para la pesquería. Al ocurrir esto los peces se reclutan a la población explotable, también llamada stock pescable o simplemente stock, por ser ésta la parte de la población que normal-mente se toma en cuenta para fines de explotación y administración pesquera.

Es conveniente señalar que, en principio, el término población incluye a todos los individuos, desde que nacen hasta que mueren. Lo que en el sentido más amplio incluiría a todos los individuos vivos existentes, sean éstos adultos, juveniles o inclusive estadios larvarios. La población explotable en cambio incluye a los individuos sólo desde que pasan a la fase posrecluta. Cambio que normalmente ocurre cuando los individuos ya han alcanzado el estado adulto o se encuentran en un estadio juvenil más o menos avanzado.

En la mayoría de los casos y en especial cuando se trata de poblaciones de peces que constituyen recursos pesqueros, es la población explotable la que interesa conocer, y como es ésta la parte de la población total que aparece o es visible para la pesquería y para la investigación pesquera, ésta va a ser nuestra unidad de estudio al tratar el tema de la dinámica de poblaciones de peces en los próximos capítulos.

1.2 Dinámica de una Población de Peces

La dinámica de poblaciones es el estudio de la vida del ente o unidad viviente que denominamos población. Es una rama de la biología que con el auxilio de otras ciencias, principalmente de las matemáticas, trata de describir y cuantificar los cambios que continuamente ocurren en la población. Conocer la dinámica de una población de peces implica pues conocer no sólo el tamaño y la estructura de la población, sino, lo que es más importante, implica conocer la forma y la intensidad en que ésta cambia y se renueva.

Toda población está constantemente bajo el efecto de factores contrapuestos y que al mismo tiempo tienden a hacerla aumentar y hacerla disminuir, y el tamaño y la estructura de la población dependen en todo momento del balance existente entre éstos dos tipos de factores. Si tomamos cualquier población de peces y la seguimos a través del tiempo encontraremos que a consecuencia de los factores descendentes parte de sus integrantes irán muriendo por la pesca y otros irán muriendo por causas naturales, pero a consecuencia de los factores ascendentes los peces que sobrevivan seguirán alimentándose, seguirán creciendo y podrán reproducirse. Además, a medida que esto ocurre, nuevos individuos o nuevos reclutas se van integrando a la población que está siendo explotada.

Debido a esto es que los integrantes de cada población cambian con el tiempo, cambiando también la estructura y composición de la población. La población tenderá entonces a aumentar o a disminuir, o podrá mantenerse estable y en equilibrio, pero siempre será como resultado del balance existente entre los factores contrapuestos que ocasionan su activa y constante renovación.

Uno de los primeros en describir mediante un modelo matemático la dinámica de una población de peces en explotación, señalando al mismo tiempo a los principales factores que rigen esta dinámica, fue Russell (1931). El modelo que propuso, que es básicamente un modelo descriptivo, fue un gran paso adelante en su época y ha servido de base para el desarrollo de modelos analíticos más complejos de amplia aplicación en la actualidad. Este modelo resume además el concepto general de la dinámica de poblaciones de peces en una sencilla ecuación, de la forma:

$$S_2=S_1-(C+M)+(G+R) \qquad (1.1)$$

donde S_1 y S_2 representan el peso o biomasa total de la población existente al inicio y al final de un período de tiempo determinado; C representa la cantidad de peces muertos por la pesca en ese mismo período de tiempo; M representa la cantidad de peces muertos por causas naturales; G representa el crecimiento en peso experimentado por los miembros de la población que han sobrevivido a estas dos causas de mortalidad; y, R representa la cantidad de reclutas o de nuevos individuos que han ingresado a formar parte de la población en ese mismo tiempo.

De acuerdo a este modelo, la población se mantiene en equilibrio en tanto el incremento natural de la población (G+R) se mantenga igual al decremento (C+M) producido por la pesca y por las muertes naturales, de otra forma la población tenderá a aumentar o a disminuir según sean mayores los incrementos o los decrementos.

Todos estos conceptos resultan totalmente ciertos, pero la dinámica que los rige no es tan sencilla como se describe en la ecuación original de Russell, donde el crecimiento (G), el reclutamiento (R), la captura (C) y la muerte natural (M) aparecen como elementos únicos e independientes de una ecuación bastante simple. Como veremos más adelante, estos factores están relacionados entre sí y además dependen de otros factores como el tamaño de la población misma (S_2), la edad o tamaño promedio de los individuos que la componen, las condiciones del medio ambiente, etc.

Por ejemplo, el medio ambiente, que por sí solo incluye una variedad grande de elementos tales como la temperatura, salinidad, oxígeno, disponibilidad de alimento, especio, etc.; es la que alberga a la población brindándole lo necesario para su existencia y desarrollo, pero al llegar a cierto punto es el mismo medio ambiente el que actúa como un factor limitante que evita que la población crezca indefinidamente. Haciendo que cada población pueda alcanzar, como máximo, un tamaño que está en estrecha relación con lo que el medio ambiente puede soportar, y para evitar que este máximo sea sobrepasado se producen diversos fenómenos compensatorios que en definitiva se reflejan en una disminución del crecimiento (G) o del reclutamiento (R) o en un aumento de la mortalidad natural (M). Lo cual nos coloca nuevamente, pero con una perspectiva más compleja, frente a los factores señalados originalmente por Russell, de los cuales vamos a tratar de ocuparnos en los próximos capítulos.

2. SEGUIMIENTO DE UNA CLASE ANUAL NO EXPLOTADA

Como resultado del proceso reproductivo, cada año hay cierta cantidad de nuevos individuos que se reclutan o se integran a la población, constituyendo una nueva cohorte o clase anual que se suma a las cohortes o clases anuales existentes de años anteriores. Como cada clase anual está compuesta por individuos de la misma edad, que crecen y desarrollan simultáneamente, es posible identificar y seguir a cada una por separado a través del tiempo.

2.1 Sobrevivencia en Número

A medida que pasa el tiempo, el número de individuos en cada clase anual va disminuyendo debido a la mortalidad. Las causas pueden ser diversas: la predación, la falta de alimento, las enfermedades, cambios en el medio ambiente, etc. Lo cierto es que a cada instante, cada día, cada mes o cada año, hay una fracción de los individuos existentes que mueren por diversas causas y lógicamente hay la otra fracción de individuos que no mueren y que llegan con vida al fin de cada período.

Esta fracción de individuos que no mueren en cada unidad de tiempo es igual a la probabilidad que tiene cada individuo de sobrevivir a las diversas causas de mortalidad existentes. Así, si tenemos tres posibles causes de mortalidad, y si la probabilidad que tiene cada individuo de sobrevivir a la primera causa de mortalidad durante un año es p_1; la probabilidad que tiene de sobrevivir a la segunda causa de mortalidad es p_2; y la probabilidad que tiene de sobrevivir a la tercera causa de mortalidad es p_3. La esperanza anual de vida, o la probabilidad total (p) que tendrá cada individuo de sobrevivir durante un año a las tres causas de mortalidad será:

$p=(p_1).(p_2).(p_3)$;

De donde podemos deducir que si las causas de mortalidad se mantienen constantes año tras año, la tasa o probabilidad total de sobrevivencia (S) para un período de t años será:

$S_t = [\ (p_1) \cdot (p_2) \cdot (p_3)\ ]_1\ [\ (p_1) \cdot (p_2) \cdot (p_3)\ ]_2 \ldots [\ (p_1) \cdot (p_2) \cdot (p_3)\ ]_t$;

de donde:

$$S_t\ (p_1)^t \cdot (p_2)^t \cdot (p_3)^t = (p)^t \qquad (2.1)$$

Esta función matemática está gratificada en la figura 2.1, donde se verá que como cada valor de probabilidad es independiente y como éstos sólo pueden tomar valores fraccionarios entre cero y uno, la tasa o probabilidad total de sobrevivencia (S_t) disminuye en forma inversamente exponencial al tiempo (t) transcurrido, acercándose asintóticamente a cero a medida que aumenta el valor de t. Por el contrario, la tasa o probabilidad total de mortalidad (A) que es:

$$A_t = 1 - (p)^t; \quad 6$$
$$A_t = 1 - S_t; \qquad (2.2)$$

aumenta en forma inversamente exponencial, acercándose asintóticamente a la unidad, que es el valor que corresponde a una mortalidad del 100 por ciento.

Esta forma de expresar la mortalidad y la sobrevivencia en términos de probabilidad o porcentaje es, quizá, la más simple y realista. Sin embargo, en la práctica resulta más conveniente expresar las tasas totales de sobrevivencia y de mortalidad en función a coeficientes que correspondan a las tasas instantáneas de cambio de la población, las cuales brindan ciertas ventajas al hacer los

cálculos y al desarrollar modelos matemáticos más o menos complejos, sin que en el fondo esto signifique apartarnos de los conceptos anteriores de probabilidad y esperanza de vida.

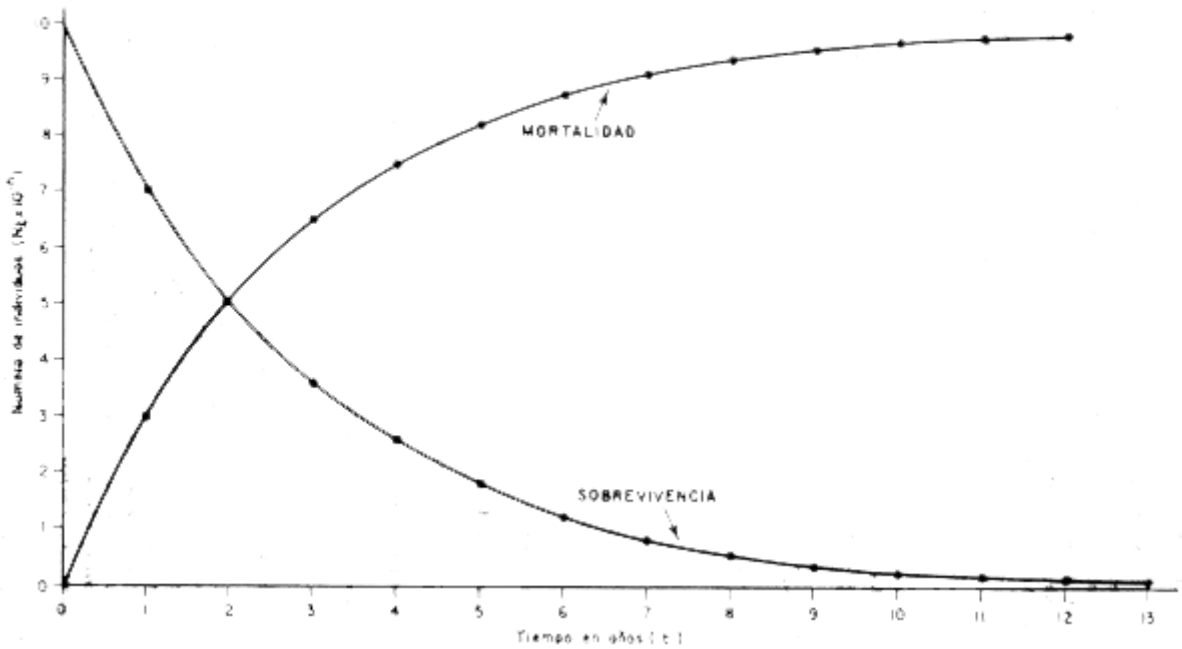


Figura 2.1 Curvas de sobrevivencia y mortalidad de una clase anual no explotada

Los coeficientes de mortalidad que normalmente se usan en el estudio de la dinámica de poblaciones de peces están relacionados con las dos principales causas de mortalidad a que están expuestos los peces a lo largo de su vida, que son: la mortalidad natural (causada por la predación, las enfermedades, la senectud, la inanición, etc.) cuyo coeficiente o tasa instantánea de cambio se representa por la letra M, y la mortalidad por pesca (causada por la acción del hombre) cuyo coeficiente o tasa instantánea de cambio se representa por la letra F. La mortalidad total, que incluye tanto a la mortalidad natural como a la mortalidad por pesca tiene un coeficiente o tasa instantánea de cambio que se representa por la letra Z, de tal forma que:

$$Z = F + M \tag{2.3}$$

Teniendo en cuenta estos coeficientes es que, en lugar de la ecuación 2.1, la tasa de sobrevivencia (S) para determinado período de tiempo (t) suele ser expresada por la ecuación:

$$S_t = (e^{-M})_t \cdot (e^{-F})^t = e^{-(F+M)t} = e^{-Zt}; \tag{2.4}$$

lo que equivale a escribir:

$$N_t/N_o = e^{-Zt}; \tag{2.5}$$

donde:

t = tiempo;

S_t = tasa de sobrevivencia para el período de tiempo t;

N_o = número inicial de individuos;

N_t = número de individuos sobrevivientes al final del período de tiempo t;

F = constante, que representa al coeficiente de mortalidad por pesca;

M = constante, que representa al coeficiente de mortalidad natural;

Z = constante, que representa al coeficiente de mortalidad total;

e = base del logaritmo neperiano (e=2.71828).

Si comparamos las ecuaciones 2.1 y 2.4 vemos que en el fondo no hay diferencia entre ambas, siendo inclusive la primera la más sencilla. Sin embargo, la que simplifica más los cálculos matemáticos y la que es más utilizada en dinámica de poblaciones es la notación de las ecuaciones 2.4 y 2.5. Donde, como veremos a continuación, los coeficientes de mortalidad M, F y Z aplicados a cada unidad de tiempo no son otra cosa que las tasas instantáneas de cambio de la población debidas a la mortalidad natural, a la mortalidad por pesca o a la mortalidad total respectivamente, que han sido previamente integradas entre los límites de dicha unidad de tiempo.

Si consideramos a la población como un ente que cambia de tamaño, estructura y composición a cada instante, y si dentro de estos cambios consideramos que hay una fracción constante de la población que muere por causas naturales, tendremos que, para expresar matemáticamente los cambios que ocurren por efecto de la mortalidad natural en un período de tiempo determinado, habrá necesidad de recurrir al cálculo infinitesimal. En cuya notación, la tasa instantánea de cambio de la población o de una clase anual debida a la mortalidad natural puede representarse para el caso más simple, por la ecuación:

$$\left(\frac{dN}{dt}\right)_M = -MN; \qquad (2.6)$$

donde se expresa que la tasa instantánea de cambio (dN/dt) debida a la mortalidad natural será negativa y directamente proporcional al número de individuos (N) presentes en ese instante, donde la razón de proporcionalidad estará dada por la tasa instantánea de mortalidad natural (M).

Reordenando la ecuación anterior, de forma que:

$$\frac{dN}{N} = Mdt;$$

la podemos resolver integrando entre t_1 y t_2, correspondientes a N_1 y N_2 respectivamente, con lo cual:

$$\int_{N_1}^{N_2} \frac{dN}{N} = -M\int_{t_1}^{t_2} dt \quad ;$$

$$\Big[\ln N\Big]_{N_1}^{N_2} = -M\Big[t\Big]_{t_1}^{t_2} \quad ;$$

$$\ln N_2 - \ln N_1 = -M(t_2-t_1) \quad ;$$

$$\ln\left(\frac{N_2}{N_1}\right) = -M(t_2-t_1) \quad ;$$

$$\frac{N_2}{N_1} = e^{-M(t_2-t_1)}; \qquad (2.7a)$$

de donde tenemos que, para el período comprendido entre $t_1 = 0$ y $t_2 = t$, correspondientes a N_o y N_t respectivamente, la tasa total de sobrevivencia a la mortalidad natural será:

$$\frac{N_t}{N_o} = e^{-Mt}; \qquad (2.7b)$$

Seguimos el mismo procedimiento para la mortalidad por pesca (F) partiendo por la ecuación diferencial:

$$\left(\frac{dN}{dt}\right)_F = -FN \qquad (2.8)$$

de la cual obtenemos:

$$\frac{N_t}{N_o} = e^{-Ft}; \qquad (2.9)$$

y de la misma forma, para la mortalidad total (Z = F+M), partimos de la ecuación diferencial:

$$\left(\frac{dN}{dt}\right)_Z = -(F+M)N = -ZN; \qquad (2.10)$$

y llegamos finalmente a la ecuación:

$$\frac{N_t}{N_o} = e^{-Zt};$$

o también:

$N_t = N_o\ e^{-Zt}$; (2.11)

que nos permite calcular el número de peces sobrevivientes (N_t) al final de cualquier período de tiempo (t); conociendo el número inicial de individuos (N_o), y la tasa instantánea de mortalidad total (Z) correspondiente.

De la ecuación anterior se puede también deducir el número de peces que mueren (D_t) en cualquier período de tiempo (t) ya que el número de muertos es:

el número total de muertos puede expresarse por:

$D_t = N_o - N_t$;

y como :

$N_t = N_o e^{-Zt}$; y

$N_o - N_t = N_o - N_o e^{-Zt}$;

el número total de muertos puede expresarse por:

$D_t = N_o - N_o e^{-Zt}$;

donde:

$D_t = N_o\ (1-e^{Zt})$; (2.12)

En la tabla 2.1 y en la fig. 2.1 se presenta a modo de ejemplo el seguimiento figurado de una clase anual no explotada que ingresa a la población con N_0 = 100 000 individuos y experimenta una tasa instantánea de mortalidad natural equivalente a M = 0,35 por año, lo que en este caso equivale también a la tasa instantánea de mortalidad total Z ya que, en ausencia de pesca F = O y Z = M. En la tabla aparecen el número de sobrevivientes (N_t) y el número total de peces que han muerto (D_t) en cada período de tiempo t y además aparece el número de individuos muertos (D_i) en cada intervalo o unidad de tiempo t_i = un año. Como se ve, la tasa anual de sobrevivencia se mantiene constante (igual a S_i = 0,70469) lo mismo que la tasa anual de mortalidad (que se mantiene igual a A_i = 0,29531) mientras que el número de peces que sobreviven y el número de peces que mueren en cada intervalo de tiempo i, va disminuyendo de acuerdo al número de individuos existentes. En cambio la tasa total de sobrevivencia y la tasa total de mortalidad va cambiando a medida que aumenta el tiempo t; y es así como, para el período de t = 15 años resulta que S_t = 0,00525 y A_t = 0,99475 respectivamente, y cuando t tiende a hacerse muy grande ($t\text{-}\infty$) S_t = 0 y A_t = 1,0.

2.2 Edad y Crecimiento

En los peces, al igual que en todos los seres vivientes, el tamaño del cuerpo está estrechamente relacionado con la edad, y a medida que pasa el tiempo los peces van aumentando de tamaño al mismo tiempo que aumentan la edad. Como se aprecia en las fig. 2.2 y 2.3, este cambio o aumento de tamaño no es constante a lo largo de toda la vida del pez.

El crecimiento en longitud describe normalmente una curva de tipo exponencial (fig. 2.2), el crecimiento suele ser muy rápido al principio, cuando el pez es muy joven, pero se va haciendo más y más lento a medida que aumenta la edad y a medida que éste alcanza el tamaño o la longitud máxima que cada individuo puede alcanzar.

El crecimiento en peso sigue en cambio un patrón diferente, ya que describe una curva del tipo sigmoideo (fig. 2.3). En las etapas muy tempranas de la vida del pez el incremento en peso es muy lento. El crecimiento se va acelerando luego, hasta desarrollar una velocidad máxima cuando el pez ha alcanzado un peso que es aproximadamente 1/3 de su peso máximo (exactamente cuando el peso total es 0,296 veces el peso máximo). Luego se produce una inflexión y el crecimiento se va haciendo más y más lento cada vez, con lo cual el pez se va acercando asintóticamente a su peso máximo.

Varios son los autores que han tratado de describir el crecimiento animal en forma matemática y, entre ellos, ha sido von Bertalanffy (1938) quien ha logrado desarrollar la formulación matemática que satisface mejor ciertas condiciones primordiales como son, por ejemplo, el que la expresión matemática sea coherente con el proceso biológico del crecimiento, tener una formulación que puede ser incorporada fácilmente en los modelos de dinámica de poblaciones y de administración de recursos pesqueros y, lo más importante, que la ecuación se ajuste bien a la mayor parte de los datos observados sobre crecimiento en peces.

Al tratar de relacionar la velocidad de incremento en longitud del pez con su propia longitud se obtendrá normalmente una regresión lineal con una pendiente negativa, donde el incremento en longitud se va haciendo cada vez menor, aproximándose a cero a medida que la longitud del pez se aproxima a la longitud teórica máxima (L_∞) o longitud asintótica. Esta relación lineal entre la velocidad de incremento en longitud y la longitud, puede ser representada por la ecuación diferencial:

$$\frac{dl}{dt} = K(L_\infty - l); \qquad (2.13)$$

o también por:

$$\frac{dl}{dt} = K\,L_\infty - Kl;$$

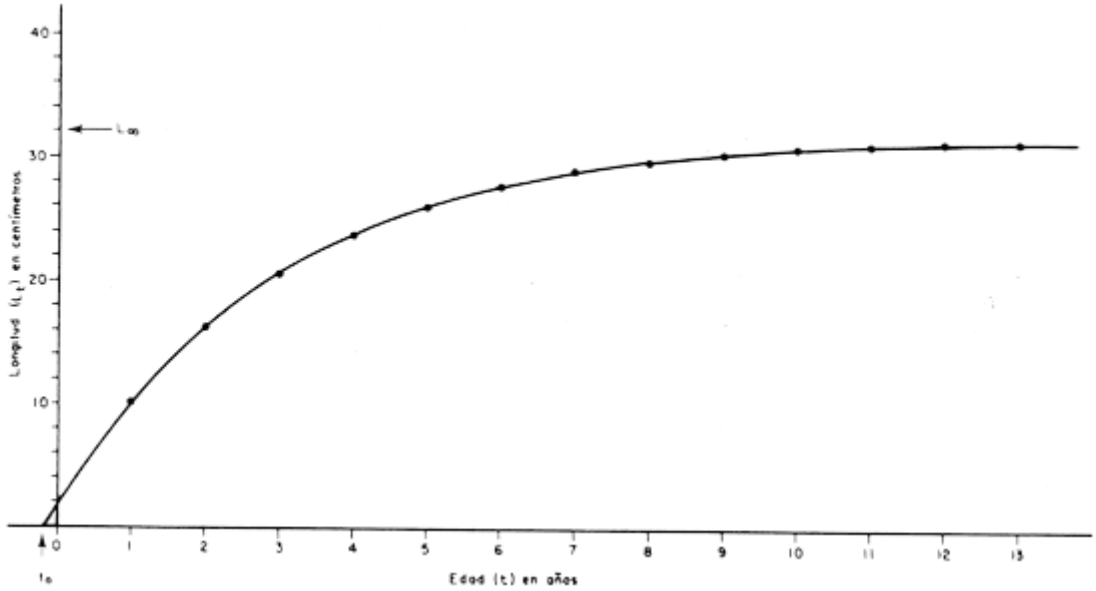


Figura 2.2 Curva de crecimiento en longitud del cuerpo

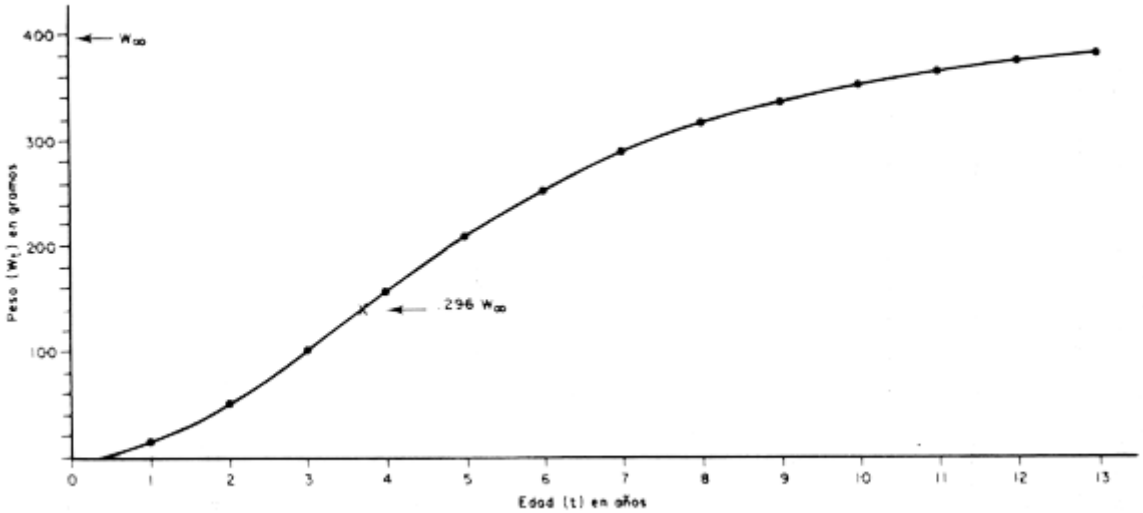


Figura 2.3 Curva de crecimiento en peso

Figura 2.3 Curva de crecimiento en peso

que al compararla con la ecuación de la línea recta tendremos el interconcepto a = K L∞ y la pendiente b = -K, donde la longitud asintótica (L∞) es el valor de la longitud (1) cuando la tasa instantánea de incremento en peso es igual a cero.

Para resolver la ecuación diferencial 2.13, ordenamos los términos:

$$\frac{dl}{K L_\infty - Kl} = dt;$$

reunimos transitoriamente las constantes, de forma que:

$K L_\infty = H$;

e integramos entre t = o y t, que corresponden respectivamente a l_o y l_t, de forma que:

$$\int_{l_o}^{l_t} \frac{dl}{H - Kl} = \int_{t=0}^{t} dt \quad ;$$

de donde:

$$\left[-\frac{1}{K}\ln(H - Kl)\right]_{l_o}^{l_t} = \left[t\right]_{t=o}^{t};$$

$$\left[-\frac{1}{K}\ln(H - Kl_t)\right] - \left[-\frac{1}{K}\ln(H - Kl_o)\right] = t;$$

$$\frac{1}{K}\left[\ln(H - Kl_o) - l_n(H - Kl_t)\right] = t;$$

$$\ln\left[\frac{H - Kl_o}{H - Kl_t}\right] = Kt;$$

$$\frac{H - Kl_o}{H - Kl_t} = e^{Kt};$$

$$l_t = \frac{H - (H - Kl_o)\,e^{-Kt}}{K};$$

y así llegamos a la solución de la ecuación diferencial de von Bertalanffy, que expresa que para cada edad (t) la longitud del individuo (l_t) es:

$$l_t = \frac{H}{K} - \left[\frac{H}{K} - l_o\right]e^{-Kt};$$

donde l_o es una constante que representa la longitud del individuo al nacer (cuando su edad es t = o), y donde podemos volver a hacer H = K L∞, de forma que la ecuación anterior se simplifica, y:

$$l_t = L_\infty - (L_\infty - l_o)\,e^{-Kt}; \qquad (2.14)$$

En esta ecuación hacemos $l_t = 0$ y así podemos despejar la edad teórica ($t = t_o$) a la cual el pez no tiene ninguna dimensión de donde hallamos que:

$$t_o = \frac{1}{K}\ln\frac{(L_\infty - l_o)}{L_\infty}; \qquad (2.15)$$

y ahora podemos despejar l_o:

$$l_o = L_\infty - L_\infty\,e^{Kt_o}; \qquad (2.16)$$

para reemplazar esta expresión en la ecuación 2.14, de forma que:

$$l_t = L_\infty - [L_\infty - (L_\infty - L_\infty\,e^{Kt_o})]\,e^{-Kt};$$
$$l_t = L_\infty - (L_\infty\,e^{Kt_o})\,e^{-Kt};$$
$$l_t = L_\infty - L_\infty\,e^{-Kt + Kt_o});$$

y llegamos así finalmente a una versión bastante más simplificada de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy:

$$l_t = L_\infty (l - e^{-K(t - t_o)}) ; \qquad (2.17)$$

que es también la forma en que se la presenta y utiliza habitualmente, donde:

t = edad;

l_t = longitud del pez a la edad t;

L_∞= constante, que es la longitud asintótica o la longitud máxima que el pez puede alcanzar cuando t-∞ ;

K = constante, conocida como coeficiente de crecimiento;

t_o = constante, que representa la edad que supuestamente debe tener el pez para que su longitud sea igual a cero.

Si queremos expresar el crecimiento de un pez en términos de su incremento en peso, podemos partir de la ecuación de crecimiento en longitud de von Bertalanffy (ecuación 2.17) y modificarla de acuerdo con la relación longitud-peso del pez.

En los peces, el volumen o masa total del cuerpo es directamente proporcional al cubo de su longitud o a una potencia muy próxima al cubo, y la relación entre la longitud (l_t) y el peso (w_t) del pez describe una curva exponencial (Fig. 2.4) que responde a la ecuación:

$$w_t = a (l_t)^b; \qquad (2.18)$$

donde a y b son constantes.

Considerando la relación de la ecuación 2.18 podemos elevar a la potencia b y multiplicar por la constante a los dos términos de la ecuación 2.17, con lo cual:

$$a(l_t)^b = a [L_\infty (1 - e^{-K(t - t_o)})]^b$$

$$w_t = a L_\infty{}^b;$$

donde si hacemos:

$$W_\infty = a L^b_\infty ;$$

llegamos a la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy, donde:

$$w_t = W_\infty [1 - e^{-K(t - t_o)}]^b; \qquad (2.19)$$

que en el caso de peces con crecimiento isométrico (b = 3) es:

$$w_t = W_\infty [1 - e^{-K(t - t_o)}]^3; \qquad (2.20)$$

que es una expresión más simple y más fácil de emplear, la cual, como tiene un binomio al cubo, puede desarrollarse de forma que:

$w_t = W_\infty [1 - 3 e^{-K(t-t_o)}] + 3 e^{-2K(t-t_o)} - e^{-3K(t-t_o)}]$;

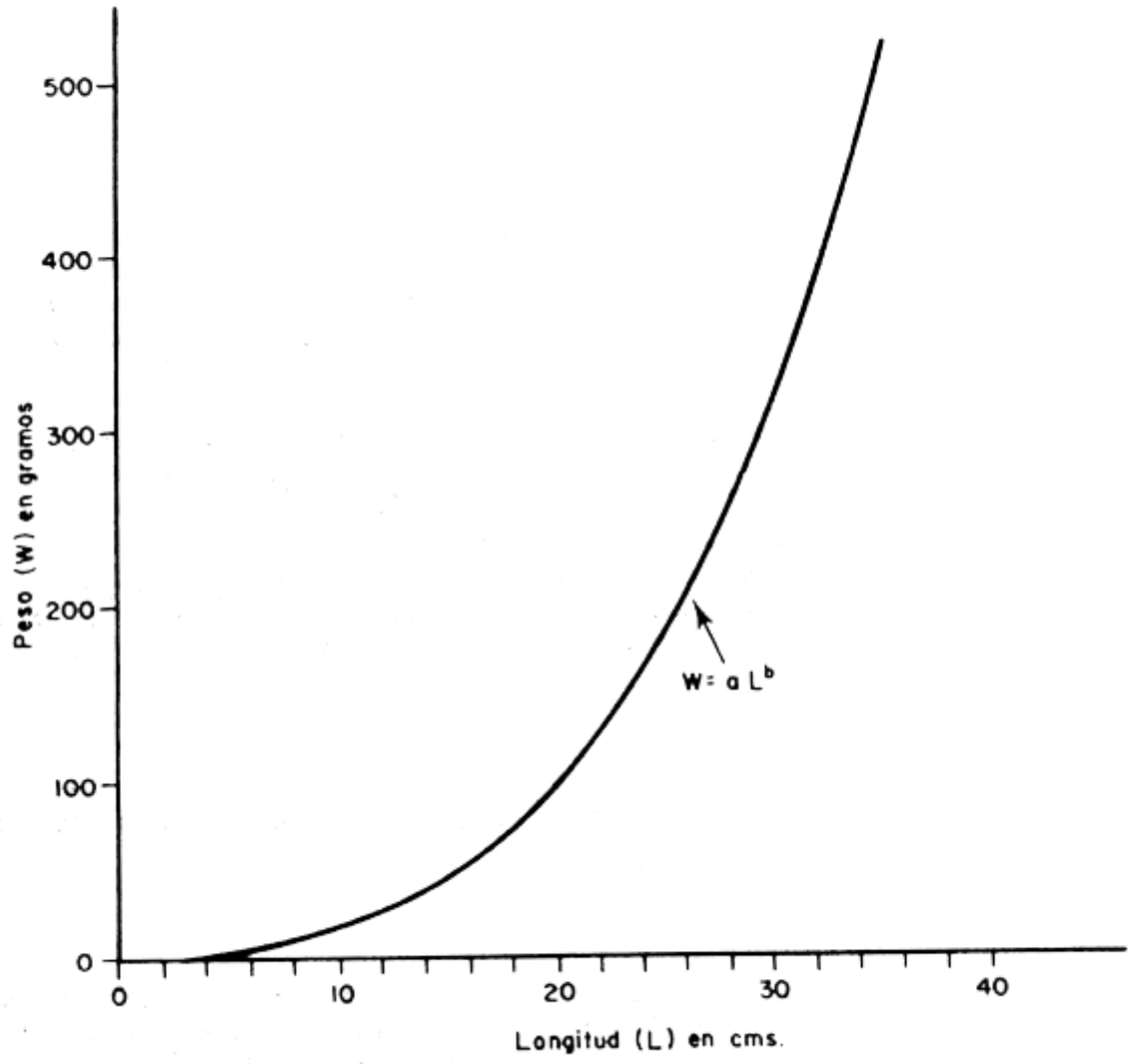


Figura 2.4. Curva de la relación entre la longitud y el peso

al reunirse los términos desarrollados bajo el signo sumatorio, tenemos:

$$\boxed{w_t = W_\infty \sum_{n=0}^{3} \Omega_n \, e^{-n K(t - t_o)}} \quad ; \qquad (2.21)$$

donde:

$\Omega_0 = +1$
$\Omega_1 = -3$
$\Omega_2 = +3$
$\Omega_3 = -1$

La ecuación 2.17 es la que se utiliza comúnmente para expresar el crecimiento en longitud en peces, y las ecuaciones 2.20 y 2.21, que son equivalentes, son las que se utilizan comúnmente para expresar el crecimiento en peso. Sin embargo, hay que anotar que si el peso del pez se aparta mucho de una función proporcional al cubo de su longitud, es la ecuación 2.19 la que hay que utilizar.

A modo de ejemplo podemos reemplazar por valores reales las variables de estas dos ecuaciones, tomando los parámetros de crecimiento de una especie de clupeido, donde: L_∞ = 32,1 cm; W_∞ = 396,8 g; t_o = -0,19; K = 0,32; a = 0,012, y b = 3,0; calculamos la longitud y los pesos promedios para cada edad (tabla 2.2) y podemos así construir curvas de crecimiento en longitud y en peso iguales a los que aparecen en las fig. 2.2 y 2.3 respectivamente. En la fig. 2.4 se ha graficado además la curva correspondiente a la relación longitud-peso de esta especie, que responde en este caso a la expresión $\omega_i = 0{,}012(1_i)^{3,0}$.

2.3 Biomasa Total

La biomasa o el peso total (B) de una clase anual en cada momento o edad (t) es producto del número de individuos existentes (N_t) y del peso o biomasa promedio (w_t) que tiene cada individuo en ese instante. Es decir para cada instante t:

$$B_t = N_t\, w_t\ ; \qquad (2.22)$$

Como ya se ha discutido en las secciones anteriores, el número de integrantes de cada clase anual (N_t) va disminuyendo por efecto de la mortalidad a medida que la clase anual pasa por la vida y aumenta la edad (t). Pero al mismo tiempo al tamaño o peso promedio de cada individuo (ω_t) aumenta, logrando así superar por algún tiempo las pérdidas de peso que se producen en la clase anual por efecto de la mortalidad.

Reemplazando los valores de la ecuación 2.22 por los valores correspondientes de las ecuaciones 2.11 y 2.20, tenemos que la biomasa total (B) de una clase anual no explotada (donde Z=M) en cualquier edad o tiempo (t) es:

$$B_t = N_o\, W_\infty\, e^{-Mt}\, (1-e^{-K(t-t_o)})^3; \qquad (2.23)$$

o también:

$$B_t = N_o W_\infty\, e^{-Zt} \sum_{n=0}^{3} a_n e^{-nK(t-t_o)}; \qquad (2.24)$$

Estas ecuaciones describen la sobrevivencia en peso de una clase anual no explotada, y su representación gráfica da lugar a una curva como la de la Fig. 2.5 donde se han usado los parámetros de crecimiento y de mortalidad (W_∞ = 396,8, t_o = -0,19, K = 0,32, M = 0,35) de la misma especie tipo del ejemplo anterior. En la tabla 2.3 se presentan los valores de sobrevivencia en número y en peso que han sido obtenidos utilizando los mismos valores de las tablas 2.1 y 2.2.

Como se aprecia en las figuras y tablas respectivas, las clases anuales inician su paso por la vida con una biomasa muy baja debido al reducido tamaño de sus integrantes. Pero, a medida que pasa el tiempo, aumenta la edad y aumenta también el peso promedio de los integrantes de la clase anual.

En las primeras etapas de la vida del pez (los cuatro primeros años en este caso) el crecimiento en peso es tan rápido que llega a superar a las pérdidas que experimenta la clase anual a causa de la mortalidad. Es así que en los primeros momentos de su vida, la clase anual tiende a

aumentar su peso o biomasa total aun cuando el número total de individuos disminuye. Esto ocurre hasta que la tasa instantánea de crecimiento en peso de la clase anual:

$$\frac{dB}{dt} = N\frac{dw}{dt} + w\frac{dN}{dt};$$

que hasta ese momento tenía un valor positivo se hace igual a dB/dt = O por un instante y luego comienza a tomar valores negativos. En ese preciso instante la edad toma un valor que puede ser expresado en base a los parámetros de crecimiento y mortalidad por la expresión:

$$t^* = t_o + \frac{1}{K}\ln\left[3\frac{K}{Z} + 1\right]; \qquad (2.25)$$

esta edad se conoce como la edad crítica (t*), ya que corresponde al momento en que la clase anual alcanza el máximo valor de biomasa total, para luego comenzar a decrecer paulatinamente bajo la presión de la mortalidad que va mermando a la clase anual a un ritmo más acelerado que el del crecimiento. De acuerdo a la ecuación 2.25 la edad crítica de la especie de los ejemplos anteriores (donde t_o = -0,19, Z = M = 0,35 y K = 0,32) es t* = 3,93 años.

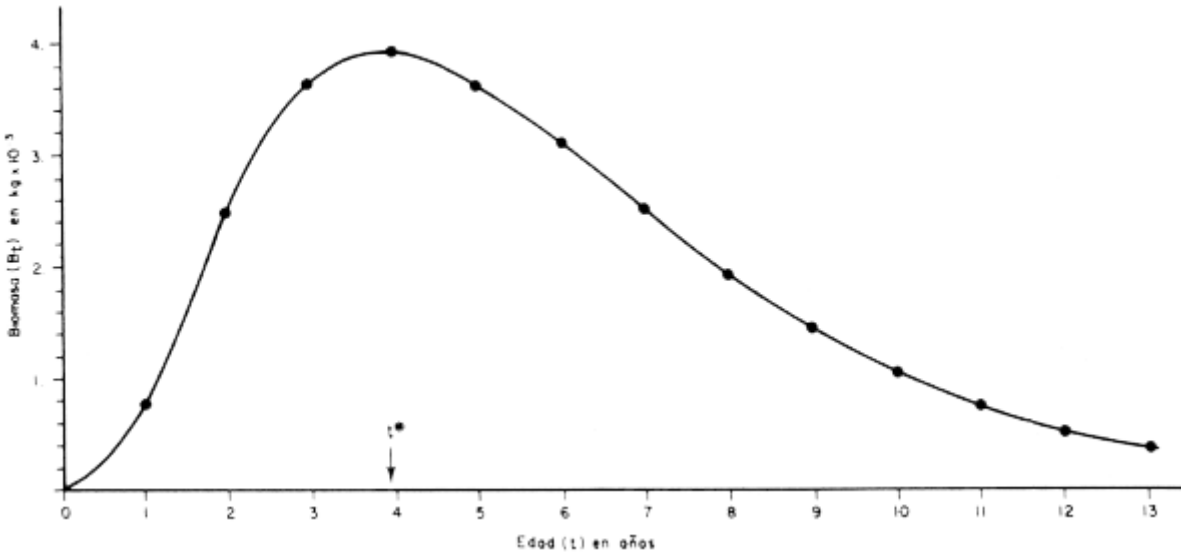


Figura 2.5 Curva de sobrevivencia en peso de una clase anual no explotada

3. LAS CLASES ANUALES EN LA POBLACIÓN

Uno de los aspectos que caracterizan a las poblaciones es que están constituidas por individuos de varias edades diferentes. Tantas, que al agrupar a todos los individuos de acuerdo con el año de su nacimiento o de acuerdo con el año en que se integraron a la población podemos encontrar tantos grupos de edad como años pueda sobrevivir la especie. Así, si por ejemplo tenemos una especie cuya longevidad o edad máxima es $t_\lambda = 6$ años, es de esperar que la población de esta especie esté constituida hasta por seis grupos de edad, cada uno de los cuales corresponderá a una clase anual diferente. Ya en el capítulo anterior hemos seguido a una sola clase anual en su paso por la vida y hemos podido apreciar los cambios que experimenta desde que aparece hasta que se extingue. Trataremos ahora de hacer el mismo seguimiento pero esta vez a nivel de toda la población.

3.1 Las Clases Anuales y su Paso por la Población

Resulta explicable que las clases anuales tengan una existencia relativamente corta ya que la duración de su vida está limitada; en primera instancia por la mortalidad que la va mermando paulatinamente hasta extinguirla y, en última instancia, por la longevidad o edad máxima (t_λ) que es característica para cada especie y a la cual las clases anuales no pueden teóricamente sobrevivir.

La población en cambio es un ente perdurable, compuesto en todo momento por una o más clases anuales que avanzan paralelamente por la vida sucediéndose unas a otras de forma que así como cada año hay una clase anual ya vieja que se extingue y desaparece, cada año también aparece una nueva clase anual, compuesta por individuos jóvenes. La población puede entonces considerarse como un ente por el cual pasan en sucesión las clases anuales portando cierta cantidad de individuos que tienen características propias a su talla o edad promedio.

Es así como el tamaño y la estructura de la población en todo momento es el resultado del tamaño y las características de cada una de las clases anuales existentes en ese instante. Por ejemplo, si en el año 1970 tomamos a la población de peces de las fig. 3.1 y 3.2 después del ingreso de la clase anual correspondiente a ese año, encontraremos que la población en dicho año será el resultado de la suma de los individuos de la clase anual de 1970, que recién han ingresado, más, los individuos sobrevivientes de la clase anual de 1969 que ya han cumplido t = 1 año de edad, más los sobrevivientes de la clase anual de 1968, que ya tienen t = 2 años de edad, más los sobrevivientes de la clase anual de 1967, que tienen t = 3 años, más los sobrevivientes de la clase anual de 1966 que ya tienen t = 4 años y así sucesivamente, hasta llegar a la última clase anual sobreviviente o hasta llegar a la clase anual que esté por alcanzar la edad máxima $t = t_\lambda$. De acuerdo con esto, la estructura de la población en el año 1970 (P_{70}) se puede representar mediante la expresión:

$$P_{(70)} = N_{0\,(70)} + N_{0\,(69)}\, e^{-Z} + N_{0\,(68)}\, e^{-Z(2)} + \ldots + N_{0\,(70-t\lambda)}\, e^{-Z(t_\lambda)};$$

Como por definición ningún individuo puede sobrevivir a la edad máxima t_λ, ya sea que t_λ tome un valor real o que tome un valor infinitamente grande, se debe cumplir que:

$$N_{t\lambda} = N_o\, e^{-Zt_\lambda} = O\ ;$$

Con lo cual la expresión anterior puede generalizarse suprimiendo el último término, de forma que:

$$P_i = N_{0\,(i)} + N_{0\,(i-1)}\, e^{-Z} + N_{0\,(i-2)}\, e^{-Z(2)} + \ldots + N_{0\,(i-t\lambda+1)}\, e^{-Z(t_\lambda - 1)};$$

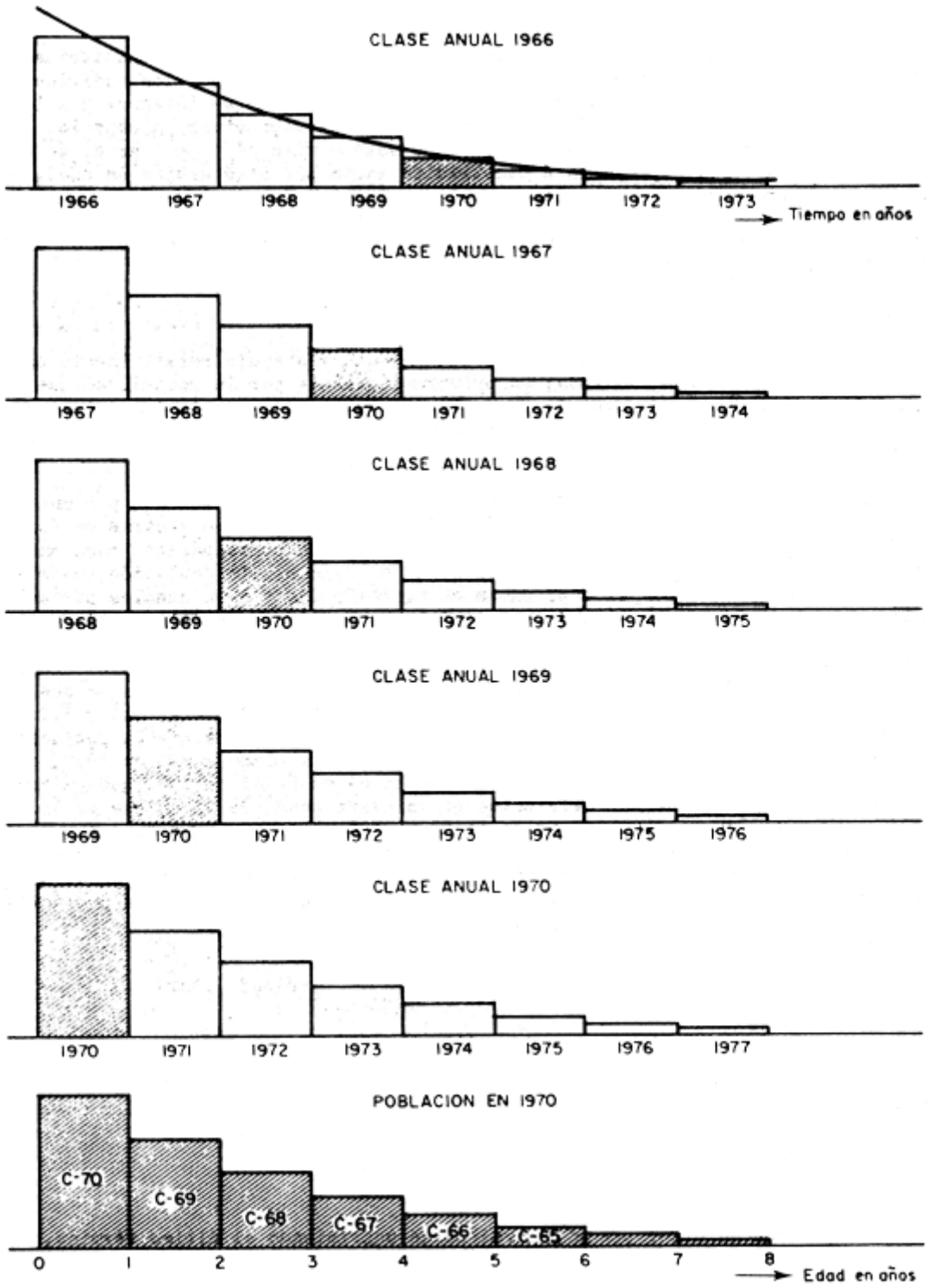


Figura 3.1 Equivalencia entre la estructura por edades de las clases anuales a través del tiempo y la estructura por edades de la población en un momento dado bajo condiciones constantes

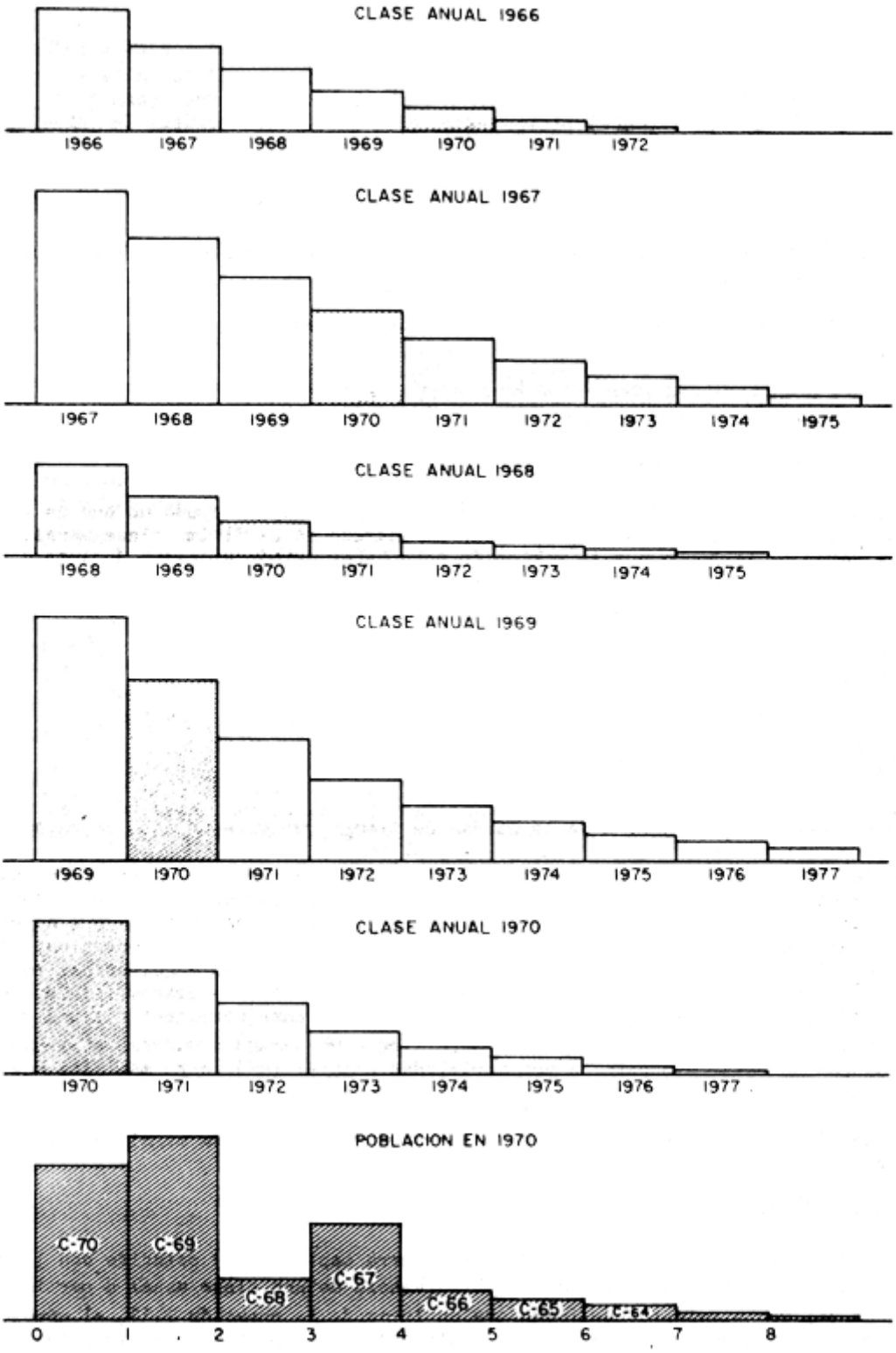


Figura 3.2 Equivalencia entre la estructura por edades de las clases anuales a través del tiempo y la estructura por edades de la población en un momento dado, bajo condiciones variables

o también:

$$P_i = \sum_{t=0}^{t=t_\lambda-1} N_{o(i-t)} e^{-Z(t)} \; ; \qquad (3.1)$$

donde:

P_i = población en número en el año i, inmediatamente después del ingreso de una nueva clase anual;

N_o = número inicial de individuos de cada clase anual;

t = tiempo;

t_λ = longevidad o edad máxima;

Z = coeficiente instantáneo de mortalidad total.

Ahora, si queremos determinar el tamaño de la población después de que ha transcurrido una fracción φ de la unidad de tiempo desde el ingreso de la última clase anual, tendremos que considerar el hecho de que la población debe haber estado expuesta durante dicha fracción de tiempo al efecto descendente de la mortalidad, y en este caso:

$P_{i\varphi} = P_i \, e^{-Z(\varphi)}$

y por lo tanto;

$$P_{i_\varphi} = e^{-Z(\varphi)} \sum_{t=0}^{t=t_\lambda-1} N_{o(i-t)} e^{-Z(t)} \; ; \qquad (3.2)$$

donde φ representa una fracción de la unidad de tiempo que en este caso es un año.

En la vida real resulta sumamente difícil conocer la magnitud o tamaño de las clases anuales antes del reclutamiento ya que, como los prerreclutas no están accesibles a la pesquería, sus integrantes no pueden ser encontrados ni cuantificados hasta que no hayan pasado a formar parte de la población explotable. Razón por la cual es más conveniente tomar el número de individuos que completan el reclutamiento, es decir la magnitud del reclutamiento (R), como punto de partida para seguir la historia de las clases anuales en lugar de tomar el número inicial de individuos (N_o), que en este caso corresponde a una edad t = 0 donde los peces pueden ser muy numerosos pero tienen un tamaño y un peso promedio insignificante, además de estar expuestos a una mortalidad natural (M') mucho más alta que la mortalidad natural (M) a la cual están expuestos los estadios posreclutas.

Si consideramos que el reclutamiento ocurre a una edad t_r la magnitud del reclutamiento (R) será:

$R = N_o \, e^{-M't_r}) \; ;$

donde M'>>M, y si asumimos que la edad a la primera captura (t_c) coincide con la edad del reclutamiento (t_r) podemos expresar la sobrevivencia de una clase anual a partir del número o magnitud del reclutamiento, de forma que en lugar de la ecuación 2.11, el número de individuos sobrevivientes de una clase anual a cualquier edad t posterior al reclutamiento será:

$N_t = R e^{-Z(t-t_r)}; \qquad (3.3)$

Normalmente la edad a la primera captura (t_c) y la edad del reclutamiento (t_r) coinciden, pero hay casos en que las regulaciones pesqueras o el bajo interés por capturar a los peces recién reclutados (por ser más pequeños) hacen que la edad a la primera captura sea mayor que la edad del reclutamiento. En este caso (cuando $t_c > t_r$) la ecuación anterior debe escribirse:

$$N_t = R\, e^{-M(t_o - t_r)}\, e^{-Z(t - t_o)}; \qquad (3.3a)$$

En el primer caso (cuando $t_r = t_c$) la ecuación 3.2 puede escribirse haciendo:

$$P_{i_\phi} = e^{-Z\phi} \sum_{t=t_r}^{t=t_\lambda - 1} R_{i-(t - t_r)}\, e^{-Z(t - t_r)}; \qquad (3.4)$$

y si tenemos condiciones ideales y el reclutamiento es constante, es decir, si:

$R = R_i = R_{i-1} = R_{i-2} = \ldots = R_{i-n}$;

la población explotable en cualquier año, una fracción de tiempo φ después de haberse producido el último reclutamiento, será:

$$P_\phi = R\, e^{-Z\phi} \sum_{t=t_r}^{t=t_\lambda - 1} e^{-Z(t - t_r)}; \qquad (3.5)$$

y por ende, la población existente inmediatamente después de haberse producido el reclutamiento (cuando la fracción de tiempo es φ = 0) será:

$$P_0 = R \sum_{t=t_r}^{t=t_\lambda - 1} e^{-Z(t - t_r)}; \qquad (3.6)$$

lo que como veremos a continuación, es igual a la suma de los grupos de edad existentes a través del tiempo en una sola clase anual.

Efectivamente, si entre las edades t_r y t_λ seguimos a todos los individuos de una misma clase anual registrándolos y sumándolos independientemente cada vez que crecen a una edad mayor, podemos modificar la ecuación 3.3 que describe la sobrevivencia de una sola clase anual en función al reclutamiento de forma que:

$$\sum_{t=t_r}^{t=t_\lambda - 1} N_t = \sum_{t=t_r}^{t=t_\lambda - 1} R e^{-Z(t - t_r)}; \qquad 6$$

$$\sum_{t=t_r}^{t=t_\lambda - 1} N_t = R \sum_{t=t_r}^{t=t_\lambda - 1} e^{-Z(t - t_r)};$$

Comparando esta ecuación con la ecuación 3.6 tenemos que:

$$P_0 = \sum_{t=t_r}^{t=t_{\lambda-1}} N_t \; ; \qquad (3.7)$$

de donde podemos concluir que cuando el reclutamiento es constante, y siempre que la mortalidad sea también constante, la población en un momento dado tiene el mismo tamaño y la misma estructura que una sola clase anual a lo largo de toda su existencia. Hecho que se ha tratado de ilustrar en el ejemplo de la fig. 3.1, y que en la práctica permite que la estructura de la población en un momento dado pueda ser averiguada si se conoce la historia de una sola clase anual, y viceversa, es decir, si esta condición se cumple, es posible también conocer la historia de una clase anual (incluyendo la sobrevivencia y el crecimiento) a partir de la estructura que tiene la población en un momento dado.

Esta correspondencia tan singular entre lo que ocurre con la población en un momento dado y lo que ocurre con cada clase anual a lo largo de su existencia sólo se da bajo condiciones ideales donde la mortalidad y el reclutamiento son constantes. Una situación muy diferente, aunque no por ello menos frecuente, se da cuando el reclutamiento es variable (fig. 3.2). En cuyo caso las ecuaciones 3.1, 3.2, 3.3 y 3.4 así como sus conceptos previos siguen teniendo plena validez, no así las que se refieren a las ecuaciones 3.5, 3.6 y 3.7 que sólo son válidas bajo condiciones ideales.

3.2 La Población en Número

Si analizamos la ecuación 3.6 encontraremos que sus términos corresponden al desarrollo de una serie geométrica convergente, donde:

$P_O = R + Re^{-Z(1)} + Re^{-Z(2)} + Re^{-Z(3)} + \ldots + Re^{-Z(t_\lambda - t_r - 1)}$;

cuya suma es:

$$P_O = R\frac{(1-e^{-Z(t_\lambda - t_r)})}{1-e^{-Z}}$$

y, ya sea que $(t_\lambda - t_r)$ tienda a hacerse infinitamente grande o que por definición hagamos que la tasa de sobrevivencia a la edad máxima ($e^{-Zt}\lambda$) se haga infinitamente pequeña, tenemos que el límite de la expresión anterior es:

$$P_0 = \frac{R}{1-e^{-Z}} \; ; \qquad (3.8)$$

que expresa que bajo condiciones ideales de equilibrio la población en número (P_0) existente inmediatamente después de haberse producido el reclutamiento es en cualquier año igual a la magnitud del reclutamiento (R) dividida entre la tasa anual de mortalidad total, que es $A = 1-e^{-Z}$.

Lógicamente, luego de haberse producido el último reclutamiento la población se irá reduciendo paulatinamente debido al efecto de la mortalidad, hasta que ocurra un nuevo reclutamiento al año siguiente (fig. 3.3). De esta forma el número de individuos en la población luego de haber transcurrido una fracción de tiempo φ entre un reclutamiento y otro será:

$$P_{\phi} = P_0 e^{-Z\phi} \; ;$$

$$P_{\phi} = \frac{Re^{-Z\phi}}{(1-e^{-Z})} \; ; \qquad (3.9)$$

donde φ es una fracción cualquiera de la unidad de tiempo existente, que en este caso es t = 1 año.

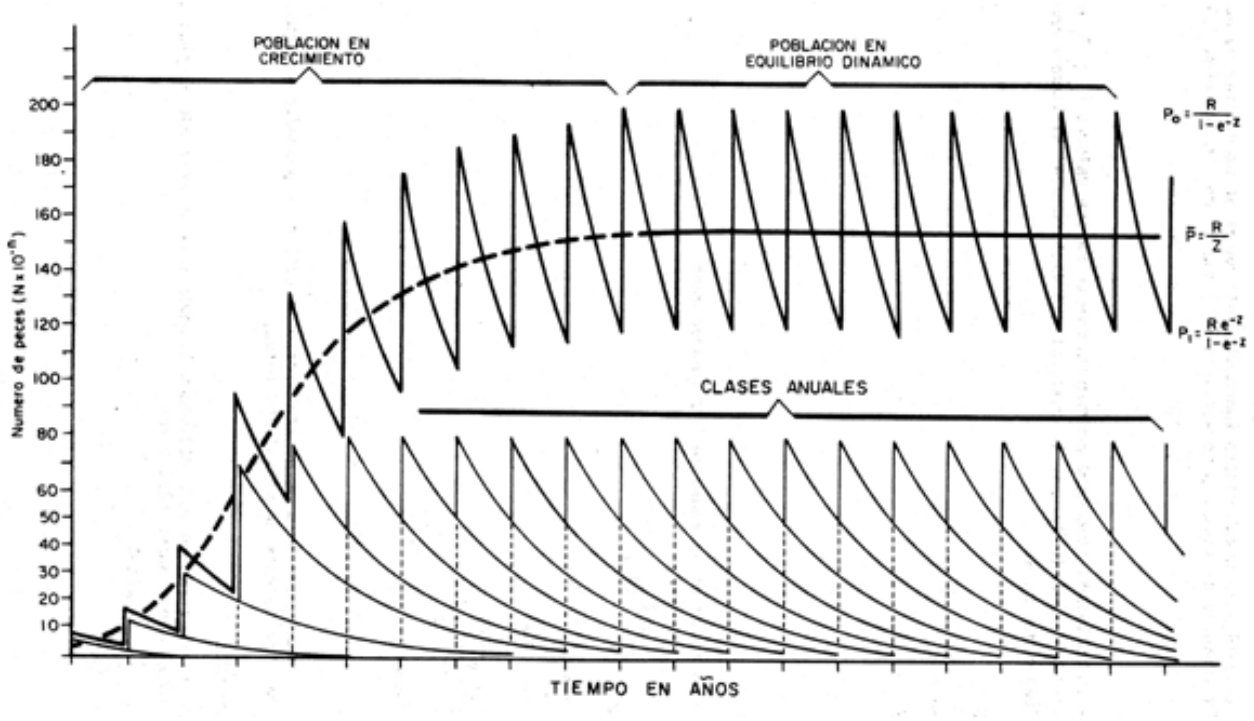


Figura 3.3 Fluctuaciones en la población en número en relación a la mortalidad (Z) y al reclutamiento (R) condiciones de equilibrio y parámetros constantes

La población llegará a su nivel mínimo inmediatamente antes de producirse un nuevo reclutamiento(cuando la fracción de tiempo φ se aproxima a 1) con lo que la ecuación 3.9 se hace:

$$P_1 = \frac{Re^{-Z}}{(1-e^{-Z})}$$

De esta forma la población fluctuará constantemente entre los valores P_0 y P_1 pasando por todos los valores posibles de P_φ, por lo cual, si queremos conocer el tamaño promedio de la población, tendremos que hacer:

$$\bar{P} = \frac{\int_{\phi=0}^{\phi=1} P_{\phi}\, d\phi}{\int_{\phi=0}^{\phi=1} d\phi}$$

y como:

$$\int_{\phi=0}^{\phi=1} d\phi = 1 \; ;$$

reemplazando P_φ por el valor de la ecuación 3.9 tenemos que:

$$\bar{P} = \frac{R}{(1-e^{-Z})} \int_{\phi=0}^{\phi=1} e^{-Z\phi}\, d\phi \;;$$

$$\bar{P} = \frac{R}{(1-e^{-Z})} \left[\frac{e^{-Z\phi}}{-Z} \right]_{\phi=0}^{\phi=1} \;;$$

$$\bar{P} = \frac{R}{(1-e^{-Z})} \left[\frac{(1-e^{-Z})}{Z} \right] \;;$$

y así finalmente tenemos:

$$\bar{P} = \frac{R}{Z} \;; \qquad (3.10)$$

que expresa que bajo condiciones ideales de equilibrio la población promedio es igual a reclutamiento entre la tasa instantánea de mortalidad total.

3.3 La Población en Peso

En el capítulo anterior (ecuación 2.24) hemos llegado a establecer que el peso o biomasa total de una clase anual a cualquier edad t es:

$$N_t w_t = N_o e^{-Zt} W_\infty \sum_{n=0}^{3} \Omega_n e^{-nK(t-t_o)} \;;$$

pero como nuestro interés en la biomasa de las poblaciones de peces explotables comienza cuando sus integrantes han entrado en la fase explotable, podemos expresar la ecuación anterior en función al reclutamiento (R), que en la práctica es más fácil de determinar que N_0 de forma que:

$$N_t w_t = R\, e^{-Z(t-t_r)}\, W_\infty \sum_{n=0}^{3} \Omega_n e^{-nK(t-t_o)} \;;$$

y si sumamos y restamos t_r al exponente que está dentro del signo sumatorio la ecuación no se altera:

$$N_t w_t = R\, e^{-Z(t-t_r)}\, W_\infty \sum_{n=0}^{3} \Omega_n e^{-nK(t-t_r+t_r-t_o)} \;;$$

y reordenando:

$$N_t w_t = R W_\infty \sum_{n=0}^{n=3} \Omega_n e^{-(Z+nK)(t-t_r)-nK(t_r-t_o)} \;; \qquad (3.11)$$

como bajo condiciones ideales de equilibrio la población tiene el mismo tamaño y la misma estructura que una sola clase anual a lo largo de toda su existencia se cumple entonces que el peso o biomasa total de la población explotable al inicio de cualquier período de tiempo o año t, inmediatamente después de haberse producido el reclutamiento será:

$$B = \sum_{t=t_r}^{t=t_{\lambda-1}} N_t m_t \;;$$

lo que de acuerdo con la ecuación 3.11 es:

$$B = RW_\infty \sum_{n=0}^{n=3} \Omega_n e^{-nK(t_r-t_o)} \sum_{t=t_r}^{t=t_{\lambda-1}} e^{-(Z+nK)(t-t_r)};$$

y, luego de haber transcurrido una fracción de tiempo φ entre un año y otro, o entre un reclutamiento y otro, la biomasa de la población en cualquier instante t + φ será:

$$B_\phi = RW_\infty \sum_{n=0}^{n=3} \Omega_n e^{-nK(t_r-t_o)} \sum_{t=t_r}^{t=t_{\lambda-1}} e^{-(Z+nK)(t+\phi-t_r)} \;;$$

$$B_\phi = RW_\infty \sum_{n=0}^{n=3} \Omega_n e^{-nK(t_r-t_o)-\phi(Z+nK)} \sum_{t=t_r}^{t=t_{\lambda-1}} e^{-(Z+nK)(t-t_r)} \;; \qquad (3.12)$$

donde la expresión de la segunda sumatoria desarrolla una serie geométrica convergente:

$$\sum_{t=t_r}^{t=t_{\lambda-1}} \left[e^{-(Z+nK)}\right]^{(t-t_r)} = \left[e^{-(Z+nK)}\right]^{0} + \ldots + \left[e^{-(Z+nK)}\right]^{(t_\lambda - t_r - 1)}$$

cuya suma es:

$$\sum_{t=t_r}^{t=t_{\lambda-1}} e^{-(Z+nK)(t-t_r)} = \frac{1-e^{-(Z+nK)(t_\lambda-t_r)}}{1-e^{-(Z+nK)}} \;;$$

si hallamos el límite cuando t_λ tiende a infinito, o si de acuerdo con la definición de t_λ hacemos que la tasa de sobrevivencia sea igual a cero de forma que:

$S = e^{-t_\lambda} = o$;

la expresión anterior se hace:

$$\sum_{t=t_r}^{t=t_{\lambda-1}} e^{-(Z+nK)(t-t_r)} = \frac{1}{1-e^{-(Z+nK)}} \;;$$

y, reemplazando en la ecuación 3.12, tenemos que en cualquier instante o fracción de tiempo φ de un año cualquiera, la biomasa total de la población bajo condiciones de equilibrio es:

$$B_{\phi} = RW_{\infty} \sum_{n=0}^{n=3} \frac{\Omega_n e^{-nK(t_r - t_o) - \phi (Z+nK)}}{1 - e^{-(Z+nK)}} \; ; \qquad (3.13)$$

Por último, para hallar el peso o la biomasa total promedio de la población en cualquier tiempo o año t, tenemos que integrar la ecuación anterior entre los límites de la fracción de tiempo φ = 0 y φ = 1, de forma que:

$$\bar{B} = RW_{\infty} \sum_{n=0}^{3} \frac{\Omega_n e^{-nK(t_r - t_o)}}{1 - e^{-(Z+nK)}} \int_{\phi=0}^{\phi=1} e^{-\phi(Z+nK)} d\phi \; ;$$

$$\bar{B} = RW_{\infty} \sum_{n=0}^{3} \frac{\Omega_n e^{-nK(t_r - t_o)}}{1 - e^{-(Z+nK)}} \left[\frac{e^{-(Z+nK)\phi}}{-(Z+nK)} \right]_{\phi=0}^{\phi=1} \; ;$$

$$\bar{B} = RW_{\infty} \sum_{n=0}^{3} \frac{\Omega_n e^{-nK(t_r - t_o)}}{(1 - e^{-Z+nK})} \frac{(1 - e^{-(Z+nK)})}{(Z+nK)} \; ;$$

con lo cual llegamos a la ecuación:

$$\boxed{\bar{B} = RW_{\infty} \sum_{n=0}^{3} \frac{\Omega_n e^{-nK(t_r - t_o)}}{Z+nK}} \; ; \qquad (3.14)$$

que nos permite expresar la biomasa total promedio de la población explotable en función a la tasa de crecimiento y a la mortalidad total en cualquier año, siempre que se den condiciones ideales de equilibrio.

Nótese que si las primeras capturas se comenzaran a realizar algún tiempo después de haberse producido el reclutamiento, es decir si t_c es mayor que t_r, habría que considerar la expresión 3.3a en lugar de la 3.3 en todas las ecuaciones anteriores, con lo cual la población en número en el momento φ de cualquier año (ecuación 3.9) será:

$$P_{\varphi} = R\, e^{-M(t_c - t_r)}\, e^{-Z\varphi} \qquad (3.15)$$

el número promedio de peces en la población (ecuación 3.10) se expresará por:

$$\bar{P} = \frac{R\, e^{-M(t_c - t_r)}}{Z} \; ; \qquad (3.16)$$

la población en peso o biomasa en el momento φ de cualquier año (ecuación 3.13) se reemplazará por la expresión :

$$B_{\phi} = RW_{\infty}\, e^{-M(t_c - t_r)} \sum_{n=0}^{n=3} \frac{\Omega_n e^{-nK(t_c - t_o) - \phi(Z+nK)}}{1 - e^{-(Z+nK)}} \; ; \qquad (3.17)$$

y por último la biomasa promedio en cada año sería:

$$\bar{B} = RW_{-} \sum_{n=0}^{n=3} \Omega_n e^{-nK(t_r-t_o)} \frac{1-e^{-(M+nK)(t_c-t_r)}}{M+nK} + \frac{e^{-(M+nK)(t_c-t_r)}}{Z+nK} ; \qquad (3.18)$$

4. LA PESCA Y SUS EFECTOS EN LA POBLACIÓN

4.1 La Captura en Número

Si analizamos las ecuaciones 2.3 y 2.11, donde:

$N_t = N_o (e^{-F})^t (e^{-M})^t N_o (e^{-F+M})^t$;

encontraremos que para sobrevivir durante cualquier período de tiempo (t), los peces tienen que sobrevivir simultáneamente a todas las causas de mortalidad. Es decir, cada pez que sobreviva a la mortalidad por pesca tendrá que sobrevivir también a la mortalidad natural (y viceversa) para llegar con vida al final de cada período de tiempo.

Por otro lado, como ningún ser viviente puede morir más de una vez, ni tampoco puede morir por dos o más causas de mortalidad diferentes, tenemos que los peces que mueren por efecto de la pesca ya no pueden ser capturados por otros animales ni tampoco pueden morir por otras causas. Lo mismo sucede con los peces que mueren por causas naturales, al morir son removidos de la población y desaparecen, desapareciendo también la posibilidad de que puedan ser capturados por el hombre.

De esta forma se establece una competencia entre la mortalidad por pesca y las otras causas de mortalidad. Lo que coloca al hombre como un predador más, que trata de capturar a los peces que tienen importancia comercial antes que otros predadores lo hagan.

Desde que nacen, todos los seres vivientes comienzan a afrontar la posibilidad de morir, lo que invariablemente ocurre tarde o temprano. Dependiendo de la longevidad de la especie, todos aquellos peces que al cabo de cierto tiempo no hubieran muerto por la pesca habrán muerto por las causas naturales y, por el contrario, todos aquellos que no hubieran muerto por causas naturales habrán sido capturados por el hombre.

Aun cuando la mortalidad natural y la mortalidad por pesca actúan en forma simultánea, está claro que cada una de estas causas de mortalidad actúa en forma independiente; y si tomamos períodos de tiempo infinitamente pequeños (tales que dt ∞0) podemos expresar separadamente los cambios instantáneos que ocurren en el número de peces que mueren por cada una de estas causas de mortalidad. Lo que en el caso más simple podrá representarse por las ecuaciones diferenciales siguientes:

$$\frac{dD_M}{dt} = MN_t \; ; \qquad (4.1)$$

que representa el incremento instantáneo del número de peces muertos por las causas naturales;

$$\frac{dC}{dt} = FN_t \; ; \qquad (4.2)$$

que representa el incremento instantáneo del número de peces muertos por la pesca; y

$$\frac{dD}{dt} = (F+M)N_t = ZN_t \; ; \qquad (4.3)$$

que representa el incremento instantáneo del número de peces muertos por ambas causas en conjunto, donde:

M, F y Z representan a cada una de las tasas instantáneas de mortalidad natural, por pesca y total;

t = tiempo;

N_t = número de peces existentes en la población o en la clase anual en cada momento t;

C = captura en número, número de peces muertos por la pesca;

D = número total de peces muertos; y

D_M = número de peces muertos por causas naturales.

De momento, la ecuación que más nos interesa es la que se refiere a los incrementos instantáneos en la captura o en la número de peces muertos por la pesca. Esto debido a que desde el punto de vista de la población, la captura es de por sí un factor importante; pero se hace más importante en cuanto es el único factor que puede ser controlado y regulado por el hombre. Además de que el dato de la captura o número de peces muertos por la pesca es uno de los pocos, y a veces el único dato de la población que puede ser medido y observado directamente y que puede ser relacionado posteriormente con el número de individuos vivos existentes.

Si partimos de la ecuación 4.2 que expresa el incremento instantáneo de la captura en número, y reemplazamos el número de individuos (N_t) por su expresión correspondiente de la ecuación 2.11, tenemos que:

$$\frac{dC}{dt} = F\ N_o e^{-(F+M)t}$$

y si integramos para un intervalo de tiempo (t) cuyos límites son t = 0 y t = T, que corresponden a los momentos en que el número de individuos es N_o y N_T, y los valores de captura son C = O y C = C_T respectivamente, tenemos:

$$\int_{C=0}^{C_T} dC = \int_{t=0}^{T} FN_o\ e^{-(F+M)t} dt$$

$$C_T = FN_o \int_{t=0}^{T} e^{-(F+M)t}\ dt\ ;$$

$$C_T = FN_o \left[\frac{e^{-(F+M)t}}{-(F+M)} \right]_0^T ;$$

$$C_T = FN_o \left[-\frac{e^{-(F+M)T}}{(F+M)} - \left(\frac{-1}{(F+M)} \right) \right] ;$$

llegamos a la muy conocida ecuación de captura:

$$\boxed{C_T = \frac{F}{F+M} N_o \left(1 - e^{-(F+M)T}\right)} \qquad (4.4)$$

que expresa el número de peces muertos por la pesca (C) durante un período de tiempo (T), en función al número de peces (N_o) existentes al inicio de dicho período y a la mortalidad (M y F) a la que han estado expuestos estos peces en dicho período de tiempo.

Siguiendo este mismo procedimiento a partir de la ecuación diferencial 4.1 se llegará a expresar el número de peces muertos por las causas naturales (D_M), en función a los mismos3arámetros:

$$(D_M)_T = \frac{M}{F+M} N_o \left(1 - e^{-(F+M)T}\right); \qquad (4.5)$$

Y si se hace lo mismo para el número total de muertos, con todas las causas de mortalidad incluidas (ecuación diferencial 4.3) llegaremos a la ecuación:

$$D_T = N_o (1 - e^{-(F+M)T}); \qquad (4.6)$$

que es exactamente igual a la ecuación 2.12.

A partir de estas ecuaciones podemos determinar que la tasa de mortalidad o proporción total de peces muertos (A_T) es:

$$A_T = \frac{D_T}{N_o};$$

$$A_T = \frac{N_o \left(1 - e^{-(F+M)T}\right)}{N_o};$$

$$\boxed{A_T = \left(1 - e^{-ZT}\right)}; \qquad (4.7)$$

que la tasa de explotación (u) es:

$$u_T = \frac{C_T}{N_o};$$

$$u_T = \frac{\frac{F}{F+M} N_o \left(1 - e^{-(F+M)T}\right)}{N_o};$$

$$\boxed{u_T = \frac{F}{Z} \left(1 - e^{-ZT}\right)}; \qquad (4.8)$$

y que la relación entre el número de peces muertos por la pesca y el número total de peces muertos, también conocida como fracción de muerte por explotación (E) es:

$$E = \frac{C_T}{D_T} ;$$

$$E = \frac{\frac{F}{F+M} N_o \left(1 - e^{-(F+M)T}\right)}{N_o \left(1 - e^{-(F+M)T}\right)} ;$$

$$\boxed{E = \frac{F}{Z}} ; \qquad (4.9)$$

A partir de estas ecuaciones podemos deducir que la pesca actúa sobre la población como un factor de mortalidad más, que se adiciona a las otras causas de mortalidad y hace que las clases anuales disminuyan más rápidamente disminuyendo también la población que resulta de sumar a los sobrevivientes de cada una de las clases anuales existentes. Mientras que la mortalidad natural M puede considerarse siempre como un factor constante que afecta por igual y en forma permanente a todos los peces, la mortalidad por pesca F no siempre puede ser considerada como una constante, ya que en gran parte está sujeta a los deseos o habilidades del hombre.

El hombre puede decidir pescar algo más en un año y algo menos en el otro; puede decidir pescar a las clases anuales desde que alcanzan el tamaño o la edad del reclutamiento o puede comenzar a pescarlas algo más tarde, cuando han alcanzado una edad o un tamaño promedio algo mayor. En fin, hay una serie de circunstancias bajo las cuales la mortalidad por pesca puede variar, pero en todo caso, gran parte de estas circunstancias pueden ser detectadas y tomadas en consideración al estudiar la dinámica de las poblaciones de peces.

Considerando la situación más simple, que se da cuando existen condiciones ideales de equilibrio, podemos seguir a una clase anual a través del tiempo introduciendo la ecuación de captura; y a modo de ejemplo podemos comenzar con la clase anual de una especie hipotética que tenga una mortalidad natural equivalente a M = 0,35 por ano; que se recluta a la edad t_r = 2 años; que comience a ser capturada a la edad de t_c = 4 años; que experimente una mortalidad por pesca equivalente a F = 0,4 por año; y que al momento de pasar a la fase posrecluta en el año 1968 esté compuesta por R = 49 658 individuos, que constituyen el reclutamiento de esta clase anual. Con estos datos, y mediante la aplicación de las ecuaciones 3.3, 4.4 y 4.5 se ha calculado el número inicial de individuos (N_o), el número de peces capturado (C), y el número total de peces muertos por otras causas (D_M) en cada año, cuyos valores aparecen en la tabla 4.1 y en la Fig. 4.1. Además se ha calculado para períodos crecientes de tiempo el número de peces muertos por la pesca, el número de peces muertos por otras causas y el número total de muertos, cuyos valores juntos con los de sobrevivencia en número aparecen en la Fig. 4.2.

En este caso, de la aplicación de las ecuaciones 4.9 y 4.8, vemos que año tras año la fracción de muerte por explotación (E = 0,5333) y la tasa de explotación (u = 0,28140) se mantienen constantes. Circunstancia que tiene una gran aplicación práctica ya que si para cada año (i) la captura (C_i) es directamente proporcional al número inicial de individuos (N_i), es decir, si:

$$C_i = u_i N_i; \qquad (4.10)$$

donde el grado de proporcionalidad está dado precisamente por u_i, veremos que es posible seguir a través del tiempo las fluctuaciones y determinar la velocidad de cambio de las clases anuales y de la población mediante el análisis de las capturas que de ellas se obtengan, bastando para esto que estemos en condiciones de asumir que M, F y Z son constantes aun cuan– do no sepamos qué valor tiene cada una.

Por ejemplo, si para un período de dos o más años bajo estas condiciones de equilibrio, obtenemos valores consecutivos de la captura, donde para cada año (i) de acuerdo con la ecuación 4.10, la captura es:

$C_i = u_i N_i$

$C_{i+1} = u_{i+1} N_{i+1}$

$C_{i+2} = u_{i+2} N_{i+2}$

•
•
•

$C_{i+n} = u_{i+n} N_{i+n}$

y si se cumple que:

$u_i = u_{i+1} = u_{i+2} = u_{i+n}$

podemos fácilmente determinar las fluctuaciones relativas de la población o de la clase anual bajo estudio, ya que en todo momento el número de peces vivos al inicio de cada año es direotamente proporcional a las capturas durante ese mismo año.

Además, si a continuación relacionamos la captura de un año (i) con la captura del año inmediato anterior (i-1); podemos calcular la tasa de sobrevivencia (S) para cada año (i) ya que, de acuerdo con la ecuación 2.4 y 2.5:

$$S_i = \frac{N_i}{N_{i-1}};$$

y por lo tanto:

$$S_i = \frac{C_i}{C_{i-1}};$$

Al haber hallado el valor de S_i podemos calcular el valor de Z, ya que como t = 1:

$S_i = e^{-Z}$;

y el valor de Z es:

$Z = -\ln (S_i)$;

también podemos calcular la proporción de peces muertos (A), ya que:

$A_i = 1-S_i = 1-e^{-Z}$

Para comprobar numéricamente estas aseveraciones podemos tomar cualquier par consecutivo de datos de captura de la tabla 4.1, y si por ejemplo tomamos:

$$\frac{C_5}{C_4} = \frac{1\ 548}{3\ 278} ;$$

encontramos que la tasa de sobrevivencia es:

S = 0,4722 ;

Z = 0,75 ;

el coeficiente instantáneo de mortalidad total es:

Z = 0,75 ;

y la proporción total de peces muertos es:

A = 0,5278

Además, si por cualquier método alternativo podemos obtener el dato de M o el dato de F, podremos reconstruir íntegramente la historia de la clase anual, ya que teniendo uno de estos coeficientes de mortalidad podemos fácilmente calcular el otro a partir de:

Z = F+M;

y teniendo M, F, Z y C_i podemos calcular el número de individuos (N_i) existentes en cada año, ya que de la ecuación de captura:

$$C_i = \frac{F}{Z} N_i \ (1 - e^{-Z}) ;$$

podemos despejar (N_i), de tal forma que:

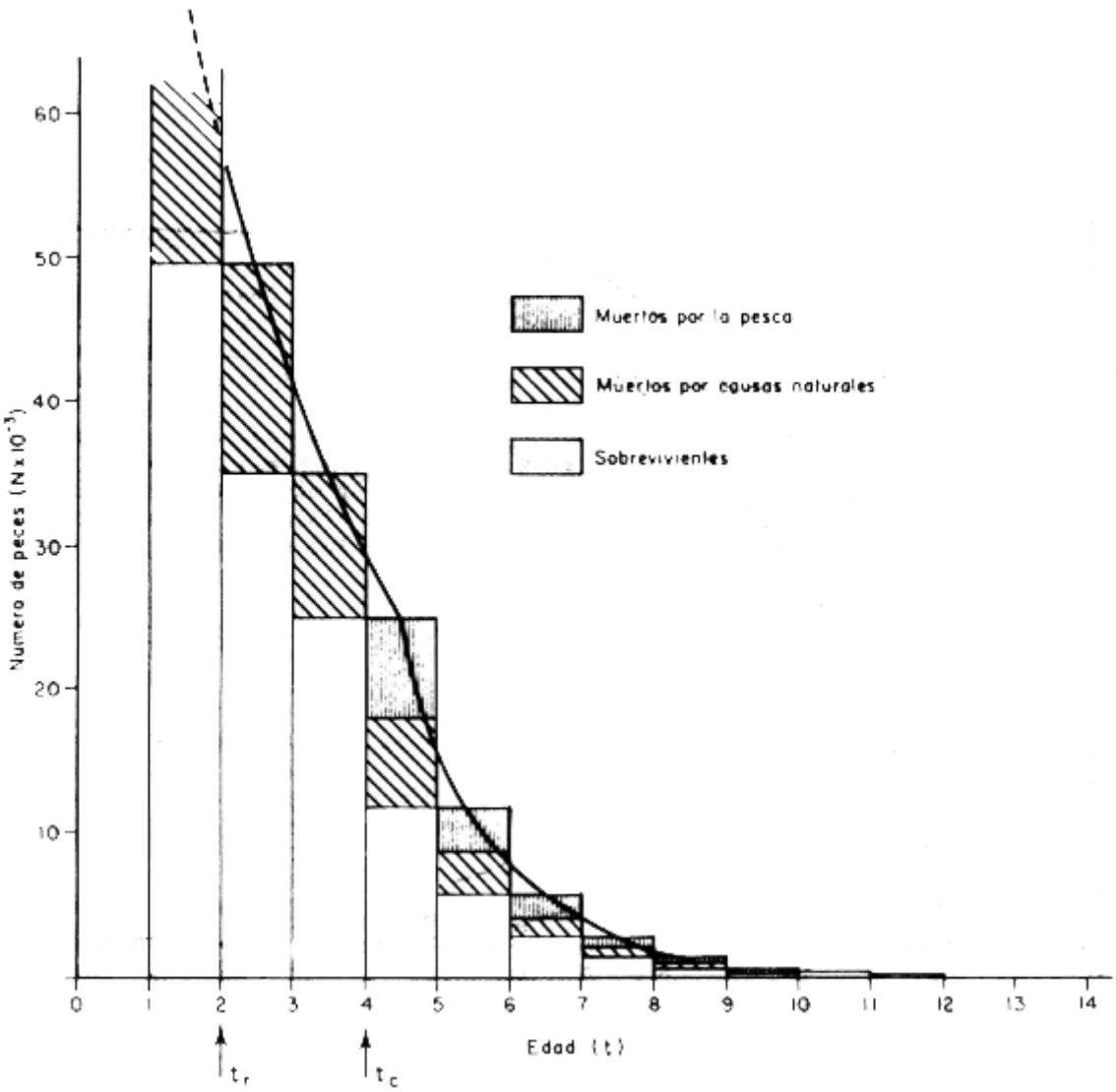


Figura 4.1 Número de sobrevivientes, número de muertos por causas naturales y número de muertos por la pesca por año en una clase anual

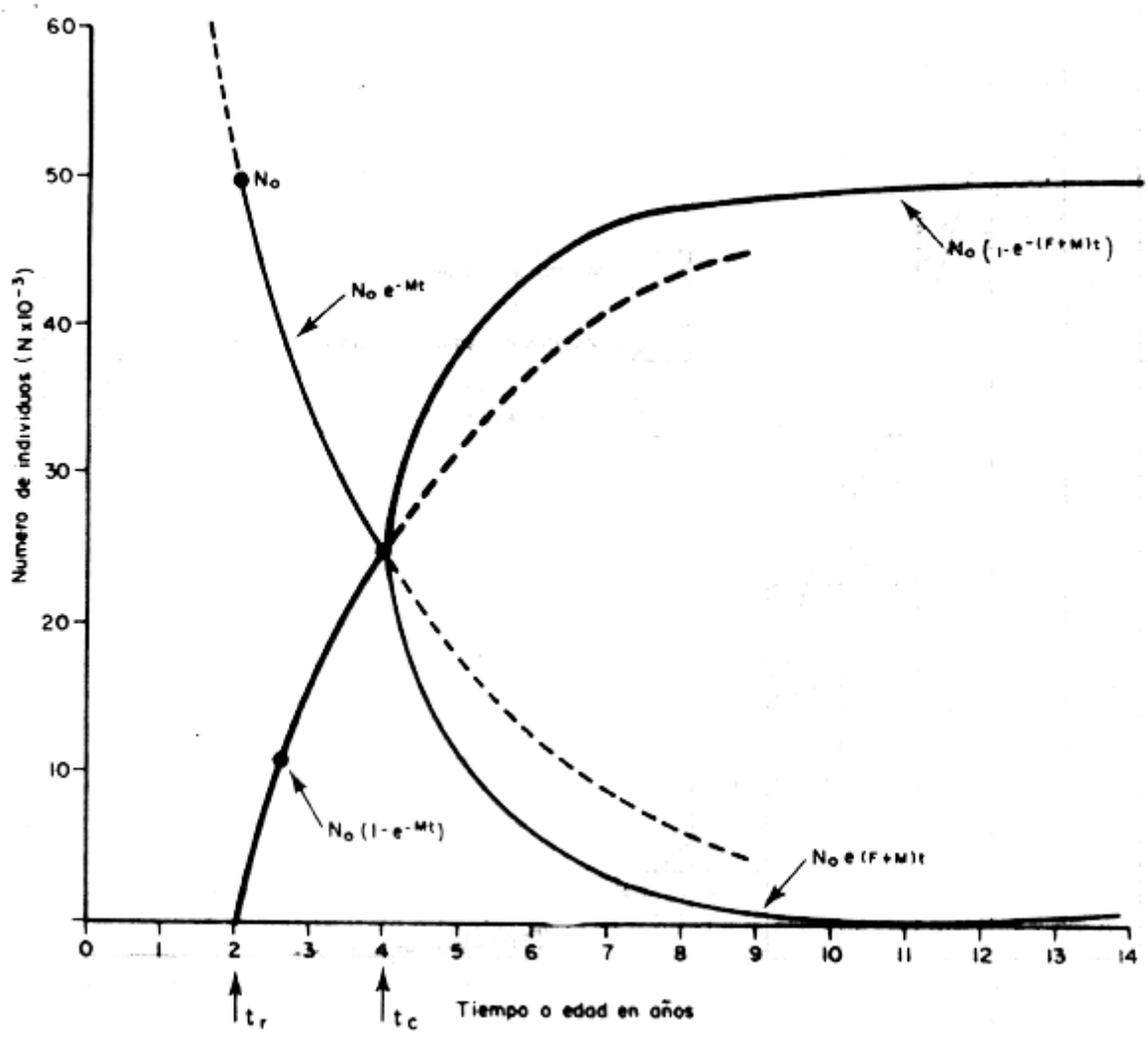


Figura 4.2 Sobrevivencia y mortalidad total de una clase anual a través del tiempo

$$N_i = \frac{C_i Z}{F(1-e^{-Z})} ;$$

y a partir de este valor, el número de individuos existentes en cualquier otro año será:

$N_{i+n} = N_i\, e^{-Zn}$;

o también:

$N_{i-n} = N_i e^{Zn}$;

En el caso que la mortalidad por pesca sea variable, lo que por cierto es más común en la vida real, es siempre posible hacer el mismo seguimiento y reconstrucción de cada clase anual y (sumando los resultados parciales obtenidos para cada clase anual) de toda la población. Pero, en este caso, además de la captura para cada año i, es necesario conocer la tasa instantánea de mortalidad natural M y además, para poder iniciar el seguimiento en uno u otro sentido es necesario tener un valor de F o de N para cualquiera de los años considerados.

De esta forma, si conocemos M que es constante, si conocemos la captura C obtenida en cada año, y además conocemos el valor de F para un año i en particular, podemos iniciar la

reconstrucción de la historia de la clase anual a partir de ese mismo año. El número de individuos existentes al inicio del año lo podemos hallar despejando este valor de la ecuación de captura, despejando así nuestra primera incógnita:

$$N_i = \frac{C_i(F_i+M)}{F_i(1-e^{-(F_i+M)})}; \qquad (4.11)$$

Como la captura para el año anterior (i-1), de acuerdo con la ecuación de captura, es:

$$C_{i-1} = \frac{F_{i-1}}{F_{i-1}+M} N_{i-1}(1-e^{-(F_{i-1}+M)}); \qquad (4.12)$$

donde hay dos incógnitas: F_{i-1} y N_{i-1}, recordamos que:

$N_i = N_{i-1}\, e^{-(F_{i-1}+M)})$;

de donde podemos despejar:

$N_{i-1} = N_i e^{(F_{i-1}+M)}$; (4.13)

que era una de nuestras incógnitas, la cual puede ser reemplazada por este nuevo valor en la ecuación 4.12 llegando así a la ecuación:

$$C_{i-1} = \frac{F_{i-1}}{F_{i-1}+M} N_i\, e^{(F_{i-1}+M)} (1-e^{-(F_{i-1}+M)})$$

$$C_{i-1} = \frac{F_{i-1}}{F_{i-1}+M} N_i\, (e^{(F_{i-1}+M)}-1); \qquad (4.14)$$

donde la única incógnita es F_{i-1}.

Como F_{i-1} no puede ser despejada de la ecuación 4.14, para calcular su valor se establece primero la relación (V_i) entre la captura C_{i-1} (ecuación 4.14) y el número de individuos N_i (ecuación 4.11), de forma que:

$$V_i = \frac{C_{i-1}}{N_i}$$

$$V_i = \frac{F_{i-1}}{F_{i-1}+M} (e^{(F_{i-1}+M)}-1); \qquad (4.15)$$

y luego, por aproximación numérica (cosa muy fácil con el uso de las modernas calculadoras programables) o mediante el uso de tablas, se procede a establecer el valor de F_{i-1} que corresponde al valor calculado de V_i.

Con este nuevo valor de mortalidad F_{i-1} se tienen nuevamente los valores iniciales (C, F, y M) para el año inmediato anterior (i-1), el cual se toma como dato inicial (i) y se repite el ciclo de las ecuaciones 4.11, 4.13, 4.14 y 4.15 para cada año, hasta completar y reconstruir la historia de toda

la clase anual, y al repetir este mismo seguimiento para varias clases anuales podremos también reconstruir la historia de toda la población.

4.2 Captura en Peso o Rendimiento

Ya en la sección anterior hemos visto que el número de individuos que son capturados o que mueren por la pesca se incrementa a cada instante de acuerdo con la función diferencial:

$$\frac{dC}{dt} = FN \;;$$

de donde se deriva la ecuación 4.4 que expresa que en cada unidad de tiempo la captura en número es directamente proporcional al número de individuos existentes, siendo este grado de proporcionalidad mayor o menor de acuerdo con el valor que tenga la tasa de explotación (u, ecuación 4.5) y en especial de acuerdo al valor que tenga la mortalidad por pesca representada por F.

En el caso de la ecuación de captura vemos que la edad o el tamaño promedio de los individuos existentes no tiene aparentemente ninguna importancia, ya que si se trata de individuos grandes o de individuos pequeños el resultado en número de piezas muertas o capturadas por cada unidad de mortalidad será siempre el mismo.

En cambio el rendimiento o captura en peso, sí está fuertemente influenciado por la edad o el tamaño promedio de los ejemplares capturados ya que el rendimiento (Y) es en todo momento igual al número de peces capturados (C) y al peso promedio (ω) que tienen dichos individuos. De forma que a cada instante i:

$Y_i = C_i \omega_i$

y en cada intervalo de tiempo el rendimiento se incrementa de acuerdo con el incremento del número de peces capturados y de acuerdo con el peso promedio que tengan los peces en ese preciso instante, de forma que:

$$\frac{dY_i}{di} = \frac{dC_i}{di}\,\omega_i \;;$$

y como $dC_i/di = FN_i$ tenemos que a cada instante el rendimiento se incrementa de acuerdo con la función diferencial:

$$dY_i = FN_i w_i di; \qquad (4.16)$$

pero como estamos interesados en lo que sucede en períodos de tiempo más largos, que permitan determinar el rendimiento de una clase anual a través de toda su existencia o el rendimiento de toda la población en un año en particular, debemos sumar todos los intervalos infinitesimales de tiempo de la ecuación 4.16 integrándolos entre los límites t_c que es la edad a la cual las clases anuales recién comienzan a rendir en las capturas, y una edad t siguiente, de forma que el rendimiento a la edad t ($t > t_c$) es:

$$Y_t = F \int_{i=t_o}^{t} N_i w_i di \;; \qquad (4.17)$$

y, si recordamos las ecuaciones 3.3a y 2.21 podemos desarrollar esta expresión siguiendo la historia de una clase anual explotada, reemplazando N_i por su expresión:

$N_i = Re^{-M(t_c - t_r)} e^{-Z(I-t_c)}$

$$N_i = Re^{-M(t_c - t_r)} e^{-Z(i-t_c)}$$

y w_i por su expresión:

$$\omega_i = W_\infty \sum_{n=0}^{3} \Omega_n e^{-nK(i-t_o+t_c-t_c)} ;$$

donde previamente hemos sumado y hemos restado un mismo valor de t_c al valor de i. La ecuación4.17 es:

$$Y_t = F \int_{i=t_c}^{t} R \cdot e^{-M(t_c-t_r)} e^{-Z(i-t_c)} W_\infty \sum_{n=0}^{3} \Omega_n e^{-nK(i-t_o+t_c-t_c)} di ;$$

sacando parte de las expresiones que sean constantes fuera de la integral:

$$Y_t = FRW_\infty e^{-M(t_c-t_r)} \int_{i=t_c}^{t} e^{-Z(i-t_c)} \sum_{n=0}^{3} \Omega_n e^{-nK(i-t_o+t_c-t_c)} di ;$$

efectuamos parte de las operaciones indicadas y sacamos el signo sumatorio fuera de la integral y así tenemos:

$$Y_t = FRW_\infty e^{-M(t_c-t_r)} \sum_{n=0}^{3} \Omega_n \int_{t_c}^{t} e^{-Zi+Zt_c-nKi+nKt_c+nKt_o-nKt_c} di;$$

ordenando:

$$Y_t = FRW_\infty e^{-M(t_o-t_r)} \sum_{n=0}^{3} \Omega_n \int_{t_o}^{t} e^{-(Z+nK)i} \cdot e^{(Z+nK)t_o} \cdot e^{-nK(t_o-t_o)} di \;;$$

$$Y_t = FRW_\infty e^{-M(t_o-t_r)} \sum_{n=0}^{3} \Omega_n e^{-nK(t_o-t_o)+(Z+nK)t_o} \int_{i=t_o}^{i=t} e^{-(Z+nK)i} di \;;$$

que ahora sí puede ser integrado fácilmente:

$$Y_t = FRW_\infty e^{-M(t_o-t_r)} \sum_{n=0}^{3} \Omega_n e^{-nK(t_o-t_o)+(Z+nK)t_o} \left[\frac{e^{-(Z+nK)i}}{-(Z+nK)} \right]_{t_o}^{t} \;;$$

$$Y_t = FRW_\infty e^{-M(t_o-t_r)} \sum_{n=0}^{3} \Omega_n e^{-nK(t_o-t_o)+(Z+nK)t_o} \left[\frac{e^{-(Z+nK)t} - e^{-(Z+nK)t_o}}{-(Z+nK)} \right] \;;$$

$$Y_t = FRW_\infty e^{-M(t_o-t_r)} \sum_{n=0}^{3} \Omega_n e^{-nK(t_o-t_o)} \left[\frac{e^{-(Z+nK)t+(Z+nK)t_o} - 1}{-(Z+nK)} \right] \;;$$

y así finalmente tenemos la ecuación:

$$Y_t = FRW_\infty e^{-M(t_o-t_r)} \sum_{n=0}^{3} \Omega_n \frac{e^{-nK(t_o-t_o)}}{Z+nK} \left[1 - e^{-(Z+nK)\,(t-t_o)} \right] \;; \qquad (4.18)$$

que nos permite conocer la captura en peso o el rendimiento (Y) de cualquier clase anual desde el momento en que apareció en la pesquería y comenzó a ser capturada (t_c) hasta cualquier otra edad t posterior.

Si queremos determinar el rendimiento de una clase anual ya extinguida o si queremos proyectar el rendimiento total de una clase anual basta reemplazar t por t_λ en la ecuación 4.18:

$$Y = FRW_\infty e^{-M(t_o-t_r)} \sum_{n=0}^{3} \frac{\Omega_n e^{-nK(t_o-t_o)}}{F+M+nK} \left[1 - e^{-(F+M+nK)\,(t_\lambda-t_o)} \right] \;; \qquad (4.19)$$

y así tenemos el rendimiento de una clase anual a lo largo de toda su vida, desde que se recluta o ingresa a formar parte de la población explotable hasta que se extingue.

Si las condiciones mencionadas para la ecuación 3.7 se cumplen, es decir si el reclutamiento es constante y si la población se encuentra en equilibrio, la ecuación 4.19 puede representar también el rendimiento anual de toda la población.

La ecuación 4.19 puede todavía simplificarse si es que la edad máxima t_λ es muy grande o si es que de acuerdo con la definición de t_λ hacemos que la tasa de sobrevivencia e^{-Zt_λ} se aproxime a cero. En cualquiera de estos casos el último término de la ecuación 4.19 se hace infinitamente pequeño, pudiéndose descartar de forma que:

$$Y = FRW_\infty e^{-M(t_c-t_r)} \sum_{n=0}^{3} \frac{\Omega_n e^{-nK(t_c-t_o)}}{F+M+nK} \quad ; \qquad (4.20)$$

Como vemos, en esta ecuación hay dos tipos de parámetros:

1) aquellos que describen alguna característica inherente a la especie, que están controlados por factores genéticos o del medio ambiente, y sobre los cuales el hombre no tiene ningún dominio, y

2) aquellos que pueden ser controlados por el hombre.

La mortalidad natural (M), el crecimiento (K), la edad a la cual se produce el reclutamiento(t_r), la edad a la cual el pez comienza teóricamente a crecer (t_o), el peso máximo que puede alcanzar (W_∞) y la longevidad (t_λ) son todos ellos parámetros poblacionales del primer tipo, y a menos que ocurran cambios notables en el ecosistema, suelen mantenerse estables, incluyéndoseles casi siempre como constantes en todos los modelos de dinámica de poblaciones.

En cambio la mortalidad por pesca (F) y la edad a la primera captura (t_c) sí son parámetros poblacionales que el hombre puede controlar. Pudiendo aumentarlos o disminuirlos dentro de ciertos límites cuando aumenta o disminuye su capacidad de captura u orienta sus faenas de pesca hacia la captura de ejemplares de mayor o de menor tamaño.

El reclutamiento (R), que es uno de los factores más importantes en la dinámica de la población, y el cual analizaremos más en detalle en el capítulo 6, puede considerarse muchas veces como constante. Pero no siempre es ese el caso, razón por la cual resulta más realista y se facilitan las comparaciones cuando la ecuación de rendimiento se expresa en términos del rendimiento por recluta (Y/R); y así, de la ecuación 4.19 tenemos:

$$Y/R = FW_\infty e^{-M(t_c-t_r)} \sum_{n=0}^{3} \frac{\Omega_n e^{-nK(t_c-t_o)}}{F+M+nK} \left[1 - e^{-(F+M+nK)\,(t_\lambda-t_c)} \right] ; \qquad (4.21)$$

Donde todos los parámetros son constantes, a excepción de la mortalidad por pesca F y la edad a la primera captura t_c, que pueden ser controlados por el hombre y permiten ir aumentando ir disminuyendo el rendimiento por recluta.

Por ejemplo, si en la ecuación 4.21 dejamos a la mortalidad por pesca como única variable, hacemos t_c = 3,0 años y mantenemos a todos los otros valores constantes, donde W_∞ = 82,6 kg; M = 0,2; t_r = 3 años; K = 0,18, vemos (fig. 4.3) que el rendimiento por recluta(Y/R) aumenta con rapidez con los primeros incrementos de la mortalidad por pesca (F), llega a un máximo que en este caso es Y/R = 11,377 cuando F = 0,337, y luego comienza a disminuir lentamente, acercándose a medida que F tiende a infinito a un valor límite de Y/R que resulta ser igual al peso promedio que tiene cada recluta cuando alcanza la edad a la primera captura, es decir Y/R = ω_{tc} cuando F→∞. En este caso, como t_c = 3 años, ω_{tc} = 7,176 kg; ya que:

$w_{tc} = W_\infty (1 - e^{-K(t_{c-tc})})^3$;

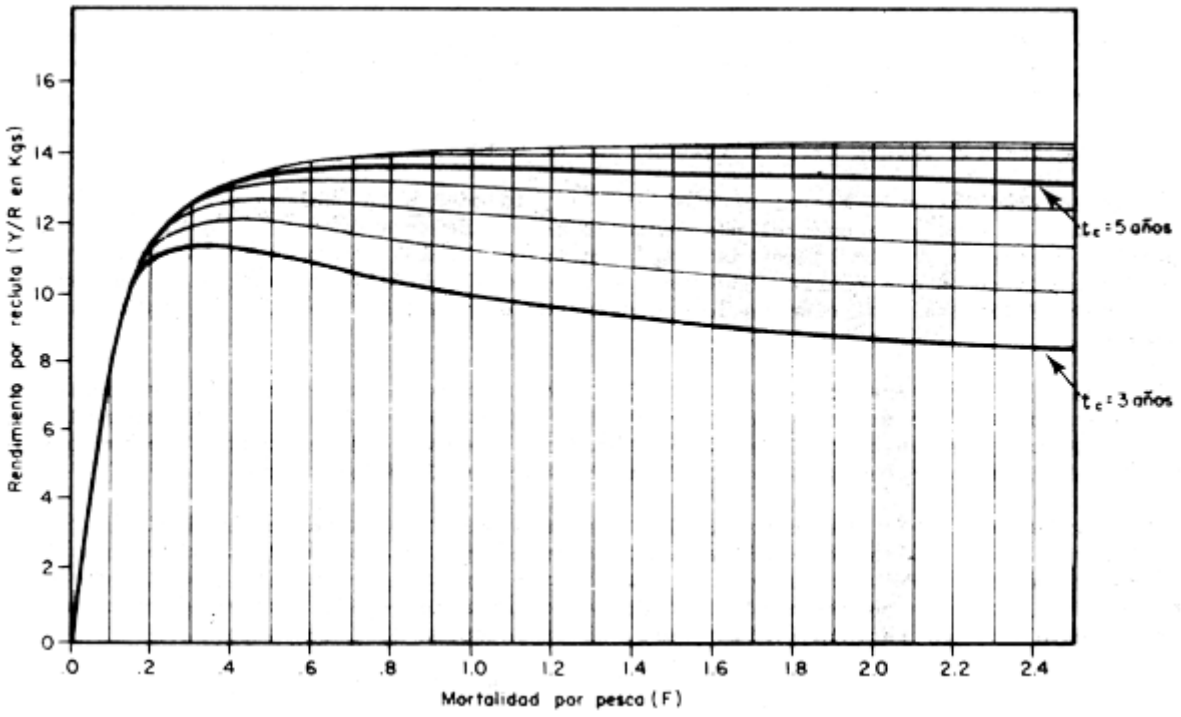


Figura 4.3 Curvas de rendimiento por recluta (Y/R) en función a la mortalidad por pesca (F) considerando distintos valores de edad a la primera captura (t_c) y condiciones ideales de equilibrio

Si cambiamos la edad a la primera captura la relación entre Y/R y F cambia también; por ejemplo si hacemos t_c = 5 años encontramos que cambia en algo la forma de la curva, cambia el nivel de rendimiento máximo posible, que en este caso es Y/R = 13,50 kg y para el cual se requiere un esfuerzo o mortalidad por pesca bastante mayor, equivalente a F = 0,82, para alcanzar este máximo.

Este rápido aumento en el rendimiento por recluta (Y/R) que se aprecia en la fig. 4.3 con los primeros incrementos en la mortalidad por pesca (F) se debe a que con cada incremento de F hay una menor parte de la biomasa total que es tomada por la mortalidad natural (M, que es constante) ya que los peces comienzan a ser tomados por la pesca antes que las causas naturales los maten. La reducción que se aprecia a valores mayores de F (con t_c = 3,0) se debe a que si bien la pesca logra obtener más peces que la mortalidad natural, la misma pesca se encarga de capturar a estos peces rápidamente, no dejándoles crecer lo suficiente. Nótese que si se aplican altas mortalidades por pesca con una edad t_c mayor (es decir cuando los peces ya han crecido más) esta disminución no se produce, o en todo caso no es tan marcada.

Si por el contrario, en la ecuación 4.21 hacemos que t_c sea la variable y le damos un valor determinado a la mortalidad por pesca, digamos F = 0,3, podemos construir una curva de rendimiento por recluta en función a t_c como la de la fig. 4.4, donde apreciamos que si se comienza a capturar a los peces desde muy pequeños, cuando recién se han reclutado, el rendimiento por individuo es relativamente bajo. Esto debido al bajo peso promedio que tienen los peces a esta edad. Pero a medida que se va aumentando la edad a la primera captura el rendimiento por individuo también va aumentando. Esto significa que se está aprovechando mejor la capacidad natural de incremento en peso de cada individuo, pero si se sigue aumentando la edad t_c, llegará un momento en que el rendimiento por recluta comenzará a disminuir, luego de haber alcanzado su valor máximo (Y/R = 12,55, cuando t_c = 5,0). En esta parte el Y/R disminuye debido a que a esas edades ya el crecimiento no sólo no es tan rápido, sino que, además, es

superado por la mortalidad natural, que en este caso es la que se lleva una mayor parte de la población. A medida que t_c se aproxima a t_λ vemos que el rendimiento por recluta disminuye hasta llegar a cero. Esto es lógico, ya que para permitir que los peces lleguen a viejos sin haber sido capturados ha habido que hacer que el tiempo durante el cual los peces han estado expuestos a la mortalidad por pesca (t_λ -t_c en la ecuación 4.21) haya sido cada vez menos, aproximándose a cero a medida que t_c - t_λ, creándose así una situación semejante a que si F se fuera reduciendo hasta llegar a cero.

Una idea más precisa de las múltiples alternativas que presenta la posibilidad de combinarla edad a la primera captura (t_c) y la mortalidad por pesca (F) se da con la fig. 4.5. En forma tridimensional se presenta una combinación de las dos figuras anteriores: en los ejes horizontales tenemos a la mortalidad por pesca (F, que varia entre 0 y 2,5) y a la edad a la primera captura (t_c, que varia entre t_r = 3 años y t_λ = 25 años); y en el eje vertical tenemos el rendimiento por recluta (Y/R) correspondiente a cada combinación posible de F y t_c.

Apreciaremos que los rendimientos por recluta máximos se obtienen a edades t_c próximas a la edad crítica (ecuación 2.28). Es decir, a la edad a la que la clase anual alcanza su biomasa máxima cuando sólo está expuesta a la mortalidad natural. Si a esta edad ($t_c = t^* = 7{,}02$ años en este caso) capturamos a todos los peces existentes, se obtiene el rendimiento por recluta máximo posible (Y/R = 14,37 kg), pero para esto es necesario que F se haga infinitamente grande. Cosa muy difícil y muy costosa de hacer en la práctica, y que en la figura generará un punto en el espacio por fuera del gráfico (Y/R = 14,37, t_c = 7,02, F = ∞).

Para cada edad t_c hay siempre un valor de F que permite obtener un máximo de rendimiento, sin cambiar la edad de la primera captura (lo cual en la práctica significa no cambiar el tamaño de malla o la selectividad de las artes de pesca existentes). Así, por ejemplo, a la edad t_c = 3 años el rendimiento por recluta es máximo (Y/R = 11,375) con una F = 0,33; y a la edad t_c = 3,5 el rendimiento es máximo (Y/R = 12,034) con una F = 0,4 años; y a la edad t_c = 4,0 años este máximo (Y/R = 12,640 kg) se obtiene con un F = 0,49 y así sucesivamente. Con estos valores de Y/R máximos para cada edad t_c (lo que significa ir variando F dentro de cada t_c hasta encontrar el Y/R indicado) se puede construir una curva (curva AA' en la fig. 4.6) que permite encontrar el esfuerzo de pesca más adecuado para cada tamaño a la primera captura.

La fig. 4.6 no es sino la proyección en un solo plano de la vista superior de la fig. 4.5, lo que permite trazar un contorno que une valores iguales de rendimiento por recluta (en este caso Y/R = 2,0; 4,0; 6,0; 8,0; 10,0; 12,0 y 14,0 kg) dando por resultado un diagrama de isopletas de rendimiento. En esta figura se ha trazado también la línea BB', que se llama línea o curva de “pesca eumétrica” (del griego eu = bien y metros = medida) que corresponde a los valores máximos de rendimiento por recluta (Y/R) que se pueden obtener con cada valor de esfuerzo de pesca (F), cambiando en este caso la edad a la primera captura (lo que en práctica equivale a ir cambiando la selectividad de las artes de pesca) hasta encontrar el máximo posible para el valor de F dado.

Así, por ejemplo, para una pesca equivalente a una F = 0,3, se obtiene un valor máximo de Y/R = 12,552 fijando la edad a la primera captura en t_c = 5,0 años. Si la actividad pesquera es equivalente a una F = 0,5, el máximo de Y/R = 13,491 kg se obtiene cuando t_c = 5,5 años; para una F = 0,9 el máximo Y/R = 14,033 kg se obtiene con una t_c = 6,1 años y así sucesivamente.

Nótese que en ningún caso los valores máximos de rendimiento por recluta que se obtienen caen dentro de un rango de tamaño superior al de la edad o tamaño crítico, ya que a partir de este momento la mortalidad natural produce más pérdidas que las ganancias que produce el crecimiento.

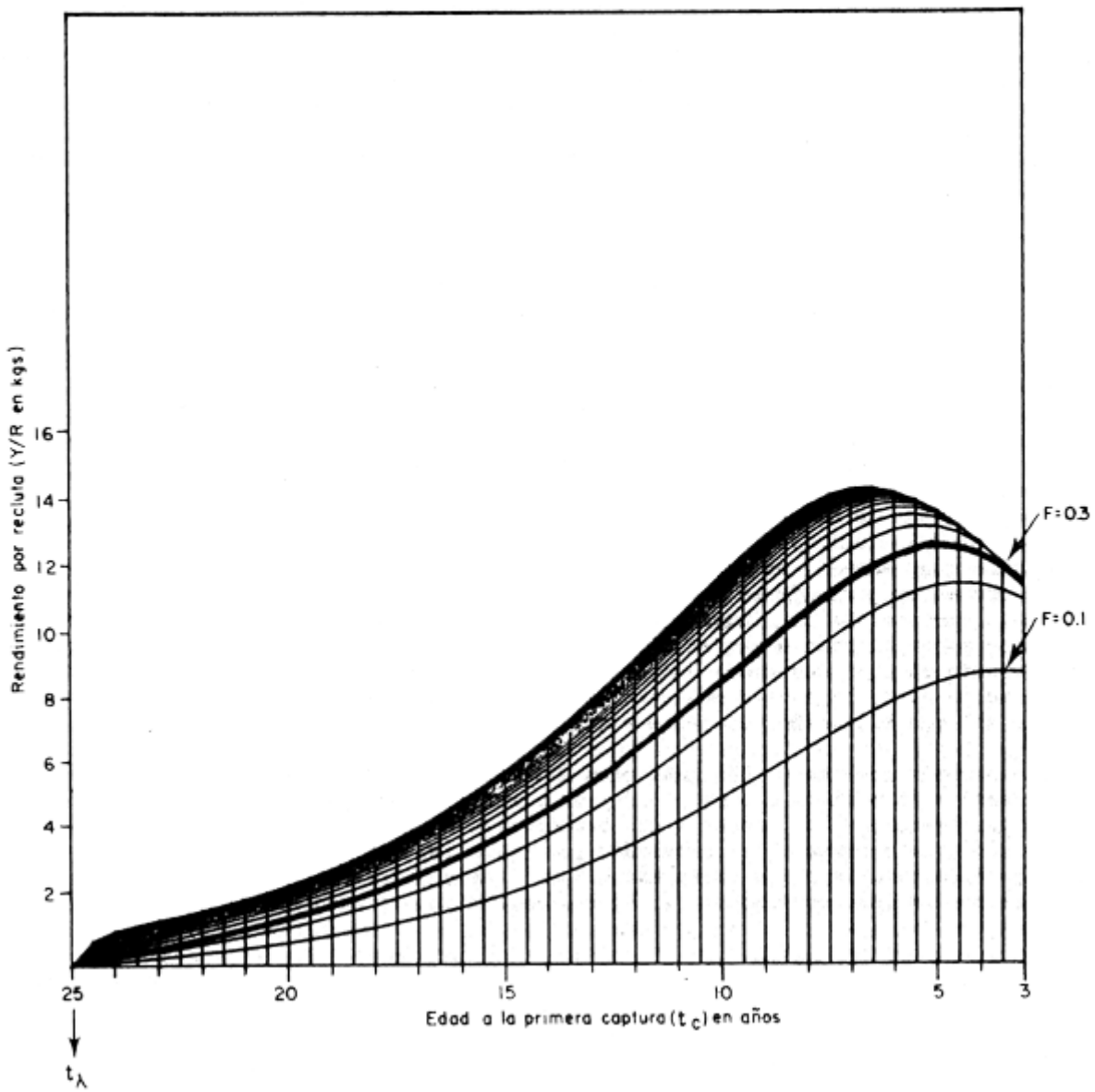


Figura 4.4 Curvas de rendimiento por recluta (Y/R) en función a la edad a la primera captura (t_c) considerando distintos valores de mortalidad por pesca (F) y condiciones ideales de equilibrio

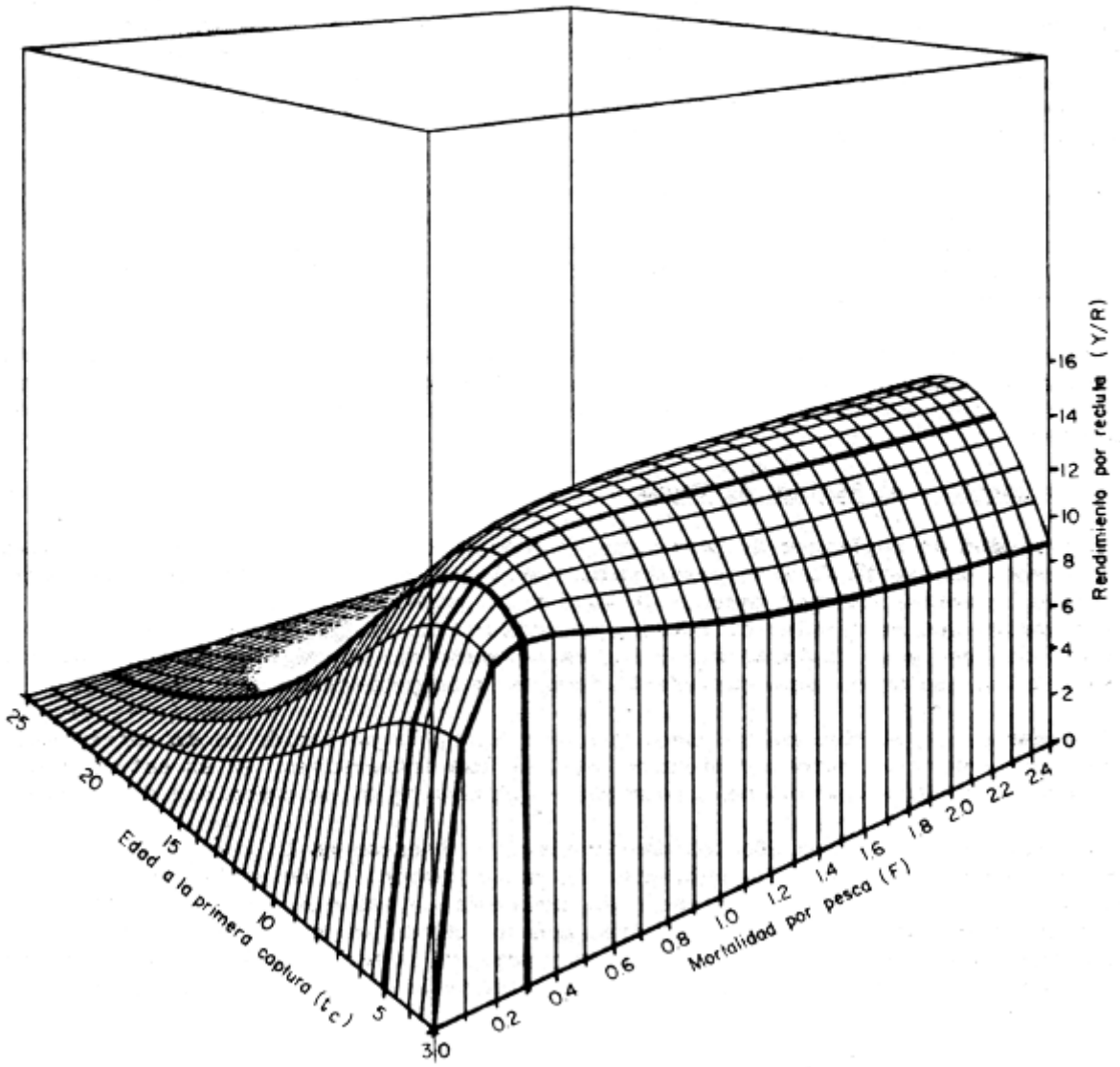


Figura 4.5 Curvas de rendimiento por recluta (Y/R) en función a la edad a la primera captura (t_c) y a la mortalidad por pesca (F) considerando condiciones ideales de equilibrio

4.3 La Población y el Régimen de Pesca

La variedad de regímenes de pesca que se pueden adoptar al explotar a una población de peces aparecen en cierta forma representados por las diversas combinaciones que se pueden hacer entre la mortalidad por pesca y la edad a la primera captura. En las fig. 4.5 y 4.6 se aprecian los resultados de estas combinaciones en lo que se refiere a la cantidad o peso total de los peces capturados. Pero, es evidente que el régimen de pesca afecta no solamente a las capturas, sino que afecta también a la población.

De acuerdo con el régimen de pesca que se adopte, la población puede sufrir cambios mayores o menores en el número y biomasa total de sus integrantes, en su estructura por edad o por tamaños, en su velocidad de crecimiento e inclusive en su capacidad de reproducción.

Por ejemplo, uno de los efectos más fáciles de observar es la reducción del tamaño o edad promedio de los peces en la población (y en la captura). Es ampliamente conocido que las poblaciones vírgenes que nunca han sido explotadas o las que están expuestas a un nivel de explotación muy bajo, están constituidas por una mayor proporción de peces viejos. Pero a

medida que aumenta el nivel de explotación y aumenta la mortalidad por pesca, la proporción de peces viejos disminuye rápidamente, disminuyendo también el tamaño promedio de los individuos en toda la población.

Las tallas de peces que más rápidamente desaparecen de una población expuesta a altos niveles de explotación son las correspondientes a los individuos más viejos. Esto debido a que están más tiempo expuestos a mortalidades más altas. En términos relativos los individuos jóvenes tienden en cambio a aumentar, aun cuando en términos absolutos éstos también disminuyen, pero menos.

En la tabla 4.2 se ilustra numéricamente lo que puede suceder con la parte explotable de una población en equilibrio según el régimen de pesca al que se le someta. En el primer caso la población no ha sido explotada, y como toda población en equilibrio presenta un predominio de individuos jóvenes. Donde por ejemplo los peces entre 2 y 4 años representan el 45,81% del total (que es 327 107 individuos), los peces entre 8 y 10 años hacen el 7,57% y los peces más viejos, que tienen entre 14 y 16 años, hacen sólo el 1,25% del total.

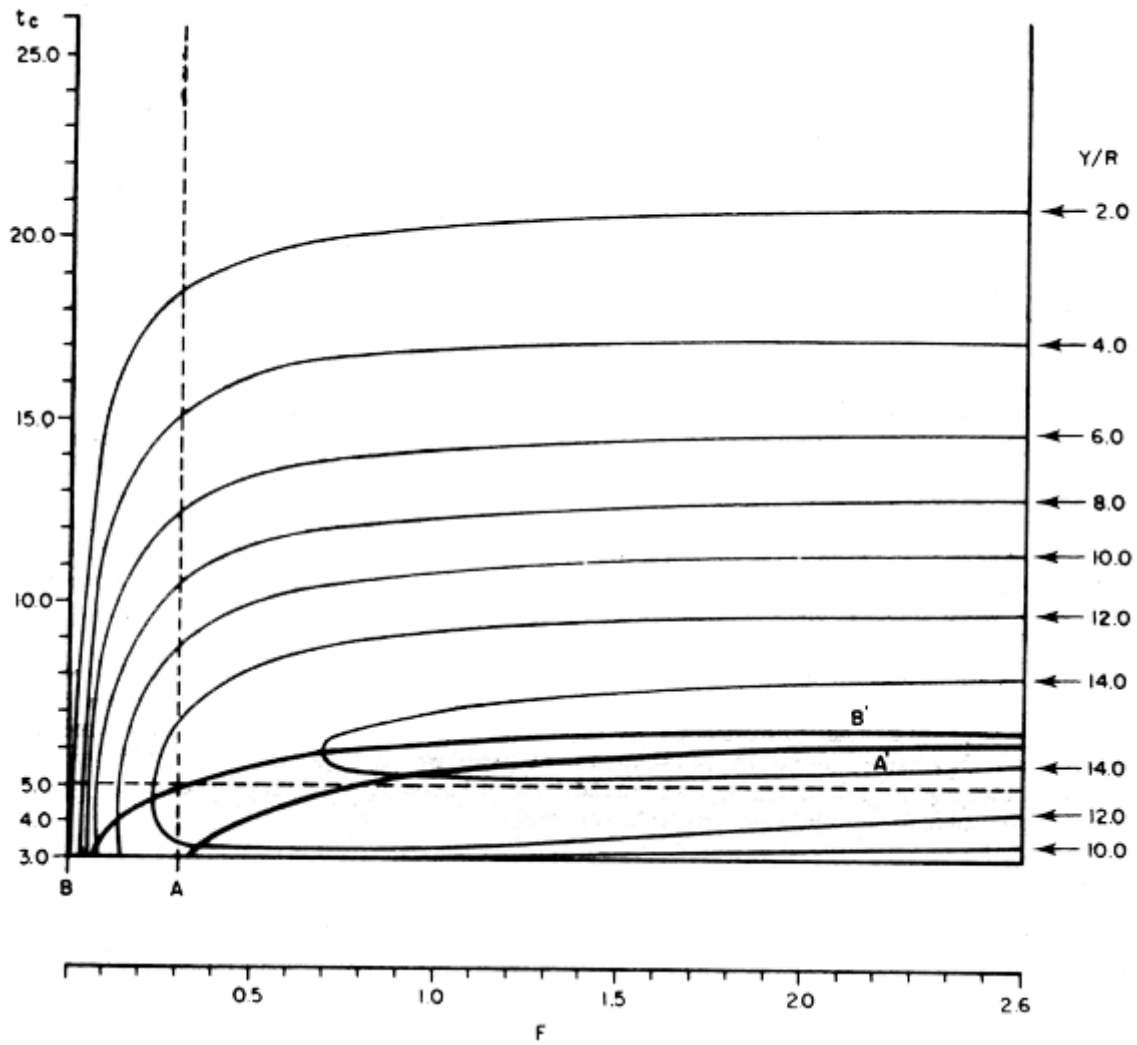


Figura 4.6 Isopletas de rendimiento

En el segundo caso, con una tasa de explotación más o menos baja ($u = C_t/N_t = 0,121$) vemos que hay una disminución de individuos en todos los grupos de tamaño, pero esta disminución es más marcada en los individuos más viejos. E1 último rango de tamaños (de 15 a 16 años) se reduce hasta 0,132 veces su tamaño previo en la población no explotada mientras que el primer rango (2

a 3 años) sólo se reduce en 0,928 veces. Esta disminución diferencial hace aumentar considerablemente la proporción de individuos jóvenes en la población (59,45% de ejemplares entre 2 y 4 años contra 4,00% de ejemplares entre 8 y 10 años y sólo 0,27% de los ejemplares entre 14 y 16 años de edad) aun cuando el total de individuos ha disminuido a 219,954 ejemplares.

En el tercer caso este cambio es más marcado, y en el último caso, donde la tasa de explotación es más o menos alta, vemos que los peces más viejos (entre 14–16 años) prácticamente desaparecen, los otros, que tienen edades entre 8 y 10 años no llegan ni al 1,0%, y los más jóvenes son los que definitivamente dominan. Los peces que tienen entre 2 y 4 años llegan a representar hasta el 77,69% de la población en este caso, mientras que en la población no explotada sólo llegaban al 45,81%.

Además de los cambios en la composición por tamaños, en la tabla 4.2 es posible apreciar que en cada caso hay una reducción del número total de individuos con una disminución de su edad o tamaño promedio. Esto trae como consecuencia que la biomasa total de la población también disminuya, y en este caso disminuye por doble motivo, primero por la reducción del número total de individuos y segundo por la reducción del peso promedio de estos individuos.

Sin embargo, si para las poblaciones de este ejemplo asumimos los mismos parámetros de crecimiento dados en la tabla 2.2 y utilizados en la fig. 2.3, y si observamos las edades promedio resultantes en cada caso de la tabla 4.2 (donde $\bar{t}$ = 5,1 años en el caso de la población no explotada; $\bar{t}$ = 4,2 años en la población levemente explotada; $\bar{t}$ = 3,7 en la población medianamente explotada y $\bar{t}$ = 3,4 años en el caso de la población altamente explotada) encontraremos que a medida que aumenta la tasa de explotación la edad promedio de la población ($\bar{t}$) se va acercando a la edad a la primera captura (t_c), pasando en este caso por la edad a la cual el individuo desarrolla su máxima velocidad de crecimiento, que es cuando w_t=0.296 W_∞ y que en este caso corresponde a una edad t = 3,43 años.

Con una edad promedio de t = 3,4 años, los peces que sobrevivan hasta la edad siguiente(es decir, hasta t = 4,4 años) tienen la posibilidad de incrementar su peso de 126 g a 181 g lo que equivale a un incremento en peso del 43%. Los que tienen una edad promedio algo mayor, t = 3,7 años, sólo incrementarán su peso en un 37% (de 143 a 196 g) en el lapso de un año, y los de la población no explotada que tienen una edad promedio t = 5,15 pueden incrementar su peso si sobreviven en sólo un 19%.

Según esto la pesca tiene el efecto de acelerar la velocidad de crecimiento en peso de la población. Al reducir la edad promedio de los individuos de la población se hace que ésta crezca más rápidamente, lo que no significa que el tamaño de la población aumente, si no que por el contrario el tamaño o biomasa total disminuye a consecuencia de la mayor mortalidad introducida.

5. LA PESCA Y SUS EFECTOS EN LA PESQUERÍA

5.1 Esfuerzo de Pesca y Mortalidad por Pesca

La pesca es una actividad que tiene tres aspectos fundamentales: el primero está relacionado con la muerte que produce en una parte de la población, muerte que es causada por la acción del hombre y que está incluida dentro de lo que hemos identificado como mortalidad por pesca (F); el segundo está relacionado con el beneficio que produce para el hombre al permitirle reservar para sí una parte de la población, beneficio que se traduce en la obtención de cierto monto de captura (C); y el tercero está relacionado con el gasto de tiempo, de medios y de energía que significa para el hombre poder aplicar cierta mortalidad por pesca a la población y poder así obtener cierta cantidad de captura.

Este gasto de tiempo, de medios y de energía significan desplegar un esfuerzo, que por estar orientado exclusivamente a obtener un fin, que es pescar, se le denomina esfuerzo de pesca (f). El esfuerzo de pesca suele ser identificado con el empleo de cierto tipo y cierta cantidad de medios (redes, barcos, cordeles, anzuelos, trampas, etc.) aplicados en cierto espacio o lugar, con cierta intensidad y durante un período de tiempo determinado. Pero, cualquiera que sea la forma de medir o expresar el esfuerzo de pesca (que por ejemplo puede expresarse en términos de días de operación de un barco pesquero de ciertas características, o del número de tiradas del anzuelo de un pescador, o del número de arrastres de una hora de duración realizados con una red que filtra 8 000 m^3 de agua por minuto, etc.) es importante señalar que cada unidad de esfuerzo de pesca (f) debe tener la propiedad de tomar una fracción constante de la población existente en cada instante, de tal forma que la tasa instantánea de mortalidad por pesca (F) debe ser directamente proporcional al esfuerzo de pesca (f) aplicado para poder ser empleado en el estudio de la dinámica poblacional.

Esto permite expresar la ecuación 2.8 mediante la expresión diferencial:

$$\left(\frac{dN_t}{dt}\right)_F = -q\ f\ N_t\ ; \qquad (5.1)$$

donde q es una constante, conocida como “coeficiente de capturabilidad”, que representa a la fracción de la población que cada unidad de esfuerzo mata o captura en cada instante, de tal forma que:

$$F = q\ f\ ; \qquad (5.2)$$

Al igual que la ecuación 2.8, la solución de la ecuación diferencial anterior es:

$$\frac{N_t}{N_o} = e^{-qft}\ ; \qquad (5.3)$$

que puede en muchos casos ser utilizada en lugar de la ecuación 2.9 y hace que otras ecuaciones de amplio uso como la expresión 2.11 pueda escribirse:

$$N_t = N_o e^{-(qf+M)t}; \qquad (5.4)$$

En la sección 4.1 tuvimos la oportunidad de discutir algo sobre la relación entre la mortalidad por pesca (F) y las otras causas de mortalidad (M), habiendo llegado a establecer que existe entre ambas una definida situación de competencia. En forma similar, podemos apreciar que existe también competencia entre una unidad de pesca y otra.

Por ejemplo, si varias unidades de pesca (digamos flotas de distinta procedencia) despliegan un esfuerzo de pesca tal que los esfuerzos de cada una sean f_1, f_2, y f_3, tendremos que la mortalidad por pesca (F) que genere cada una de estas unidades será:

$F_1 = f_1q$; $F_2 = f_2q$; $F_3 = f_3q$;

y los individuos de la población que estén expuestos a esta pesca tendrán que sobrevivir a la mortalidad natural y además a cada una de las causas de mortalidad que generen tanto f_1, como f_2, como f_3, de forma que la tasa de sobrevivencia de la población será:

$S_t = (e^{-M})^t (e^{-qf}1)^t (e^{-qf}2)^t (e^{-qf}3)^t$;

donde vemos que cada individuo tendrá que sobrevivir simultáneamente a cada una de estas causas de mortalidad y además, aquellos que mueren (o que no sobreviven) por una de estas causas se verán definitivamente privados de morir por cualquiera de las otras causas. Lo que quiere decir que los peces que captura una de las flotas, ya no podrán ser capturados por ninguna de las otras dos flotas.

5.2 La Captura por Unidad de Esfuerzo

Una primera aproximación que permite conocer y expresar el éxito que se pueda haber tenido en una campaña o en una temporada de pesca lo da la cifra de la captura total. Pero esta. captura puede haberse obtenido a un costo demasiado alto, empleando mucho más tiempo del normal y con un gran esfuerzo; en este caso el resultado de la pesca podría calificarse como poco exitoso aun cuando la captura total hubiera sido alta. En otros casos puede haberse obtenido una captura acumulada baja, pero si ésta ha sido obtenida por unas pocas embarcaciones que lograron siempre llenar sus bodegas, la campaña de pesca podría considerarse como exitosa.

De ahí que una mejor imagen del éxito de una faena o de una temporada de pesca lo dé la captura por unidad de esfuerzo. Que además de reflejar en forma más directa y realista los resultados de la pesca, permite conocer la situación y fluctuaciones de la población que se está explotando, siempre y cuando podamos relacionar el tamaño total de la población con su densidad. Si consideramos que toda población está compuesta por un número (N_t) de individuos que ocupan un espacio o lugar que se extiende en un volumen (A) de agua (fig. 5.1), tendremos que la densidad promedio (d_t) de la población será:

$$d_t = \frac{N_t}{A} ; \qquad (5.5)$$

Donde, si el espacio A que puede identificarse como el hábitat de la población se mantiene constante la densidad promedio de la población será en todo momento directamente proporcional (con una razón de proporcionalidad p = 1/A = constante) al tamaño total de la población.

Si además los individuos de las poblaciones se distribuyen en forma uniforme y homogénea en todo su espacio A, en cualquier fracción (a) de este espacio total debemos encontrar una cantidad (n_t) de individuos de tal forma que la densidad en dicha fracción de espacio será igual a la densidad promedio, es decir:

$$d_t = \frac{N_t}{A} = \frac{n_t}{a} ; \qquad (5.5a)$$

Con la base de las ecuaciones 5.5 y 5.5a podemos ahora entrar a analizar el efecto de cada unidad de esfuerzo de pesca y su relación con el tamaño de la población.

Si consideramos que cada unidad de esfuerzo de pesca (f) equivale a cierta duración o intensidad en el funcionamiento de algún elemento de pesca (que puede ser una atarraya, un anzuelo, un espinel, una red de arrastre, una descarga eléctrica, etc.), resulta lógico suponer que cada unidad de esfuerzo (f) debe tener un radio de acción determinado. Es decir que el efecto de cada unidad de esfuerzo debe poder extenderse en un perímetro o en un cierto espacio (a) que debe ser constante.

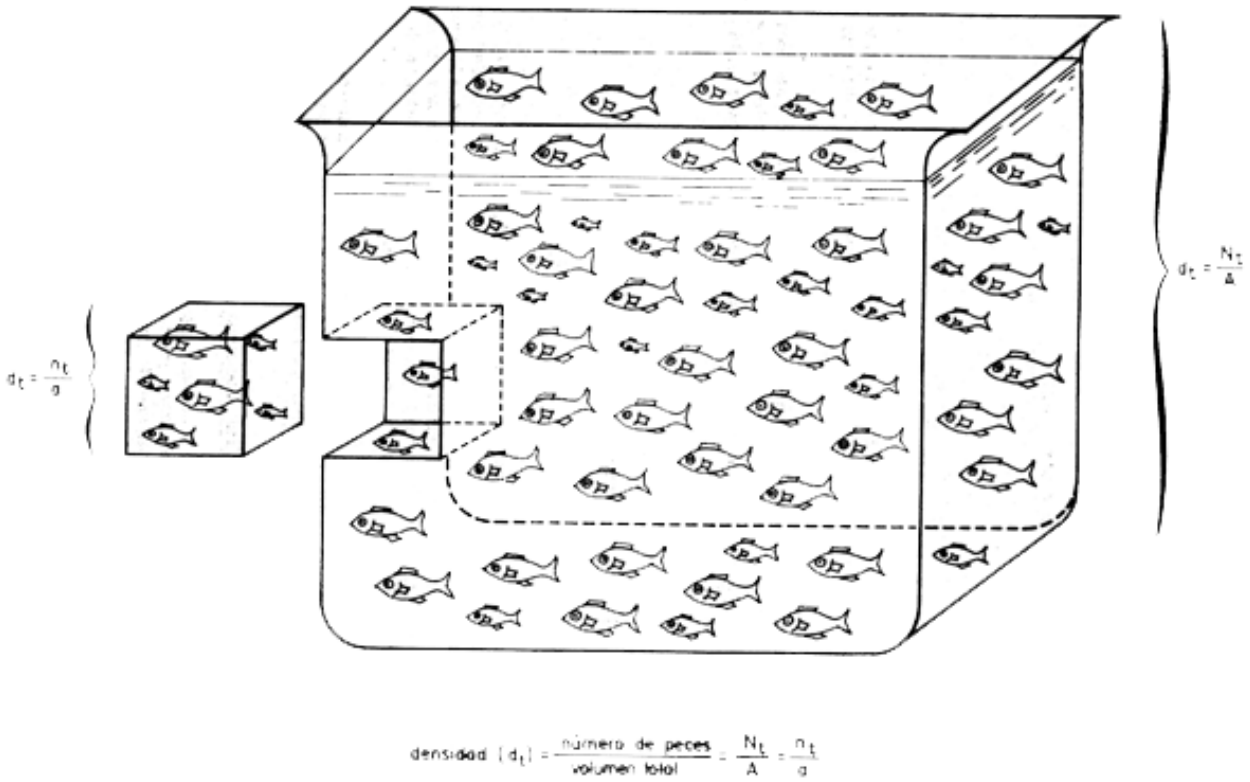


Figura 5.1 Relación entre la densidad total de la población y la densidad de un fracción del espacio o volumen total de distribución

Si además, dentro de este espacio (a), cada unidad de esfuerzo de pesca (f) tiene la capacidad o la eficiencia para capturar en cada instante a sólo una fracción (c) de los (n_t) peces existentes, tendremos que en cada instante cada unidad de esfuerzo (f) sólo podrá capturara una parte (cn_t) de los (N_t) individuos que componen toda la población. Así, tenemos que la fracción de peces muertos en cada instante por cada unidad de esfuerzo es:

$$q = c\frac{a}{A}; \qquad (5.6)$$

y así el coeficiente de mortalidad por pesca es:

$$F = \frac{ca}{A} f; \qquad (5.7)$$

de donde:

$$\frac{F}{f} = \frac{ca}{A} = \text{constante } \phi$$

que en este caso representan respectivamente al espacio o volumen que es constante, cuando la eficiencia de las artes de pesca y el área o espacio ocupado por la población se mantienen constantes.

Si ahora tomamos la ecuación 4.16 que representa el rendimiento en peso por recluta, hacemos $t_c = t_r$ para simplificar las comparaciones, dividimos sus dos términos entre el coeficiente de mortalidad por pesca (F) y luego la comparamos con la ecuación 3.14 que representa la biomasa promedio de la población ($\bar{B}$), encontraremos que:

$$\frac{Y}{F} = \bar{B} \;;$$

y a base de la ecuación 5.7 podemos hacer:

$$\frac{Y}{f} = ca\,\frac{\bar{B}}{A} \;; \qquad (5.8)$$

donde vemos que el rendimiento o la captura en peso por unidad de esfuerzo (Y/f) es directamente proporcional (con la constante de proporcionalidad p = ca) a la densidad promedio de la población ($\bar{B}$/A). Principio que se puede todavía ampliar más si es que el espacio (A) ocupado por la población se mantiene constante, en cuyo caso la captura por unidad de esfuerzo(Y/f) resulta ser directamente proporcional (en este caso con la constante de proporcionalidad p = ca/A) a la abundancia o biomasa promedio de la población.

Aplicando estos principios y siempre que se den las condiciones ideales de equilibrio que son necesarias para que estos conceptos sean válidos, se hace posible seguir las fluctuaciones de una población a través de las fluctuaciones que experimenta la captura o rendimiento por cada unidad de esfuerzo.

5.3 La Población, el Esfuerzo de Pesca y las Capturas

La pesca es evidentemente una causa importante de la reducción de muchas poblaciones de peces, e inclusive, se podría decir que la pesca es causante de la reducción de todas las poblaciones de peces en explotación. El tamaño de la población al estado virgen, es decir, de la población que todavía no ha sido explotada, es siempre más alto que el tamaño que pueda tener la misma población después de ser explotada.

Al estado virgen todas las poblaciones de peces tienen la oportunidad de crecer hasta ocupar plenamente el espacio o el hábitat que tienen disponible, alcanzando así un tamaño máximo que sólo estará limitado por la capacidad de carga o por lo que su hábitat pueda soportar. Al alcanzar este tamaño máximo la población se equilibra, reduciendo su velocidad de incremento (lo que significa una reducción del reclutamiento y/o del crecimiento) hasta un nivel apenas suficiente como para compensar las pérdidas producidas por la mortalidad natural.

Toda pesquería que recién se inicia encuentra a la población en este estado, donde lo más saltante es su elevado nivel de biomasa total, además de la alta edad promedio de sus integrantes. Por otro lado, es normal que toda pesquería se inicie con un nivel de explotación incipiente, con un esfuerzo pesquero bajo y con montos de captura (figura 5.2) bajos.

Al comenzar a desarrollarse la pesquería, el esfuerzo de pesca (f) suele aumentar rápidamente, lo que traerá consigo también un rápido aumento de la captura o del rendimiento (Y).

La mortalidad por pesca (F) que es igual a cero en la población virgen va aumentando también a medida que aumenta el esfuerzo de pesca (ya que F = qf). La población sale entonces del estado de equilibrio en que se encontraba y comienza a disminuir a medida que aumenta el esfuerzo y la mortalidad por pesca. Esto debido a que a este nivel, tan próximo al nivel de saturación del medio,

la capacidad de crecimiento y de reproducción de la población está disminuido y sólo alcanza para cubrir las pérdidas producidas por la mortalidad natural más no así las pérdidas originadas por la pesca.

Normalmente esta disminución del tamaño de la población no puede ser observada ni medida directamente. Pero como hay una disminución proporcional de la densidad (esto es, si el hábitat se mantiene constante) es posible medir las fluctuaciones de la población a través de las fluctuaciones de la captura por unidad de esfuerzo (Y/f).

En algunos casos el crecimiento de la pesquería, o mejor dicho, el crecimiento del esfuerzo de pesca y de las capturas se detiene antes de llegar a los niveles máximos de explotación. De ser así, la población puede calificarse como una población subexplotada y puede encontrar fácilmente un nuevo nivel de equilibrio. Al estabilizarse la población se estabiliza también la captura por unidad de esfuerzo y como el esfuerzo pesquero (f) se mantenga constante, las capturas también serán constantes.

Sin embargo, en la mayoría de las pesquerías se ha podido apreciar que el esfuerzo de pesca (f) tiende a seguir aumentando hasta llegar a niveles de sobreexplotación de la población. Al principio todo aumento del esfuerzo de pesca va seguido de un aumento de los montos totales de captura. Pero al acercarse a los niveles de sobreexplotación ya las capturas no aumentan, y más bien, para mantener los mismos montos totales de captura, se tiende a seguir aumentando el esfuerzo de pesca hasta que la población disminuye tanto que la captura total también comienza a disminuir (a pesar de los posibles incrementos en el esfuerzo de pesca). En este caso es imposible que la población y los montos de captura se vuelvan a estabilizar a menos que previamente se produzca una drástica disminución del esfuerzo de pesca que brinde a la población la oportunidad de recuperarse.

En muchos casos esta reducción del esfuerzo de pesca se produce en forma más o menos drástica debido a que, como la captura por unidad de esfuerzo baja, la rentabilidad o el éxito de la pesca también baja, produciendo la quiebra, el retiro o inactividad de muchos pescadores y empresarios de pesca.

De producirse a tiempo esta reducción del esfuerzo de pesca la población puede recuperarse y comenzar a crecer nuevamente, con lo cual se podrá tratar de encontrar un nivel de equilibrio adecuado. Pero si el esfuerzo de pesca sigue creciendo o sigue manteniéndose a los niveles que produzcan la sobreexplotación lo más probable es que se produzca una grave reducción de la población y el colapso de la pesquería.

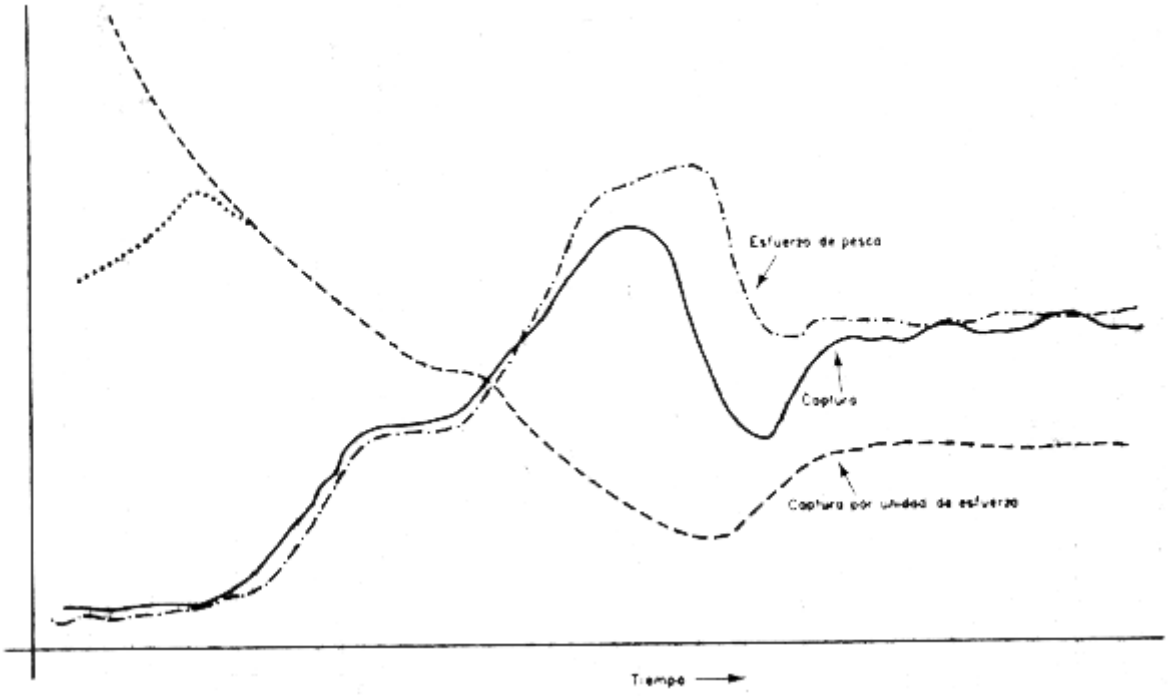


Figura 5.2 Historia generalizada de una pesquería

6. POBLACIÓN DESOVANTE Y RECLUTAMIENTO

6.1 El Desove

La existencia de todo ser viviente y la definición misma de lo que es la vida están necesariamente relacionadas con la reproducción. Es gracias a este proceso que nuevos peces nacen a la vida y se integran a la población cada año, y es por cumplir con este proceso que los peces desarrollan las fases de su propio ciclo vital, considerándose incompleto este ciclo si el pez no llega a reproducirse.

Es la reproducción lo que permite la perpetuación de la especie y la continuidad de la población. La capacidad de autoperpetuarse de las poblaciones depende de la reproducción y de suspenderse este proceso, la consecuencia inevitable sería el colapso de la población y la extinción de la especie.

La reproducción misma es un proceso más o menos largo y complicado, que conlleva una serie de cambios somáticos y fisiológicos que se manifiestan, entre otras cosas, por el gran desarrollo gonadal del pez adulto y tiene su momento culminante cuando se produce el desove, con lo cual las gónadas liberan su contenido de óvulos y espermatozoides, iniciándose a continuación la primera etapa en la vida de toda una nueva generación de individuos con la formación del huevo o cigote.

Precisamente el ingreso de nuevos peces, que en la población explotable se manifiesta a través del reclutamiento, es uno de los principales factores que intervienen en la dinámica de las poblaciones de peces, llegando a convertirse en la causa de las mayores fluctuaciones experimentadas en muchas de las poblaciones de peces de los cuales se tienen registros en la actualidad.

En toda población hay una cierta cantidad de individuos que se reproducen cada año y son éstos los responsables de producir la cantidad suficiente de huevos como para que cada año ingrese un número suficiente de nuevos peces que permita repoblar el espacio dejado por los peces muertos. Normalmente las poblaciones están compuestas por individuos juveniles y por individuos adultos, agrupados en clases anuales de acuerdo con su edad o tamaño. Los peces juveniles son sexualmente inmaduros e incapaces de reproducirse y son los peces adultos, los que ya han alcanzado el tamaño y la edad adecuada para reproducirse, los que desovan cada año, razón por la cual a esta parte de la población se la identifica como la población desovante que, como vemos, está integrada por una fracción del total de individuos que componen la población, donde están representados todos los peces que ya han alcanzado la edad adulta o la edad de la primera madurez. Edad que generalmente es más o menos constante para cada especie.

Otro aspecto que varía de una especie a otra es la fecundidad. Hay especies que tienen una fecundidad muy alta, con una producción de varios millones o de varios cientos de miles de huevos por hembra en cada estación de desove. Este es el caso de muchas especies que desovan en alta mar y que dejan sus huevos a la deriva. Mientras que otras especies, especialmente aquellas que viven o desovan ligadas a algún tipo de substrato y que brindan alguna clase de protección a sus huevos, tienen normalmente una fecundidad bastante más baja, de apenas unos cientos o unos pocos miles de huevos por hembra y por estación de desove. Sin embargo, esta gran diferencia en cuanto a la fecundidad entre una y otra especie se compensa con el resultado final, ya que los huevos de especies muy fecundas quedan normalmente expuestos a una serie de peligros que producen una mortalidad muy alta en estos primeros estadios, mientras que en las especies menos fecundas, los peligros y la mortalidad a que suelen estar expuestos sus huevos son relativamente menores.

Sin embargo, al estudiar al dinámica de la población de una especie en particular, lo que cobra importancia es la variación de la fecundidad entre los individuos de la misma especie y de la misma población. Esta variación no es tan marcada como la que se encuentra entre una especie y otra, pero en condiciones normales puede llegar a variar hasta en un factor de diez entre un individuo y otro, lo cual puede hacer fluctuar en forma más o menos marcada la fecundidad o producción total de huevos de toda la población.

Pero se ha encontrado que la variación en la fecundidad absoluta entre individuos de la misma población está estrechamente relacionada con la edad o el tamaño de los individuos, habiéndose establecido que en la mayoría de los casos, la fecundidad es directamente proporcional al peso total del pez. De ahí que se suele hacer referencia a la fecundidad relativa, que es la fecundidad expresada en términos del número de huevos producidos por cada gramo de peso corporal, la cual suele ser constante para cada especie o por lo menos para todos los miembros de una misma población. Bajo estas circunstancias es válido y muy frecuente expresar la fecundidad de la población en función a la biomasa total de la población desovante.

Evidentemente hay una serie de fenómenos que pueden afectar la fecundidad de un grupo de peces o de toda la población: la disponibilidad de alimento, las condiciones del medio ambiente, el nivel de saturación de la población, etc. Pero estos efectos pueden, en gran medida, ser detectados y cuantificados mediante una cuidadosa observación de la condición y grado de desarrollo gonadal de los individuos que componen la población desovante. Sin embargo, no es el número total de huevos producidos o la intensidad del desove lo que directamente va a influir en la dinámica de la población. Los huevos producidos tienen todavía que pasar por una serie de etapas en las cuales son altamente vulnerables a las condiciones del medio que les rodea y que producen normalmente una mortalidad muy alta.

Más del 99,9 por ciento de los huevos producidos mueren normalmente antes de que puedan llegar a desarrollarse como peces juveniles. La mayor parte de esta mortalidad se produce luego de la eclosión, cuando la larva ha consumido totalmente el saco vitelino que la venía nutriendo y debe afrontar por sí sola el reto de buscar su propio alimento. En este período crítico de la fase larvaria el individuo debe encontrar el alimento adecuado y debe comenzar a ingerirlo, de lo contrario morirá por inanición irremediablemente. Este caso es muy frecuente en los peces y en especial en aquellos cuyos huevos quedan a la deriva.

Evidentemente hay otras causas importantes de mortalidad en estas primeras etapas de la vida del pez, como son la competencia por espacio y alimento con otros organismos, la competencia entre ellos mismos, la predación a que están expuestos dado su pequeño tamaño y baja movilidad, su alta sensibilidad ante cualquier cambio en las condiciones ambientales, etc. Todos estos factores no hacen sino reducir cada vez más la fracción de huevos que eventualmente logran desarrollar y crecer lo suficiente como para que luego de unos meses o de unos años, dependiendo de la longevidad y velocidad de crecimiento de cada especie, estos individuos logren aparecer en la población explotable como una nueva clase anual o como una nueva clase recluta.

6.2 Relación entre la Población Desovante y el Reclutamiento

Cronológicamente, la población desovante produce cierta cantidad de huevos, que al eclosionar dejan en libertad cierta cantidad de larvas, las cuales van completando su desarrollo hasta llegar al estado juvenil. Al cabo de cierto tiempo se produce el reclutamiento y se tiene una cierta cantidad de peces jóvenes que entran a formar parte de la población y a partir de ese momento comienzan a tener un efecto decisivo en su dinámica.

En principio, parecería que la magnitud del reclutamiento podría estar gobernada por la cantidad de huevos producidos por la población desovante y que a más huevos producidos, más reclutas. Esto se cumple hasta cierto punto. En poblaciones que se encuentran en pleno crecimiento o que por algún motivo se encuentran ocupando sólo una parte del ambiente que tienen disponible y se

encuentran lejos de los niveles de saturación, es posible que los incrementos de la población desovante produzcan un incremento más o menos proporcional en el número de reclutas.

Sin embargo, el reclutamiento actúa como uno de los principales mecanismos reguladores de la dinámica de las poblaciones de peces. El nivel de la población puede aumentar rápidamente mente con un buen reclutamiento o puede reducirse si el reclutamiento no alcanza a cubrir las pérdidas producidas por la mortalidad y normalmente, estas fluctuaciones ocurren como una respuesta más o menos inmediata a las condiciones imperantes durante o inmediatamente después del desove. Las fases prerreclutas y los mismos desovantes muestran una alta sensibilidad ante los factores favorables o desfavorables del medio.

Es de esperar que en toda población se produzcan cambios más o menos importantes en la fecundidad, o en la mortalidad de los primeros estadios, como respuesta a las fluctuaciones del ambiente o del estado de la población. Los cambios en la fecundidad pueden en cierta forma ser detectados y medidos para corregir el tamaño de la población desovante, o mejor aún, cualquier estimación de la cantidad de huevos producidos puede ser corregida mediante la observación de la fecundidad relativa de los peces que aparecen en las capturas comerciales o en las pescas exploratorias.

En cambio la mortalidad de los huevos y de las larvas no puede ser medida fácilmente, tanto por el reducido tamaño y la gran cantidad de individuos involucrados, como por la gran variedad de causas de mortalidad que existen; en especial, por la altísima tasa de mortalidad total a la que están expuestos los peces en estos estadios bajo condiciones normales, lo que hace muy difícil estimar el resultado final, es decir el reclutamiento, a partir de la mortalidad en las fases prerreclutas. Por ejemplo, una tasa de mortalidad total de 0,9998 (99,98%) entre huevo y recluta puede ser una mortalidad normal para muchas especies, pero con la misma cantidad de desovantes, una pequeña disminución en la tasa de mortalidad total, digamos a 0,9996 puede producir un reclutamiento dos veces más grande.

Las causas que intervienen para producir esta mortalidad son muy variadas, pero pueden ser agrupadas en dos clases: la mortalidad compensadora y la mortalidad no compensadora.

La mortalidad compensadora es aquella que aumenta con el tamaño de la población. Cuando se llega a niveles poblacionales altos, la mortalidad compensadora aumenta y tiende a disminuir o estabilizar la magnitud del reclutamiento, manteniéndolo alrededor de valores que permiten a la población mantenerse dentro de un tamaño que está de acuerdo con lo que el medio ambiente puede soportar. Evidentemente, la mortalidad compensadora tenderá a hacerse mayor a medida que el tamaño, o la densidad de la población aumenta, lo cual hace que el número de huevos producidos también aumente. Por el contrario, la mortalidad compensadora se hará menor si la densidad de la población se reduce, ya sea por una reducción efectiva de los individuos existentes o por una ampliación del espacio o ambiente disponible a la población.

La mortalidad compensadora está siempre asociada con la densidad de la población desovante, e incluye el efecto de factores tales como la competencia entre larvas y juveniles de la misma especie, la predación por parte de individuos de la misma especie, o de otras especies cuya abundancia depende de la abundancia de la población desovante.

La mortalidad no compensadora es, en cambio, independiente del tamaño densidad de la población. Sus efectos sobre la magnitud del reclutamiento pueden ser más o menos grandes, pero se considera que las fluctuaciones que esta mortalidad origina no están asociados con el tamaño de la población misma, y sus efectos positivos o negativos pueden presentarse indistintamente en poblaciones muy densas o en poblaciones muy dispersas. Las causas que originan este tipo de mortalidad son tantas que hasta cierto punto resulta difícil precisarlas. Pero podemos mencionar algunas, como por ejemplo, la posibilidad de que el viento o la corriente arrastren a los estadios prerreclutas fuera de las áreas que les son favorables, la posibilidad de

que sean ingeridos por otros peces u otros organismos, la posibilidad de que no encuentren el alimento adecuado en el momento adecuado, la posibilidad de un cambio brusco y temporal en las condiciones del ambiente, además de otros tantos fenómenos que se pueden presentar en cualquier momento de la vida del futuro recluta y cuya ocurrencia en todo caso se puede considerar como un hecho aleatorio que podría afectar en cualquier momento a cualquier prerrecluta del mismo tamaño, independientemente del tamaño de la población desovante que le dio origen.

Hasta hace unos años, poco era lo que se sabía sobre las fluctuaciones del reclutamiento y su relación con la población desovante o con el medio ambiente. En especial, cuando se trataba de describir esta relación en términos matemáticos, y cuando se trataba de prever el efecto de la pesca sobre el tamaño de la población y sus posibles consecuencias sobre el reclutamiento subsiguiente.

Ricker (1954, 1958) y Beverton y Holt (1957) fueron quienes sintetizaron y desarrollaron los aspectos teóricos de la relación entre la población desovante y el reclutamiento en términos que hacen posible describir y analizar esta relación en función a conceptos matemáticos y estadísticos. Estos tres autores formularon casi simultáneamente, aunque en forma independiente, dos modelos matemáticos que permiten describir y cuantificar los mecanismos que regulan la mortalidad de los huevos, larvas y juveniles a partir de los registros existentes del tamaño de la población desovante y el reclutamiento siguiente.

Ambos modelos consideran separadamente el efecto de los dos tipos de mortalidad señalados anteriormente: la mortalidad compensadora y la mortalidad no compensadora; aunque difieren en la concepción de las causas y efectos de la mortalidad compensadora, pudiéndose efectivamente identificar dos tipos de mortalidad compensadora y asociarlos con situaciones diferenciales que afrontan diferentes poblaciones de peces. Por otro lado, en ambos modelos se considera a la mortalidad no compensadora como una constante, que en caso de variar lo hace aleatoriamente.

En su modelo, Ricker describe la relación entre la población desovante y el reclutamiento en función de una ecuación exponencial compuesta de la forma:

$$R = a P e^{-bp}; \qquad (6.1)$$

donde R = magnitud del reclutamiento; P = tamaño de la población desovante; a = constante, que incluye la tasa de sobrevivencia a la mortalidad no compensadora; y, b = constante, que incluye al coeficiente de mortalidad compensadora.

La ecuación de Ricker describe normalmente una curva donde se aprecian dos tendencias (fig. 6.1). La parte izquierda de la curva tiene una pendiente positiva, iniciándose a partir del origen cero con un rápido incremento en los valores de reclutamiento a medida que se incrementa el tamaño de la población desovante. Este incremento del reclutamiento se va haciendo menor cada vez, hasta que a cierto nivel de población desovante se genera el reclutamiento máximo (R_{max}) y a partir de este punto el reclutamiento se va reduciendo con los sucesivos incrementos en la población desovante, mostrando una clara pendiente negativa.

Considerando que la tasa de mortalidad no compensadora (asociada a la constante a en la ecuación 6.1) no varía con el tamaño de la población desovante, se aprecia que la pendiente positiva en la fig. 6.1 es debida al reducido efecto que tiene la mortalidad compensadora (asociada a la constante b y al valor de P que aparecen como exponentes negativos en la ecuación 6.1). Que, sin embargo, comienza a aumentar rápidamente a medida que aumenta la población desovante, compensando de esta forma, mediante una alta mortalidad, la alta producción de huevos que de otra forma podrían producir una sobresaturación del ambiente con el ingreso de un excesivo número de peces reclutas, los que de todas maneras tendrían una reducida posibilidad

de sobrevivir posteriormente con una población sobresaturada, reduciendo también, posiblemente, la sobrevivencia de individuos más viejos.

La ecuación de Beverton y Holt describe una curva un tanto diferente (fig. 6.2), con una pendiente positiva al lado izquierdo de la curva, que también va perdiendo su valor a medida que aumenta la población desovante pero sin experimentar ninguna inflexión, y más bien tiende a estabilizarse, acercándose asintomáticamente a un valor de reclutamiento máximo. En este caso, la mortalidad compensadora tiende a regular el reclutamiento en función de los reclutas mismos, incrementando la mortalidad de las fases prerreclutas de forma que éstas no sobresaturen el ambiente o espacio que tienen disponible.

La situación más probable bajo la cual se puede dar una relación desovante-recluta con una mortalidad compensadora del tipo propuesto en el modelo de Beverton y Holt es aquella en que las fases prerreclutas tienen la oportunidad de crecer y desarrollar en un ambiente diferente al que normalmente ocupa el resto de la población, de tal forma que, aparte de determinar la cantidad inicial de huevos, la magnitud de la población desovante no tiene ningún efecto sobre el desarrollo ulterior de sus progenies, hasta que éstas se reclutan a la población explotable moviéndose del área de crianza hacia el área de pesca donde se encuentra normalmente la población adulta.

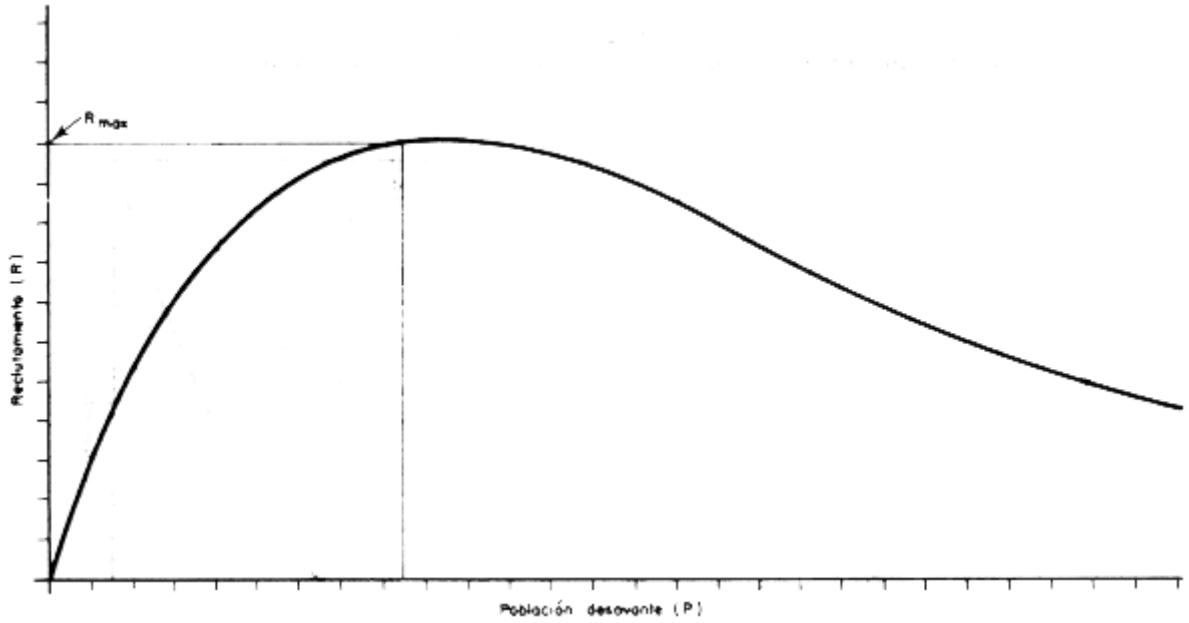


Figura 6.1 Relación entre la población desovante y el reclutamiento de acuerdo con la ecuación de Ricker (1954, 1958)

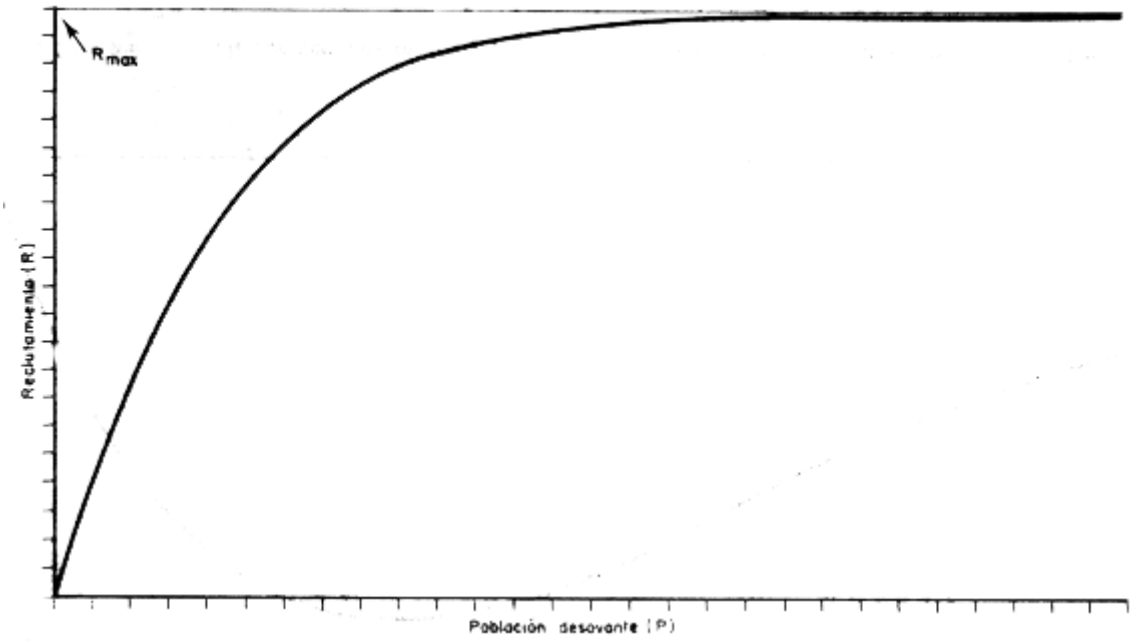


Figura 6.2 Relación entre la población desovante y el reclutamiento de acuerdo con la ecuación de Beverton y Holt (1957)

En el caso de la relación desovante-recluta propuesta en el modelo de Ricker, la mortalidad compensadora parece responder a un mecanismo donde el reclutamiento es regulado en función a toda la población, incluyendo a los desovante y a los estadios prerreclutas, produciendo lo que en cierta forma podría calificarse como una mortalidad sobrecompensadora del reclutamiento. Para que esto ocurra, sería necesario que los desovantes, aparte de determinar la cantidad inicial de huevos, tengan el efecto de producir directa o indirectamente una alta mortalidad de sus propias progenies, ya sea limitándolas el disponible o elevando los niveles de mortalidad por predación o por competencia.

6.3 Variabilidad del Reclutamiento

En el caso del modelo propuesto por Beverton y Holt hay un gran rango dentro del cual todas las variaciones del reclutamiento son adjudicables a factores ajenos a los de la población misma, ya que a partir de cierto nivel de población desovante el reclutamiento debería mantenerse constante, teóricamente, o en todo caso debería fluctuar alrededor del valor máximo. En el caso de una relación del tipo de Ricker se da, en cambio, la posibilidad de que con una reducción de la población desovante se pueda lograr un reclutamiento mayor, siempre y cuando estos desplazamientos ocurran dentro del lado derecho de la curva teórica propuesta.

Las poblaciones vírgenes o aquellas que están expuestas a niveles muy bajos de explotación suelen encontrarse en equilibrio y en niveles poblacionales altos, ocupando plenamente el espacio disponible y fluctuando alrededor de los niveles poblacionales máximos que el medio ambiente puede soportar. En estos casos, la población desovante debe ubicarse en algún lugar al extremo derecho de cualquiera de las curvas presentadas en las fig. 6.1 y 6.2.

A estos niveles de población, las fluctuaciones del reclutamiento no tienen la propiedad de desestabilizar a la población. De producirse una reducción del nivel poblacional a causa de un pobre reclutamiento, esto hará que el tamaño de la población desovante se reduzca con respecto al tamaño máximo preexistente; y, regresando a la fig. 6.1, mientras que la población desovante se mantenga al lado derecho de la curva, cualquier reducción en esta parte de la población no hará sino aumentar la magnitud del reclutamiento, lo cual a su vez tenderá a que la población se

reponga más rápidamente. En el caso de la fig. 6.2, el reclutamiento se mantiene constante dentro de un rango poblacional bastante amplio, lo cual, en todo caso, tiende a mantener un flujo constante de nuevos individuos a la población.

En todo caso, las poblaciones que se encuentran en sus niveles máximos de equilibrio suelen depender muy poco del reclutamiento para mantener este nivel, que normalmente es el nivel de saturación de la población y donde el crecimiento y el reclutamiento deben compensar solamente las pérdidas producidas por la mortalidad natural. Es en las poblaciones explotadas, especialmente en aquellas que son fuertemente explotadas, donde las fluctuaciones del reclutamiento tienen un gran efecto sobre la dinámica de la población.

Las poblaciones sobreexplotadas se caracterizan por tener una mortalidad total muy alta, debido por cierto a la muy alta mortalidad por pesca. En estos casos, el tamaño promedio de los peces que componen la población suele reducirse, con lo cual la velocidad individual de crecimiento en peso suele aumentar. Pero como la cantidad total de individuos que componen la población está reducida por la sobreexplotación, lo más probable es que la capacidad de crecimiento en peso de la población sea insuficiente para compensar las pérdidas producidas por la pesca, quedando por lo tanto el reclutamiento como única alternativa de crecimiento o recuperación de la población.

Sin embargo, a niveles poblacionales bajos (parte izquierda de las curvas de las fig. 5.1 y 5.2) el reclutamiento también se reduce y esta reducción se va haciendo más rápida mientras más pequeña es la población desovante. A su vez, bajo estas circunstancias, toda baja en el reclutamiento aporta posteriormente un bajo número de desovantes a la población, lo cual a su vez, hace que los reclutamientos sean bajos, entrándose así en una secuencia de acontecimientos que no hacen sino deprimir cada vez más a la población, siendo ésta una de las principales causas del colapso de muchas pesquerías.

7. RENDIMIENTO MÁXIMO DE LA SOSTENIBLE

7.1 Efectos Dependientes de la Densidad

El nivel de toda población está regulado en todo momento por el balance dinámico existente entre las causas de incremento, donde se cuentan el crecimiento en peso y el reclutamiento, y las causas de decremento, donde se cuentan la mortalidad natural y la mortalidad por pesca (representadas respectivamente por G, R, M y C en el modelo original de Russell, ecuación 1.1). Cuando la población está en equilibrio, los incrementos por crecimiento somático y por reclutamiento se igualan a los decrementos producidos por la mortalidad, lo cual hace que la tasa neta de incremento (o de decremento) de la población sea igual a cero.

En las poblaciones no explotadas que se encuentran en equilibrio, las causas de incremento sólo tienen que compensar las pérdidas producidas por la mortalidad natural. Pero al iniciarse la explotación, la mortalidad por pesca tiende a aumentar significativamente la velocidad de decremento de la población y, en consecuencia, el nivel de la población se reducen (fig. 7.1). Si esta reducción no es muy drástica, y si la explotación se mantiene estable y a niveles relativamente bajos, lo más probable es que la población encuentre rápida en peso, o una disminución de la mortalidad natural, harán posible que este equilibrio se logre y se mantenga.

Ya hemos visto en los capítulos anteriores que, dentro de ciertos rangos poblacionales más o menos altos, las primeras reducciones en el tamaño o en la densidad de la población tienen el efecto de acelerar la tasa o velocidad de incremento de la población. Ya sea porque el número de reclutas producido por cada unidad desovante se hace más alto, o porque la edad promedio de los individuos de la población se reduce en algo, lo cual mueve a estos individuos hacia tallas menores donde el crecimiento es más eficiente. Además de que, aun cuando la mortalidad natural suele considerarse como una constante, en algunos casos es posible que al salir del nivel de saturación la población reduzca en algo sus pérdidas por causa de la mortalidad natural. La morbidez y especialmente la mortalidad por senectud pueden efectivamente reducirse al bajar la densidad de la población y al disminuirse la edad promedio de los individuos que la componen.

Todo eso hace posible que la población se pueda mantener en equilibrio (aunque a un nivel más bajo que el nivel original) mientras sea sometida a una explotación razonable, con lo cual el tamaño de la población y los montos de captura que rinde esta población se mantienen estables obteniéndose así lo que desde el punto de vista pesquero se conoce como rendimiento de equilibrio o rendimiento sostenible.

De hecho, de toda población que es explotada y que se encuentra en equilibrio (cualquiera que sea el nivel de explotación) se obtiene un rendimiento sostenible, y este rendimiento puede llegar hasta un máximo que se logra cuando la población y las capturas que se obtienen se estabilizan en un nivel que permiten a la población desarrollar al máximo su capacidad innata de crecimiento. Lo cual equivale a ubicar a la población en un nivel donde su tamaño o su densidad y su estructura por edades, le permitan generar un reclutamiento y una velocidad de crecimiento en peso altos.

Pero cuando la mortalidad por pesca es muy grande la población puede ser reducida hasta niveles donde también se reduce la capacidad natural de crecimiento de la población. Lo que, para los fines del reclutamiento, equivaldría a entrar a una gradiente negativa en la relación población desovante-reclutamiento (lado izquierdo de las curvas de las fig. 6.1 y 6.2), además de que la sobrevivencia en peso del resto de la población se reduciría drásticamente. En este caso se entra en un período de sobreexplotación que reduce excesivamente a la población y puede, en algunos casos, llevar al colapso de la pesquería.

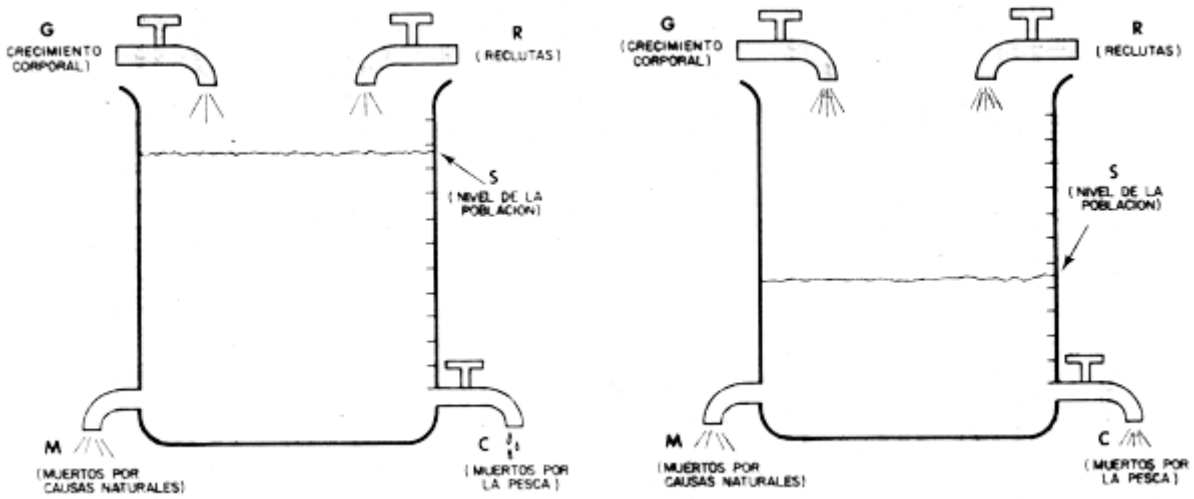


Figura 7.1 Diagrama de la dinámica de una población de peces, cuando no hay pesca, y cuando sí hay pesca

7.2 Modelos de Rendimiento Potencial

En el crecimiento de cualquier población intervienen diversos factores y, como ya hemos visto, el reclutamiento, el crecimiento somático, la mortalidad natural y la mortalidad por pesca están estrechamente relacionados entre sí con el tamaño y la estructura de la población y con el ambiente que les rodea. Describir pues el crecimiento de toda una población en términos matemáticos en base a estos factores equivaldría a ir cambiando sucesivamente los parámetros y las condiciones de equilibrio en una ecuación de rendimiento como la de Beverton y Holt (ecuación 4.21) y en un diagrama de isopletas como el de la fig. 4.6 para encontrar los valores de rendimiento que se ajustan a las condiciones crecientes del nivel poblacional.

Graham (1939) propuso un modelo matemático bastante más simple, que describe el crecimiento de la población relacionando la tasa instantánea de incremento neto de la población con el tamaño o la densidad de la población. Este modelo se basa en el concepto que, bajo condiciones de equilibrio, la tasa instantánea de incremento de la población es directamente proporcional al tamaño de la misma población y a lo que le falta a la población para llegar a ocupar plenamente el espacio o ambiente disponible, lo cual se expresa por la ecuación diferencial:

$$\frac{dB}{dt} = \frac{rB(B_\infty - B)}{B_\infty} \; ; \qquad (7.1)$$

donde:

B = tamaño o densidad de la población en peso;

B_∞ = población máxima que el ambiente puede soportar, representa la capacidad de carga del medio, que se supone constante;

r = constante, que representa la tasa neta de incremento específico de la población cuando la densidad de la población y el efecto limitante del ambiente se aproxima a cero;

t = tiempo.

En esta ecuación no es posible identificar a ninguno de los parámetros poblacionales revisados anteriormente ya que lo que se toma en cuenta es el resultado final, es decir la tasa de cambio de la población en función al tamaño de la población misma. Evidentemente, el modelo es bastante simple, pero tiene una base biológica consistente y, lo que es más importante, ha podido ser comprobado experimentalmente en diversas poblaciones.

Integrando la ecuación 7.1 se obtiene la ecuación siguiente:

$$B_t = \frac{B_\infty}{1+e^{-r(t-T_o)}} \; ; \qquad (7.2)$$

que describe el crecimiento en peso de una población y corresponde a una curva sigmoidea (fig. 7.2) más conocida como curva logística de Verlhust, donde B_t es la biomasa en cualquier momento t, y como punto de referencia para medir el tiempo se toma el momento (T_o) en que la población alcanza la mitad de su crecimiento (es decir, cuando t = T_o B_t = B∞2) que corresponde al punto de inflexión de la curva sigmoidea.

Si en un momento determinado se introduce (artificialmente o por causa natural) una pequeña población de peces en un ambiente o espacio que tiene la capacidad de soportar una población mucho mayor, tendremos que la nueva población introducida comenzará a crecer paulatinamente y tenderá a ocupar plenamente el espacio disponible, luego de lo cual entrará en un estado de equilibrio, siguiendo en este caso un crecimiento que se ajustará a la ecuación 7.2, donde el tamaño máximo (B_∞) será determinado por el ambiente y la tasa de incremento (r) será determinada por las características propias de la población misma (incluidos el reclutamiento, crecimiento corporal, mortalidad).

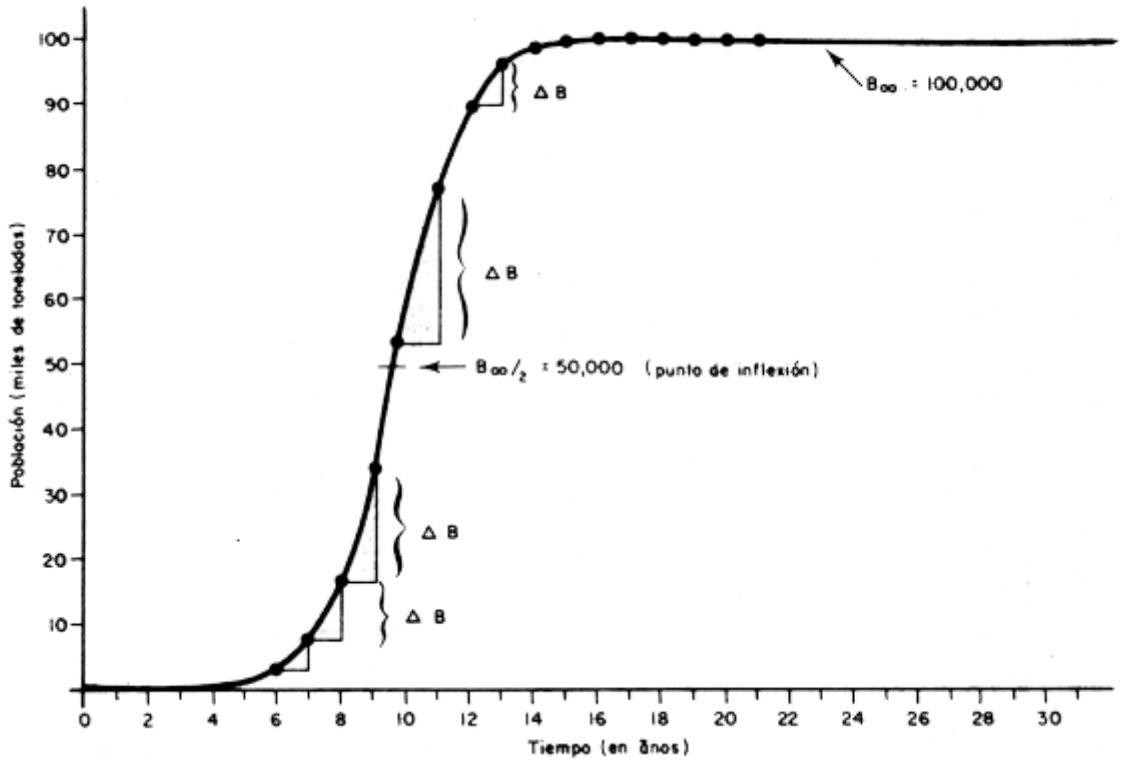


Figura 7.2 Crecimiento logístico de una población

Por ejemplo, si en un año t = 0 se introducen B_t = 10 t de una especie cuya tasa de incremento poblacional es r = 0,95 por año, en un ambiente que tiene una capacidad de carga equivalente a

B_∞ = 100 000 t, tendremos que, si se deja crecer libremente a la población, ésta tenderá a crecer siguiendo una ley de crecimiento definida por la ecuación 7.2 hasta alcanzar el tamaño máximo. En este caso tendremos que la población llegará a ocupar la mitad del espacio disponible cuando despejando de la ecuación 7.2:

$$T_o = t + \frac{1}{r} \ln\left(\frac{B_\infty}{B_t} - 1\right); \qquad (7.3)$$

que en el caso del ejemplo anterior nos permite, reemplazando los valores correspondientes, hallar:

$$T_o = \frac{1}{0{,}95} \ln\left(\frac{100\,000}{10} - 1\right);$$

T_o = 9,695

lo que significa que esta nueva población alcanzará a ocupar la mitad del espacio total disponible T_o = 9,695 años después de haber sido introducida. Con estos valores se pueden calcular los valores de biomasa correspondientes para cada año sucesivo de esta nueva población, los cuales aparecen en la tabla 7.1 y que han servido para construir la curva de la fig. 7.2. Donde se ve que la población se incrementa muy lentamente al principio, se va acelerando luego, alcanzando el incremento anual máximo cuando $B_t = B_\infty/2$, que es cuando ocurre la inflexión de la curva logística, los incrementos disminuyen luego hasta que la población ocupa plenamente el espacio disponible y el incremento anual neto es igual a cero.

Las poblaciones vírgenes que nunca han sido explotadas se encuentran normalmente en este estado, es decir, con un tamaño máximo y con un incremento anual neto igual a cero. Al comenzar la explotación, la pesca reduce a la población hasta un tamaño donde ésta adquiere nuevamente cierta velocidad de crecimiento. Si la pesca se regula de tal forma que a cada instante se vaya removiendo precisamente lo que la población produce en exceso (lo que en principio está destinado a incrementar la biomasa de la misma población), tendremos que la población se mantendrá en equilibrio y la tasa instantánea de pesca o rendimiento de equilibrio será igual a la tasa instantánea de incremento de la población, es decir:

$$Y_E = F_E B_E = \frac{dB}{dt}; \qquad (7.4)$$

El rendimiento de equilibrio será entonces:

$$Y_E = \frac{K B_E (B_\infty - B_E)}{B_\infty};$$

$$Y_E = K B_E - \left(\frac{K}{B_\infty}\right) B_E^2; \qquad (7.5)$$

que como vemos, corresponde a la ecuación de la parábola.

En la tabla 7.2 y la fig. 7.3 se presentan los valores y la curva de rendimiento correspondientes a los datos del ejemplo anterior. Notándose que el incremento en las capturas es mayor con las primeras reducciones del nivel de la población (partiendo de B_∞ = 100 000 t). El rendimiento aumenta así hasta llegar al máximo ($Y_{máx}$ = 23 750 t con B_E = 50 000 t en este caso), luego de lo cual el rendimiento total comenzará también a disminuir si es que la población disminuye.

7.3 Aproximaciones al Máximo Rendimiento Potencial

Parece claro que en todas aquellas poblaciones que tienen un crecimiento logístico (fig. 7.2) - que es el caso más común en las poblaciones de peca la máxima tasa de reposición y por lo tanto el máximo rendimiento de equilibrio se logra (fig. 7.3) cuando la población se reduce a un tamaño que es igual a la mitad del tamaño de la población al estado virgen. Esta tasa de reposición (dB/dt en la ecuación 7.1) será lógicamente mayor en aquellas especies que tienen una vida corta, ya que como mueren más rápidamente, deben nacer, crecer y reproducirse también en forma más rápida para mantener el equilibrio de la población. Mientras que en las especies de vida larga todos estos procesos son más lentos.

Por consiguiente, el rendimiento de equilibrio ($Y_E = F_E\ B_E = dB/_{dt}$, ecuación 7.4) de las poblaciones que tienen una vida corta será mayor que el rendimiento de equilibrio de especies de vida larga, lo cual lógicamente significará que estas últimas podrán soportar una mortalidad por pesca menor. Dado que el rendimiento máximo de equilibrio se obtiene cuando la población se estabiliza en un tamaño que es igual a la mitad del tamaño de la población al estado virgen, es decir cuando:

$$Y_{max} = \left(\frac{dB}{dt}\right)_{max} = F\ \frac{1}{2}\ B_\infty\ ; \qquad (7.6)$$

se requerirá aplicar una mortalidad por pesca (F_{max}) que reduzca y mantenga a la población en este tamaño ($B_E = B_\infty/2$).

De la observación de diversas pesquerías se ha podido establecer empíricamente que la mortalidad por pesca (F_{max}) necesaria para obtener este rendimiento máximo se logra cuando esta mortalidad es semejante a la mortalidad natural, es decir cuando $F \infty M$ y cuando la fracción de muerte por explotación (E, en la ecuación 4.9) es F/Z = 0,5. Según lo cual, el máximo rendimiento potencial de una población al estado virgen es:

$$Y_{max} = 0{,}5\ M\ B_\infty; \qquad (7.7)$$

ésta es lógicamente sólo una aproximación que no siempre debe ser considerada como un resultado definitivo.

Una expresión de este tipo se puede obtener mediante ejercicios matemáticos más o menos complicados a partir del modelo de rendimiento por recluta de Beverton y Holt, donde se requieren datos de mortalidad natural (M), coeficiente de crecimiento corporal (K) y talla o edad a la primera captura (t_c), parámetros que normalmente son difíciles de obtener de poblaciones vírgenes.

Gulland (1971) muestra que la aproximación al rendimiento máximo que se logra al capturar una fracción de la población virgen igual a 0,5 veces la mortalidad natural suele ser correcta en la mayoría de los casos y que, en el peor de los casos, cuando los valores de M, K y t_c difieren mucho de los parámetros que son comunes para cada especie, el error al usar esta cifra de 0,5 puede ser de tres veces el valor adecuado de rendimiento potencial. Queda siempre, por cierto, la alternativa de emplear, en lugar de la ecuación anterior, la siguiente:

$$Y_{max} = x\ M\ B_\infty; \qquad (7.8)$$

donde x es valor (x = 0,5 en la ecuación 7.7) que multiplicado por la mortalidad natural (M) da la fracción que se puede tomar de una población al estado virgen para obtener el máximo rendimiento potencial. Este valor de x puede ser obtenido si se conocen M/K y la talla a la primera captura (t_c), a partir de las tablas de máximo rendimiento potencial dadas por Gulland (1971) y que han sido confeccionadas para diversas condiciones de equilibrio a partir del modelo de rendimiento de Beverton y Holt.

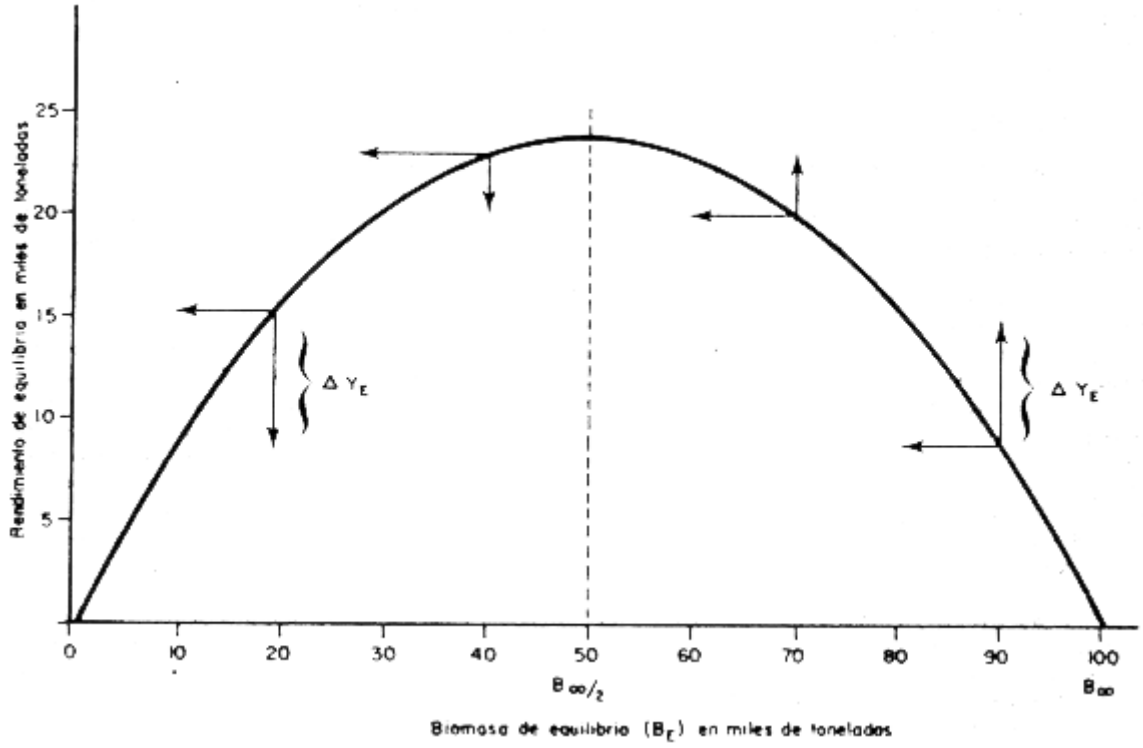


Figura 7.3 Relación entre el rendimiento de equilibrio y el taño de la población de acuerdo con la ecuación de crecimiento logístico.

8. FACTORES EXÓGENOS

Hasta aquí hemos contemplado diversos aspectos de la dinámica de poblaciones de peces partiendo de la asunción de que cada población puede ser claramente identificada y diferenciada de otras poblaciones tanto en el sentido biológico como en el ecológico y pesquero. Hay, sin duda, muchos casos en que este tratamiento es posible y en que la dinámica de poblaciones puede circunscribirse al estudio de una sola población, expuesta a un solo tipo de pesquería bajo condiciones biológicas y ambientales estables. Sin embargo, hay diversos factores que pueden alterar esta situación ideal y que evidentemente pueden complicar en mayor o menor grado el estudio de la dinámica de una población en particular, debiéndose en algunos casos considerar la posibilidad de tener unidades poblacionales con especies mixtas, la posibilidad de tener más de una pesquería actuando sobre una misma población, la interacción entre una población y otra, la interacción entre una pesquería y otra, los efectos de condiciones ambientales variables, entre otros.

8.1 Pesquería y Unidad Poblacional

Cada población de peces es por cierto una unidad biológica que además de estar compuesta por individuos de una misma especie y ocupar un espacio o lugar común, tiene la capacidad de autoperpetuarse y renovarse continuamente. Razón por la cual, desde el punto de vista de la explotación pesquera, cada población puede ser considerada como un recurso renovable.

Sin embargo, hay pesquerías que están basadas en la explotación simultánea de varias especies, sin que las diferencias biológicas o taxonómicas entre una especie y otra o entre una población y otra, parezcan tener alguna importancia. Esto puede ocurrir especialmente cuando varias especies que ocupan las mismas áreas de pesca son fenotípicamente parecidas, tienen el mismo interés o valor comercial y pueden ser capturadas con las mismas artes de pesca. En este caso, son todas estas especies, o mejor aún, son todas estas poblaciones, las que desde el punto de vista de la explotación pesquera constituyen un recurso renovable. Obligando en este caso a que las evaluaciones, y especialmente las determinaciones de los montos de captura potencial y otras medidas para administrar las pesquerías deban hacerse considerando a todo el conjunto de varias especies como una sola unidad biológico-pesquera aun cuando la dinámica de cada población deba ser analizada separadamente.

Pero, si los parámetros poblacionales de cada una de estas especies son similares, es posible que muchos de los análisis relativos a la dinámica poblacional puedan ser realizados considerando a todas estas unidades biológicas como parte de un mismo stock o como si fueran parte de una misma población. Procedimiento que puede ser válido por lo menos en los primeros estadios de la investigación, cuando los parámetros para cada especie y la separación de cada población no pueden ser determinados con claridad.

Lo contrario puede ocurrir en algunas otras poblaciones, cuando grupos de individuos de la misma especie (por ejemplo, cuando hay un marcado dimorfismo entre hembras y machos) tienen un comportamiento, una velocidad de crecimiento y/o una tasa de mortalidad diferente, lo cual obviamente puede ser causa para que la dinámica (y la pesquería) de cada una de las partes de lo que en principio es una misma población deban tratarse como unidades diferentes para obtener resultados finales más precisos.

8.2 Interacción de Pesquerías

Es la presencia de una especie o de un grupo de especies en cantidades suficientes como para que puedan ser consideradas como un recurso pesquero lo que determina el inicio, crecimiento y desarrollo de cada pesquería, y esto hace que en cada caso, la infraestructura y la forma de operar de las flotas y de los pescadores esté orientada a capturar y utilizar éste y no otro tipo de peces. Excluyéndose de esta forma la posibilidad de que una pesquería desarrollada para capturar y utilizar una especie pueda al mismo tiempo explotar otra especie que tiene características morfométricas o de comportamiento diferentes.

Existe, sin embargo, la posibilidad y a veces es un hecho inevitable, de que al tratar de capturar una especie (que es el objetivo principal de una pesquería) se capturen también ejemplares de otras especies que son el objetivo de otras pesquerías. Por ejemplo, la captura de sardina juvenil en la pesquería de anchoveta en el Pacifico Suroriental, la captura de hipogloso juvenil en la pesquería del abadejo de Alaska en el Mar de Bering, la captura de eglefino y bacalao pequeño en la pesquería de merluza en el Atlántico Norte, la captura de sciénidos pequeños en las diversas pesquerías de camarón penneido, entre otros.

8.3 Interacciones Biológicas

Hay casos también en que la explotación de una población puede alterar el tamaño de otra población con la cual ésta guarda una relación de competencia o de predador-presa. Por ejemplo, si hay una población de peces predadores (digamos algún escómbrido) cuya alimentación depende mayormente de la existencia de otra especie más pequeña (digamos algún clupeido), la fuente de alimentación, las posibilidades de sobrevivencia y por ende el tamaño y la velocidad de renovación de la primera población se verán reducidos si la población de la segunda especie (la presa) se ve reducida (digamos a la mitad de su tamaño original) por efectos de la pesca o por alguna otra causa. A la inversa, la brusca reducción de una población de predadores que hubieran estado generando una alta mortalidad por predación en la población de otra especie (la presa) puede beneficiar a esta última aumentando su velocidad de renovación al disminuir la presión de la mortalidad natural.

8.4 Efectos del Ambiente

El ambiente es otro factor que tiene gran influencia tanto en el desarrollo de las operaciones de pesca como en el estado de las poblaciones de peces. Todas las especies tienen condiciones óptimas bajo las cuales pueden desarrollarse mejor y aun cuando no todas las condiciones del ambiente sean las óptimas, cada población de peces tratará siempre de ubicarse en ambientes donde cada una de estas condiciones se encuentra dentro de límites tolerables que permitan así su normal desarrollo. De ahí que cualquier cambio en alguna de estas condiciones, sea la temperatura, la salinidad, la cantidad de oxígeno, la dirección y fuerza de los vientos y las corrientes, la cantidad y calidad del material orgánico en suspensión, la estructura del terreno, etc., pueden alterar positiva o negativamente el tamaño y el balance dinámico de las poblaciones.

De hecho estos cambios ocurren continuamente y el ambiente, y la capacidad de carga del medio que ocupa cada población no deben ser considerados como el resultado de un conjunto de características físicas y químicas estáticas. Más bien son el resultado de múltiples variables que independientemente van afectando de una forma o de otra a la población y sólo es posible considerar que el ambiente como un todo es constante cuando los efectos positivos y negativos de cada uno de sus componentes se compensan unos con otros a través del tiempo. De otra forma es de esperar algunos cambios en la densidad y velocidad de crecimiento de la población así como en cualquiera de los parámetros poblacionales, cambios que evidentemente no estarán relacionados con el tamaño de la población misma ni con los resultados de la pesca.

Hay diversas poblaciones de peces que han sufrido el efecto de cambios climáticos que parecen producirse a intervalos de tiempo más o menos largos y que han afectado seriamente a diversas pesquerías como la del bacalao, el arenque, la anchoveta peruana, la sardina de California, entre otros. Lo cual pone en evidencia la necesidad de tomar en cuenta el ambiente al investigar y administrar un recurso pesquero.

9. ADMINISTRACIÓN DE PESQUERÍAS

La pesquería permite que el hombre pueda usufructuar de la existencia y capacidad de renovación que tienen las poblaciones de peces, convirtiendo de esta forma a estas poblaciones en fuentes proveedoras de alimento, fuentes de trabajo, desarrollo y bienestar. Pero, por otro lado, la pesquería es capaz de introducir serios cambios en las poblaciones de peces en explotación, alterando su tamaño, estructura y dinámica poblacional, lo cual en algunos casos puede llevar a una merma excesiva de la población y al colapso de la pesquería, con los perjuicios políticos, sociales y económicos que la desaparición de un recurso puede ocasionar.

Desde el punto de vista práctico, la dinámica de las poblaciones de peces en explotación tiene como objetivo fundamental estudiar los efectos de la pesca sobre las poblaciones de peces y sobre la pesca misma, considerando además por cierto todos los otros factores como la mortalidad, crecimiento, reclutamiento, etc., lo cual debe en principio dar las bases científicas que permitan estimar o prever los efectos que pueden tener las distintas modalidades de pesca. Por otro lado, la administración de una pesquería debe, sobre la base del conocimiento de la dinámica de la población, buscar y aplicar las medidas más adecuadas para aprovechar mejor cada recurso pesquero.

9.1 Objetivos y Alternativas

Al administrar una pesquería hay dos objetivos fundamentales que, si son llevados al extremo, pueden aparecer como objetivos contrapuestos. Uno es preservar el recurso, que en una posición conservacionista puede significar no pescar o pescar muy poco y el otro es obtener el máximo beneficio de la explotación del recurso, lo que en el caso extremo puede llevar a la sobreexplotación y exterminio del recurso.

En realidad, estos dos objetivos se complementan ya que si no se preservan los recursos pesqueros manteniendo el nivel de las poblaciones de peces en un nivel lo suficientemente grande como para que la explotación pueda ser rentable, el objetivo de obtener el máximo beneficio no podrá ser logrado.

Por otro lado, el obtener el máximo beneficio de la explotación de un recurso puede tener diferentes significados de acuerdo con las condiciones particulares de cada pesquería, cada país, cada lugar y cada recurso; y sobre este particular se pueden presentar diversas alternativas. En algunos casos, el objetivo puede ser obtener montos globales de capturas altas, obtener un mejor precio por la venta de los peces capturados (lo que por la ley de la oferta y la demanda puede significar pescar menos para obtener mejores beneficios), mantener una captura por unidad de esfuerzo alta (lo que sólo se consigue a niveles altos de densidad de población), mantener una relación alta entre el costo de la extracción y el valor del producto, proveer más o mejores fuentes de trabajo, etc.

Hay pues, varias alternativas bajo las cuales se puede conducir una pesquería, debiéndose resaltar además la importancia que tiene la estabilidad de la población en lo que se refiere a mantener la estabilidad de los beneficios (llámense éstos volúmenes de capturas constantes, trabajos estables, ingresos asegurados, etc.), lo que en algunos casos y en especial cuando las poblaciones muestran ciertas fluctuaciones de un año a otro, puede llevar a que no siempre se capture una misma porción de la población existente o que los montos de capturas difieran de un año a otro con la finalidad de compensar estas diferencias.

9.2 Regulaciones Pesqueras

Cuando una pesquería comienza a crecer y a desarrollarse y se aproxima al nivel en que el recurso comienza a ser explotado plenamente, o hay el peligro de que entre en un estado de

sobreexplotación, se hace muchas veces necesario introducir medidas regulatorias, las cuales tienen básicamente la finalidad de permitir que la población se estabilice (o se recupere si ha sido disminuida excesivamente) a un nivel donde el rendimiento de la población sea rentable y dé los máximos beneficios.

Estas regulaciones tienden normalmente a disminuir el efecto de la pesca sobre toda o sobre una parte de la población. Una forma es regulando el tamaño de las mallas en las redes de pesca de forma de proteger a los individuos más pequeños (lo que equivale a incrementar la edad a la primera captura, t_c) para permitir un mayor rendimiento por recluta o para que una mayor parte de la población llegue a completar su ciclo biológico.

Otra fórmula puede ser la aplicación de vedas, es decir, prohibiendo la realización de faenas de pesca en ciertas temporadas o en ciertas zonas de pesca con la finalidad de proteger a los peces que, por ser muy pequeños o por estar en época de desove, no deben ser pescados para favorecer un crecimiento más rápido de la población.

Otra medida es la de imponer cuotas de captura acordes con el rendimiento máximo o el rendimiento potencial de la población, las cuales pueden ser aplicadas asignando cuotas de captura por zonas de pesca, por flotas, por embarcación, etc., con lo cual se logra regular tanto el monto total de los peces capturados como el esfuerzo de pesca aplicado efectivamente sobre la población. El inconveniente de esta medida es que el esfuerzo real de pesca (número o capacidad total de las embarcaciones) puede seguir creciendo al tratar los pescadores de competir para obtener una mayor parte de la cuota asignada antes que otros la tome, haciendo que el rendimiento económico neto sea cada vez menor.

Una forma de evitar el crecimiento excesivo del esfuerzo real de pesca es limitando el ingreso de nuevos pescadores o de nuevas embarcaciones, lo cual tiende a hacer la pesquería más rentable.

Evidentemente, estas medidas regulatorias pueden combinarse y deben ajustarse a los objetivos que se persiguen y a las condiciones particulares de cada población, de cada pesquería y de cada país. Hay, sin embargo, casos en que un mismo recurso o una misma unidad poblacional es compartida por dos o más países, y en este caso resulta a veces difícil llegar a acuerdos que permitan la adecuada administración del recurso. Esto sucede en especial cuando los objetivos de la explotación son diferentes, y en este caso, cuando los objetivos de la explotación son diferentes, las medidas regulatorias (si las hay) también suelen ser diferentes y en estas condiciones es difícil obtener resultados claros de su aplicación a menos que se cuente con mecanismos que permitan el intercambio de informaciones y la coordinación de los actividades de investigación y administración del recurso.

10. GLOSARIO

A continuación se presenta una lista de los principales símbolos utilizados en la dinámica de poblaciones. La relación no pretende ser exhaustiva y se ha tratado de seleccionar sólo aquellos símbolos que son de uso común y con los cuales es necesario familiarizarse para iniciar el estudio de esta materia. El significado de cada símbolo se da en los idiomas español e inglés para facilitar la lectura ulterior de temas de la especialidad.

Símbolo	Español	Inglés
f	esfuerzo de pesca	fishing effort
l	longitud de un pez	length of a fish
q	coeficiente de capturabilidad	catchability coefficient
r	parámetro en la ecuación de crecimiento logístico de una población	parameter in the logistic model of population growth
t	1. edad	1. age
	2. un intervalo de tiempo	2. an interval of time
	3. como subíndice, indica un punto en el tiempo	3. as a subscript, & point in time
t_0	edad teórica a la cual el pez no tiene ninguna dimensión, en la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy	theoretical age at which the fish has no dimensions in the von Bertalanffy growth equation
t_r	edad a la cual se produce el reclutamiento	age of recruitment
t_c	edad a la primera captura	age at first capture
t_λ	longevidad, edad máxima	total life-span, maximum age
u	tasa de explotación	exploitation rate
w	peso de un pez	weight of a fish

Símbolo	Español	Inglés
A	tasa de mortalidad	mortality rate
B	biomasa, peso de un grupo de peces o de toda la población	biomass, weight of a group of fish or of the whole population
B_E	biomasa de equilibrio, biomasa de la población al estado de equilibrio	equilibrium biomass, biomass of the population when it is in equilibrium
B_∞	biomasa máxima, tamaño de la población al estado virgen	maximum biomass, virgin biomass, size of the population at the virgin stage
C	captura, número de peces capturados	catch, number of fish caught
D	número total de peces muertos	total number of fish that died
E	1. fracción de muerte por explotación (= F/Z)	1. exploitation ratio (= F/Z)
	2. como subíndice, indica un estado de equilibrio	2. as a subscript, indicates an equilibrium level
F	tasa instantánea de mortalidad por pesca, también llamada “coeficiente de mortalidad por pesca”	instantaneous rate of fishing mortality, also called “fishing mortality coefficient”
K	coeficiente de crecimiento, en la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy	growth coefficient, in von Bertalanffy growth equation
L_∞	longitud teórica máxima, longitud asintótica, en la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy	maximum theoretical length, asymptotic length, in the von Bertalanffy growth equation
M	tasa instantánea de mortalidad natural, también llamada “coeficiente de mortalidad natural”	instantaneous rate of natural mortality, also called “natural mortality coefficient”
N	número de peces, en la población, o en una parte de la población	number of fish, in the population, or in one part of it
P	tamaño de la población	population size

R	reclutamiento, número de nuevos peces que ingresan o se reclutan a la población cada año	recruitment, number of new fish that enter the population each year
S	tasa de sobrevivencia	survival rate
W_∞	peso asintótico, peso promedio que corresponde a L_∞	asymptotic weight, average weight that corresponds to l_∞
Y	rendimiento, captura en peso	yield, catch in weight
Y_E	rendimiento de equilibrio, rendimiento sostenible	equilibrium yield, sustainable yield
Y_{max}	máximo rendimiento de equilibrio, rendimiento máximo sostenible	maximum equilibrium yield, maximum sustainable yield
Z	tasa instantánea de mortalidad total, también llamada “coeficiente de mortalidad total”	instantaneous rate of total mortality, also called “total mortality coefficient”

Tabla 2.1

Número de peces sobrevivientes y número de peces muertos en una clase anual no explotada asumiendo un coeficiente instantáneo de mortalidad natural M=0,35 por año

Tiempo en años (t)	**Número de sobrevivientes (N_t)**	**Número total de muertos (D_t)**	**Número de muertos en cada intervalo de tiempo (i=año) D_i**
0	100 000	0	0
1	70 469	29 531	29 531
2	49 658	50 341	20 810
3	34 994	65 006	14 665
4	24 660	75 340	10 334
5	17 377	82 623	7 283
6	12 246	87 754	5 131
7	8 629	91 371	3 617
8	6 081	93 919	2 548
9	4 285	95 715	1 796
10	3 020	96 980	1 000
11	2 128	97 872	892
12	1 500	98 500	628
13	1 057	98 943	443
14	745	99 255	312
15	525	99 475	220
∞	0	100 000	

Tabla 2.2

Longitud y peso promedios de una especie tipo que tiene los parámetros L_∞=32, 1 cm, W_∞=396,8 g, K=0,32, t_o=-0,19

Edad en años (t)	**Longitud en centímetros (l_t)**	**Peso en gramos (W_t)**
0	1,89	0,08
1	10,16	12,60
2	16,17	50,74
3	20,53	103,87
4	23,70	159,73
5	26,00	210,88
6	27,67	254,19
7	28,88	289,09
8	29,76	316,35
9	30,40	337,18
10	30,87	352,87
11	31,20	36456
12	31,45	373,21
13	31,63	379,57
14	31,76	384,24
15	31,85	387,65
∞	32,10	396,80

Tabla 2.3

Sobrevivencia en peso de una clase anual no explotada que tiene un número inicial de N =100 000 individuos y los parámetros: W=396,8 g, K=O,32, t_o=0,19,M=0,35

Edad en años (t)	**Números de individuos (N_t)**	**Biomasa en kg (B_t)**
0	100 000	8,14
1	70 469	888,08
2	49 658	2 519,82
3	34 994	3 634,78
4	24 660	3 938,86
5	17 377	3 664,65
6	12 246	3 112,70
7	8 629	2 494,70
8	6 081	1 923,73
9	4 285	1 444,90
10	3 020	1 065,57
11	2 128	775,77
12	1 500	559,64
13	1 057	401,10
14	745	286,13
15	525	203,12
∞	0	0

Tabla 4.1

Número de peces vivos y número de peces muertos por la pesca y por las causas naturales a través del tiempo en una clase anual cuyos parámetros poblacionales son: R=49 658; t_r=2 años; t=4 años; M=O,35 y F=O,4

Año (i)	**Edad al inicio del año (t_i)**	**Número de peces vivas al inicio del año (N_i)**	**Número de peces capturados durante el año (C_i)**	**Número de peces muertos por causas naturales durante el año (D_M)**
68	2	49 658	0	14 665
69	3	34 993	0	10 334
70	4	24 659	6 939	6 072
71	5	11 648	3 278	2 868
72	6	5 502	1 548	1 355
73	7	2 599	731	641
74	8	1 227	345	302
75	9	580	163	143
76	10	274	77	68
77	11	129	36	32
78	12	61	17	15
79	13	29	8	7
80	14	14	4	4
81	15	6	2	2

Tabla 4.2

Estructura por edades de la parte explotable de una población de peces en condiciones ideales de equilibrio (R=100 000 individuos; M=O,3; t_r t_c=2 años) considerando diferentes niveles de explotación

Rango de edades en años	Número de individuos en la población			
	No explotada	Tasa de explotación u=0,121	Tasa de explotación u=0,226	Tasa de explotación u=0,316
2–3	86 070	79 852	74 082	68 729
3–4	63 763	50 916	40 657	32 465
4–5	47 237	32 465	22 313	15 336
5–6	34 994	20 701	12 246	7 244
6–7	25 924	13 199	6 721	3 422
7–8	19 205	8 416	3 688	1 616
8–9	14 227	5 360	2 024	764
9–10	10 540	3 422	1 111	361
10–11	7 808	2 182	610	170
11–12	5 784	1 391	335	80
12–13	4 285	887	184	38
13–14	3 175	566	101	18
14–15	2 352	361	55	8
15–16	1 742	230	30	4
∑	327 107	219 954	164 156	130 255

Tabla 7.1

Valores sucesivos de biomasa de una población que crece libremente de acuerdo con la ecuación de crecimiento logístico (B_o = 10 t; K = 0,95; B_∞ = 100 000; T_o = 9,695)

Tiempo t	Biomasa B_t	Incrementos anuales
0	10	16
1	26	41
2	67	106
3	173	272
4	445	698
5	1 143	1 759
6	2 902	4 272
7	7 174	9 482
8	16 656	17 413
9	34 069	23 125
10	57 194	20 358
11	77 552	12 381
12	89 933	5 927
13	95 850	2 503
14	98 353	1 004
15	99 357	393
16	99 750	153
17	99 903	60
18	99 963	23
19	99 986	8
20	99 994	4
21	99 998	1
22	99 999	1
∞	100 000	0

Tabla 7.2

Valores de biomasa y de rendimientos de equilibrio de una especie con crecimiento logístico donde K = 0,95; B_∞ = 100 000

Biomasa de equilibrio B_E	**Rendimiento de equilibrio** Y_E
10 000	8 550
20 000	15 200
30 000	19 950
40 000	22 800
50 000	23 750
60 000	22 800
70 000	19 950
80 000	15 200
90 000	8 550
100 000	0

11. BIBLIOGRAFÍA

Alverson, D.L. and G.J. Paulik, 1975 Objectives and problems of managing aquatic living resources. J.Fish.Res.Board Can., 30(12): 1936

Andrewartha, H.G. 1971., Introduction to the study of animal populations. Chicago, University of Chicago Press, 283 p.

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

Cushing, D.H., 1968., Fisheries biology: a study in population dynamics. Madison, University of Wisconsin Press, 200 p.

Cushing, D.H., 1965–76 Dependence of recruitment on parent stock. J.Fish.Res.Board Can., 30(12):

Cushing, D.H. and J.G.K. Harris, 1973 Stock and recruitment and the problem of density dependence. Rapp.P.-V.RóCIEM, 164:142–55

FAO,1978 Some scientific problems of multispecies fisheries. Report of the Export Consultation on management of multispecies fisheries, Rome, 20–23 September 1977. FAO Fish. Tech.Pap., (181): 42 p.

FAO/ACMRR, 1976 Monitoring of fish stock abundance: the use of catch and effort data. Report of the ACMRR Working Party on fishing effort and monitoring of fish stock abundance, Rome, 16–20 December 1975. FAO Fish.Tech.Pap., (155):101 p.

Graham, M., 1939 The sigmoid curve and the overfishing problem. Rapp.P.-V.Ré.CIEM, 110:15–20

Graham, M.,1943, The fish gate. London, Faber and Faber, 196 p.

Gulland, J.A., 1968 El concepto del rendimiento maximo sostenible y ordenación pesquera. FAO Doc.Téc.Pesca, (70):13 p. (publicado también en ingles y francés)

Gulland, J.A., 1969 Manual of methods for fish stock assessment. Part 1. Fish population analysis. FAO Man.Fish.Sci., (4):154 p.

Gulland, J.A., 1970 La ordenación de las pesquerías y la limitación de la pesca. FAO Doc.Téc. Pesca (92):15 p. (publicado también en inles y trancés)

Gulland, J.A., 1971 Science and fishery management. J.Cons.CIEM, 33 (3):471–7

Gulland, J.A., 1971 (comp.), The fish resources of the ocean. West Byfleet, Surrey, Fishing News (Books) Ltd., 255 p.

Gulland, J.A., 1974 Guidelines for fishery management. Rome, FAO, IOFC/DEV/74/36:84 p.

Gulland, J.A., 1975 Manual of methods for fisheries resources survey and appraisal. Part 5. Objectives and basic methods. FAO Fish.Tech.Pap.0, (145):29 p.

Gulland, J.A., 1977 Metas y objectivos de la ordenación pesquera. FAO Doc.Téc.Pesca, (166):14 p. (publicado también en ingles y francés)

Gulland, J.A., 1977 (ed.), Fish populations dynamics. London, John Wiley and Sons, 372 p.

Harden-Jones, F.R., 1974 Sea fisheries research. London, Elek Science, 510 p.

Holden, M.J. y D.F.S Raitt, 1975 Manual de ciencia pesquera. Parte 2. Métodos para investigar los recursos y su aplicación. FAO Doc.Téc. Pesca, (115)Rev. 1:211 p. (publicado también en ingles y francés)

Kesteven, G.L., 1973 Manual de ciencia pesquera. Parte 1. Introducción a la ciencia pesquera. FAO Doc.Téc. Pesca, (118):45 p. (publicado también en ingles y francés)

Nicholson, A.J., 1933 The balance of animal populations. J.Anim.Ecol., 2:132–78

Odum, E.P., 1953 Fundamentals of ecology. Philadelphia, W.B. Saunders Co., 384 p.

Paloheimo, J.E. and L.M.Dickie, 1964 Abundance and fishing success. Rapp.P.-V.Réun.CIEM 155:152–63

Paulik, G.J., 1973 Studies of the possible form of the stock-recruitment curve. Rapp.P.-V. Réun. CIEM, 164:302–15

Paulik, G.J., A.S. Hourston and P.A. Larkin, Exploitation of multiple stocks by a common fishery. J.Fish.Res.Board Can., 24(12):27–37

Pella, J.J. and P.K. Tomlison, 1969 A generalized stock production model. Bull.I-ATTC, 13 (3): 420–96

Ricker, W.E., 1940 Relation of catch per unit effort to abundance and rate of exploitation. J.Fish.Res.Board Can., 5 (1):43–70

Ricker, W.E., 1954 Stock and recruitment. J.Fish.Res.Board Can., 11(5):559–623

Ricker, W.E., 1958 Handbook of computation for biological statistics of fish populations. Bull. Fish.Res.Board Can., (119):300 p.

Ricker, W.E., 1973 Linear regression in fishery research. J.Fish.Res.Board Can., 30(3):409–34

Ricker, W.E., 1973 Critical statistics from two reproduction curves. Rapp.P.-V.Réun.CIEM, 164: 331–40

Ricker, W.E., 1975 Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bull.Fish.Res.Board Can., (191):382 p.

Russell, F.S., 1931 Some theoretical considerations on the overfishing problem. J.Cons.CIEM, 6:3–27

Schaeffer, M.B., 1954 Some aspects of the dyn amics of populations important to the management of the commercial marine fisheries. Bull.I-ATTC, 1(2):25–56

von Bertalanffy, L., 1938 A quantitative theory of organic growth. Hum.Biol., 10(2):181–213

ISBN 92-5-300916-0 ISSN 1014-1138

9 789253 009169

M-40 T0169S/2/10.93/300