

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

CIENCIAS MAR
I. P. N.
BIBLIOT

CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

ANÁLISIS DE LAS RELACIONES ENTRE LA POBLACIÓN PARENTAL
Y EL RECLUTAMIENTO

VICTOR MANUEL GÓMEZ MUÑOZ

TESIS DE MAESTRIA

ESPECIALIDAD EN CIENCIAS PESQUERAS

RESUMEN	1
INTRODUCCION	3
ANTECEDENTES	7
METODOLOGIA	
Revisión Gráfica	37
Ajuste de Curvas	38
Modelos de Producción	39
Solución de la Ecuación de Equilibrio	44
Anomalías del Reclutamiento	47
RESULTADOS	
Revisión Gráfica	48
Modelo de Ricker, 48; modelo de Beverton-Holt, 51; modelo Beverton-Holt(2); de Cushing, 53; modelo Chapman(1), 53; modelo Chapman(2), 55; modelo Clark-Ricker, 56; modelo Clark-Beverton-Holt, 56; modelo de Deriso, 58; modelo de Shepherd, 60; modelo de Gómez-Muñoz, 60.	
Ajuste de Curvas	63
Modelos de Producción	70
Implicaciones teóricas, 70; curvas de producción de la sardina de California, 82.	
Anomalías o desviaciones del reclutamiento	92
DISCUSION	99
BIBLIOGRAFIA	110

Con el objeto de analizar la influencia de la relación entre la parentela y la progenie (S/R) en la evaluación de las poblaciones explotadas para su correcta administración, se revisaron las relaciones funcionales S/R desarrolladas por Ricker (1954), Beverton y Holt (1957), Cushing (1971), Chapman (1973), Parrish y MacCall (1978), Deriso (1980), Shepherd (1982) y Gómez Muñoz (1986a). En el análisis se consideraron los siguientes puntos de vista: (1) el significado biológico de sus parámetros y su relación con los diferentes tipos de mortalidad natural que se pueden presentar en los primeros estadios de vida de los peces; (2) los diferentes tipos de modelos de producción que se derivan de cada una de ellas, y (3) su intervención en la explicación y pronóstico de la variabilidad de los reclutamientos. A manera de ejemplo se usaron los datos de la sardina de California de Clark y Marr (1955) correspondientes al periodo 1932-1950.

No todos los modelos tienen fundamento teórico, y cuando lo tienen, el ajuste específico de un modelo S/R a una situación real, no indica el mecanismo biológico responsable de la regulación de la población, pues es posible deducir el mismo modelo S/R a partir de hipótesis diferentes. Con base en un análisis gráfico se encontraron cuatro tipos de curvas S/R que pueden representar una situación real; algunas de ellas pueden ser generadas por el mismo modelo. La diferencia conceptual entre esas curvas se basa en su capacidad de describir las mortalidades depensatoria o compensatoria, reclutamientos máximos y las pendientes en el origen.

Se formaliza y generaliza la metodología propuesta por Ricker (1958, 1973), Cushing (1973) y Gulland (1977) para simular curvas de producción en equilibrio a partir de una curva S/R. También se generalizan los resultados de Clark (1974) acerca de las condiciones en la curva S/R que generan curvas de producción en óvalo características de los colapsos depensatorios.

Para el caso de la sardina de California se encontraron dos tipos de curvas de rendimiento en equilibrio, uno en forma de domo generado por siete de los modelos S/R, y el otro en forma de óvalo generado por el resto. Los

rendimientos máximos sostenibles de la pesquería calculados a partir de tales curvas fluctúan entre 155,000 y 250,000 toneladas, muy por abajo de los rendimientos observados; asimismo, las mortalidades por pesca óptimas están alrededor de 0.4 y son inferiores a las que se aplicaron en esta pesquería. Los resultados de la aplicación de este enfoque en la sardina de California y que son compatibles con los de otros autores demuestran que esta población sufrió un colapso depensatorio ocasionado por la sobrepesca del reclutamiento, es decir, por la disminución de los reclutamientos por el incremento de la mortalidad en los primeros estadios debido a la baja densidad de la población parental.

Las anomalías o desviaciones de los reclutamientos de esta pesquería se calcularon porcentualmente respecto a cada uno de los modelos S/R y respecto a la media, encontrándose marcadas diferencias, tanto en los valores de las anomalías, como en sus propiedades como series de tiempo; se encontraron dos grandes grupos de modelos S/R en función del tipo de anomalías que generaron para el caso particular de la sardina, y tres respecto a las propiedades de los correlogramas de cada serie de anomalías.

Además de las diferencias en el tipo de anomalías que cada modelo S/R es capaz de generar, destacó el hecho de que las anomalías respecto a la media se distinguen notoriamente del resto, llamando la atención acerca de la consideración que se debe hacer o no del tamaño de la población parental para describir y explicar las anomalías de los reclutamientos. Debido a esto y a pesar de que se encontraron anomalías exageradamente grandes en los reclutamientos de la sardina de California, que podría pensarse que oscurecen la relación S/R, la influencia del tamaño de la población parental no resultó de ninguna manera despreciable.

INTRODUCCION

Diversos autores han abordado de manera general la problemática de la relación entre la población parental y el reclutamiento (denotada en lo sucesivo como S/R), y su importancia en el ámbito de la dinámica de poblaciones y la administración de pesquerías. Destacan los trabajos de Ricker (1975,1977), Cushing (1975,1977), Gulland (1983) y Sparre (1986), los cuales se resumen en secuencia histórica en los siguientes párrafos. En el capítulo de antecedentes se tratan al detalle los aspectos que se abordan en este trabajo.

La abundancia de una población que sostiene a una pesquería depende en gran medida de los reclutamientos periódicos de peces jóvenes que la mantienen en un nivel adecuado, tanto para la pesca como para la supervivencia de la población parental. Esto originó que en un principio las principales medidas administrativas para el ordenamiento de las pesquerías se concentraran en asegurar la reproducción y el reclutamiento mediante el cierre de las temporadas de pesca en épocas y zonas adecuadas, o la protección de los lugares de desove, eclosión y crecimiento, o bien, mediante el control del tamaño o de la edad de los peces que asegure su participación en el desove, por lo menos una vez.

Pronto surgió la duda de hasta donde el reclutamiento de peces a la pesquería depende del tamaño de la población parental desovante. La acumulación de las evidencias científicas mostraron que existían fuertes diferencias en el éxito reproductivo de un año a otro aunque el tamaño de la población parental fuese suficiente y similar, demostrando que la variación en las condiciones ambientales podría dar lugar a grandes fluctuaciones del reclutamiento.

La búsqueda del tipo de relación entre la población parental y el subsecuente reclutamiento a la pesquería o fuerza de la clase anual, es un problema central en el estudio de la dinámica de poblaciones.

Debido a que en general las hembras de los peces son extremadamente fecundas, en un principio se creía que después de cada temporada de desove era posible reconstruir una población con una biomasa parental muy limitada; sin embargo, en ciertos casos el tamaño de la población parental puede contribuir más a las fallas del reclutamiento que el ambiente. Asimismo el tamaño de la porción madura de la población no necesariamente determina directamente la magnitud del reclutamiento, pudiendo ocurrir que grandes poblaciones parentales generen bajos reclutamientos debido a fenómenos de competencia intraespecífica (entre los mismos huevos o larvas, o entre adultos y juveniles), competencia interespecífica cuando se traslapa el nicho ecológico de la especie con el de otras, depredación a través de un estímulo generado por la abundancia excesiva de presas, incluyendo el canibalismo ejercido por los adultos sobre los juveniles o sobre los individuos en los primeros estadios de su ciclo de vida. Lo anterior también se relaciona con la capacidad del medio para mantener una cantidad limitada de reclutas, se puede también implicar un proceso de regulación de la especie que dependa de la población parental en la etapa en que se generan reclutamientos por debajo de la que tolera el ambiente, pues una vez que se sature no sería posible incorporar más reclutas, independientemente del tamaño de la parentela. Todos los fenómenos de esta índole actúan como mecanismos naturales de regulación de la especie, que a fin de cuentas se traducen en diferentes tasas de mortalidad en los primeros estadios de los peces.

El estudio de las implicaciones de la mortalidad denso-dependiente en los primeros estadios de desarrollo de los peces, enfocado principalmente a la explicación de la relación entre la parentela y la progenie, ha generado una considerable producción científica en los últimos 50 años. La mayor parte de los trabajos tratan sobre la determinación de una relación funcional o paramétrica entre la población parental y el reclutamiento, y sus posibles consecuencias en la estimación de la producción en equilibrio. Sin embargo, la gran variabilidad del reclutamiento en términos del tamaño de la población parental que lo genera, ha sido el denominador común en la mayoría de los ejemplos que se han abordado, desalentando a muchos autores a usar tales relaciones funcionales para proponer medidas administrativas de los recursos pesqueros, y motivando a otros a incorporar parámetros ambientales en tales relaciones. Existen también interesantes modelos no paramétricos que se han desarrollado con el objeto de explicar la relación población parental-reclutamiento desde un punto de vista probabilístico.

Actualmente hay una fuerte corriente de investigación dedicada a estudiar la variabilidad del reclutamiento a partir de estimaciones de abundancia y mortalidad en huevos y larvas en relación con algunas variables abióticas. Durante la última década se han generado nuevos modelos para explicar la relación funcional entre la parentela y la progenie, y recientemente se ha demostrado la existencia de este tipo de relaciones en pesquerías tropicales.

Ante la vigencia de la problemática planteada y la gran diversidad de enfoques para abordarla, el presente trabajo se planteó con el propósito general de **discutir el uso de las relaciones S/R en la evaluación de las poblaciones explotadas para su correcta administración.**

Se analizan doce relaciones funcionales entre la población parental y el reclutamiento, considerando: (1) el significado biológico de sus parámetros y su relación con los diferentes tipos de mortalidad natural que se pueden presentar en los primeros estadios de vida de los peces; (2) los diferentes tipos de modelos de producción que se derivan de cada una de ellas y sus posibles consecuencias en la generación de medidas de administración pesquera, y (3) su intervención en la explicación y pronóstico de la variabilidad de los reclutamientos. Se toman como ejemplo los datos de la pesquería de la sardina, de California, *Sardinops sagax*, de Clark y Marr (1955), correspondientes al periodo 1932-1950; este ejemplo se justifica por la proximidad de esta pesquería y el hecho de que importantes poblaciones de dicha especie se estén actualmente explotando en México.

ANTECEDENTES

El término "stock", ampliamente utilizado en la literatura sobre biología pesquera, no es una palabra aceptada en nuestro idioma. En este trabajo se usa "población parental". Para muchos propósitos de la evaluación de poblaciones, la elección y definición de una unidad de población parental¹ puede ser meramente operacional, dependiendo de los modelos que se vayan a usar, los problemas que se intentan resolver, y el volumen y detalle de la información disponible (Gulland, 1983). Para el estudio de la relación S/R la definición de población parental dada por Cushing (1975) resulta apropiada: "población parental es una unidad poblacional que tiene sólo una área de desove a la cual los adultos regresan año tras año y que está contenida dentro de los sistemas de corrientes usados por la población parental para mantenerse dentro de la misma área geográfica".

Desde un punto de vista más general, se puede decir que la unidad de población parental es un grupo de peces que puede ser tratado como unidad homogénea e independiente, esto es, que las posibles diferencias e intercambios con otros grupos pueden ser ignorados sin hacer que las conclusiones alcanzadas se aparten de la realidad (Gulland, 1983).

El movimiento de los peces durante su ciclo de vida desde las zonas de desove a las de crianza y crecimiento, de éstas a las de alimentación y crecimiento, y el regreso hacia las de reproducción, también sirve de referencia para establecer una unidad de población parental cuando este triángulo se realiza dentro de una área geográfica específica y bien delimitada (Cushing, 1975). Dentro de áreas pequeñas en las que los individuos están sujetos a condiciones promedio, algunas

¹ Los nombres de los conceptos importantes se indicaran con negritas cada vez que se define el significado que se les dara en este trabajo.

diferencias en el comportamiento de los individuos o entre las zonas que habitan pudieran ser ignoradas; esto no parece ser razonable en grandes áreas de distribución pues dentro de una especie puede haber diferencias bien marcadas y consistentes.

La recuperación y mantenimiento de las poblaciones depende primordialmente de la fuerza de la clase anual o reclutamiento, es decir del número de peces jóvenes de una cohorte o clase anual que se incorporan a la porción adulta de la población, que su vez está fuertemente relacionada con el éxito reproductivo de la especie en cada temporada de desove (Sparre, 1986).

El conocimiento de los procesos reproductivos es usado en ocasiones para explicar grandes fluctuaciones en abundancia debidas a fallas en la supervivencia de los primeros estadios. Por ejemplo, una característica de algunas de las especies más fecundas es que ellas fluctúan más en su abundancia que las menos fecundas, y frecuentemente se analiza si tales fluctuaciones son debidas a causas naturales o a los efectos de la pesca (Royce, 1972).

El problema de la relación entre la parentela y la progenie se define como el grado en que el reclutamiento depende de la densidad o abundancia de la población parental (Gulland, 1983; Sparre, 1986).

La característica más obvia del patrón de reclutamiento en la mayoría de las poblaciones es que adolece de una relación evidente con la abundancia de la población parental, e incluso es más claro que la fuerza de una clase anual está determinada por los factores ambientales que afectan a los peces durante sus primeros estadios de vida. Sin embargo, la intensidad del reclutamiento no puede ser completamente independiente de la abundancia de la parentela, pues la población parental determinará una distribución de posibles

reclutamientos y el reclutamiento efectivo será seleccionado por los factores ambientales (Gulland, 1983).

A pesar de que en un principio se creía que gracias a la gran fecundidad de la mayoría de los peces, era posible recuperar las poblaciones parentales con una biomasa parental limitada, y que las características del ambiente abiótico eran las que, independientemente del tamaño de la población adulta, determinaban la supervivencia en el periodo de huevo a recluta, Pauly (1984) menciona que los trabajos realizados en las décadas de los años sesentas y setentas sugieren que muchas poblaciones muestran relaciones entre la parentela y la progenie.

La sobrepesca del reclutamiento ocurre cuando el tamaño de la población parental se reduce a un nivel en el que el reclutamiento producido está muy por debajo de los generados por poblaciones parentales mayores (Gulland, 1983; Sparre, 1986). La sobrepesca del reclutamiento ha sido la causa de la mayoría de los colapsos que han tenido muchas poblaciones parentales de peces (Murphy, 1966; Pauly, 1984). Según Cushing (1977), se ha demostrado que la pesca es la causa de la tendencia descendente en las series de tiempo de los reclutamientos.

Los cuatro tipos de relaciones S/R que se han reconocido son (Pauly, 1984): (1) el reclutamiento se incrementa continuamente hacia una asíntota; (2) el reclutamiento se incrementa en proporción a una potencia de la biomasa parental o del número de huevos depositados; (3) el reclutamiento se incrementa hasta un máximo a niveles intermedios de la población parental, decreciendo entonces al aumentar la parentela; (4) las que se convierten en relaciones S/R en sentido estricto, conforme a los puntos anteriores, después de remover los efectos simultáneos de los factores ambientales.

Ricker (1975) comenta algunas características deseables en una curva S/R: (1) debe iniciarse en el origen, pues si no hay adultos no hay reproducción; (2) no debe caer al eje X en niveles altos de la población parental, pues no parece posible que la reproducción pudiera ser eliminada completamente en altas densidades; (3) la tasa de reclutamiento, definida como el cociente R/S, debería decrecer continuamente al incrementar la población parental; (4) el reclutamiento debe exceder el nivel de la parentela sobre alguna parte del intervalo de la población parental (cuando son medidos en unidades equivalentes), pues de otra manera la población parental no podría persistir.

Los modelos con los que se ha intentado explicar la dependencia del reclutamiento, en términos del tamaño de la población parental, se pueden considerar, en general, de tres tipos: (1) los que generan curvas S/R o modelos paramétricos, esto es, relaciones funcionales en sentido estricto entre la abundancia de la parentela y de la progenie; (2) los que incluyen variables ambientales en una relación funcional S/R, referidos como modelos con variables ambientales; y (3) los que plantean la relación S/R desde un punto de vista probabilístico o modelos no-paramétricos o estocásticos. De los modelos del primer tipo, objeto de estudio de este trabajo, se encontraron 12 relaciones funcionales debidas a Ricker (1954), Beverton y Holt (1957), Cushing (1971), Chapman (1973), Parrish y MacCall (1978), Deriso (1980), Shepherd (1982) y Gómez Muñoz (1986).

La primera teoría sobre la generación del reclutamiento en términos de la parentela fue escrita por Ricker (1954), quien consideró que la población se estabiliza por medio del canibalismo. La mortalidad compensatoria o denso-dependiente es uno de los mecanismos que no permiten que una población crezca indefinidamente, aumentando la mortalidad cuando se incrementa la población (Royce, 1972; Clark, 1974). Ricker supuso que en la

población parental madura no ocurre mortalidad compensatoria, basado en que los peces en sus primeros estadios de vida son más vulnerables y por lo tanto ofrecen más oportunidades para que se manifiesten los efectos de la compensación. Al establecer que la abundancia de los depredadores es proporcional a la tasa instantánea de mortalidad de la presa y que todas las demás causas de mortalidad son independientes de la densidad, Ricker dedujo el siguiente modelo que genera una curva S/R en forma de domo:

$$z = w e^{a(1-w)} \quad (1)$$

donde $z=R/R_r$, $w=S/S_r$, $a=S_r/S_m$, S y R representan la población parental y reclutamiento respectivamente, $S_r=R_r$ es el nivel de reemplazamiento y S_m es la población parental que produce el máximo reclutamiento.

Beverton y Holt (1957) dedujeron el modelo de Ricker basados en la suposición de que la edad a partir de la cual las larvas se liberan de las más fuertes causas de mortalidad como la depredación, depende inversamente de la cantidad de alimento ingerido, que a su vez depende de la densidad inicial de los huevos. La expresión que encontraron, algebraicamente equivalente a (1), es:

$$R = ASe^{-BS} \quad (2)$$

Los parámetros A y B están asociados a la mortalidad denso-independiente y compensatoria respectivamente. La importancia de tal deducción radica, por un lado, en el hecho de que prácticamente fue hecha simultáneamente al desarrollo original del modelo (según lo aclaran los autores) y, por otro, que la expresión (2) resultó ser la forma más usual del modelo.

Beverton y Holt (1957) desarrollaron otro modelo S/R resolviendo la siguiente ecuación diferencial de la abundancia N_t de una cohorte, entre los límites de integración, $t=0$ (cuando la abundancia es el número inicial de huevos N_0) y la edad de reclutamiento t_r :

$$\frac{dN}{dt} = - M N_t \quad (3)$$

al suponer que la mortalidad natural M está desglosada en la forma:

$$M = M_1 + M_2 N_t \quad (4)$$

donde M_1 es el componente denso-independiente y M_2 es el denso-dependiente o compensatorio, pues su contribución a la mortalidad natural depende de la abundancia N_t de la cohorte a cualquier edad entre los estadios de huevo hasta recluta. En estas condiciones, la solución de la ecuación diferencial (3) genera el modelo:

$$R = \frac{S}{A S + B} \quad (5)$$

La curva S/R descrita por la expresión (5) es creciente y asintótica al valor máximo $1/A$, que se interpreta como la máxima cantidad de reclutas que el medio puede soportar. En este caso el parámetro A es el asociado con la mortalidad compensatoria y B con la denso-independiente.

Harris (1975) mostró que la expresión (2) también es el resultado de resolver la ecuación diferencial (3) desglosando la mortalidad natural entre los estadios de huevo y recluta en la forma:

$$M = M_1 + k N_0 \quad (6)$$

donde ahora k es el componente población parental-dependiente o "stock-dependiente" (según fue definido por Harris, 1975) o bien dependiente del número inicial de huevos. Además muestra explícitamente la relación entre los parámetros de los modelos de Ricker y de Beverton y Holt con α , M_1 , M_2 y k (que en los sucesivos llamaremos coeficientes naturales); para el modelo de Ricker se tiene:

$$A = \alpha e^{-M_1 t_r} \quad \text{y} \quad B = \alpha k t_r \quad (7)$$

y para el modelo de Beverton y Holt:

$$A = \frac{M_2}{M_1} (e^{M_1 t_r} - 1) \quad \text{y} \quad B = \frac{e^{M_1 t_r}}{\alpha} \quad (8)$$

donde $\alpha = \frac{N_0}{S}$ es la fecundidad media o número de huevos por individuo.

Las relaciones funcionales (2) y (5) han sido consideradas como los modelos clásicos entre la población desovante y el subsecuente reclutamiento, y en consecuencia han sido ampliamente estudiadas y aplicadas. Ricker (1973) realiza una tabulación de todas las derivaciones importantes de ambas curvas S/R, como por ejemplo el valor del reclutamiento máximo, el nivel de población parental que lo genera, el nivel de reemplazamiento, la captura en equilibrio, el rendimiento máximo sostenible, etc.

Beverton y Holt (1957) modificaron el modelo de Ricker con el objeto de explicar la relación entre la densidad de los adultos y el reclutamiento del eglefino del Banco Georges bajo la suposición

de que la mortalidad causada por la depredación es ejercida por los mismos adultos haciendo dicha mortalidad proporcional al número inicial de huevos. El modelo resultante es:

$$R = A S e^{-(MS+CS^2)}, \quad (9)$$

donde los parámetros no son interpretados por los autores ni consideran que el mecanismo descrito por este modelo sea el verdadero, a pesar de que logran un buen ajuste a los datos.

Cushing (1971) analizó relaciones S/R en salmones, clupeidos, pleuronéctidos y gádidos con el modelo:

$$R = A S^B \quad (10)$$

donde B es un índice de denso-dependencia. El modelo no tiene fundamento teórico y solo lo usó para comparar el índice entre los grupos de peces mencionados y encontró que estuvo inversamente relacionado con la raíz cúbica de la fecundidad, concluyendo que la denso-dependencia está ligada a la distancia que hay entre los huevos y las larvas en el mar.

Chapman (1973) analiza enfoques teóricos diferentes a los empleados hasta entonces para derivar modelos S/R y a manera de ejemplo deduce el modelo de Ricker, el de Beverton y Holt (dos veces, es decir, a partir de dos enfoques distintos entre sí y diferentes al empleado por Beverton y Holt), otro modelo asintótico similar al de Beverton y Holt, y dos nuevos modelos. La contribución teórica de Chapman es notable porque además de plantear nuevos enfoques, útiles para abordar una relación S/R, demuestra que el mismo modelo puede responder a diferentes suposiciones teóricas que gobiernan el proceso; por ejemplo, en un principio se pensó que el modelo de Ricker era aplicable sólo a poblaciones reguladas por medio del canibalismo, y como se vio

arriba, las deducciones de Beverton y Holt (1957) y de Harris (1975) de ese modelo se derivaron de otras hipótesis. Chapman (1973) deduce el modelo de Ricker suponiendo que el tiempo que los individuos de los primeros estadios pasan en una situación vulnerable es proporcional a su número inicial y que durante ese tiempo, la tasa de mortalidad es constante.

Otro enfoque que establece Chapman (1973) es el de la territorialidad: cuando el incremento de la población parental induce a algunos miembros de la población a ocupar nichos menos favorables, disminuye la supervivencia de los juveniles en tales nichos. Para cada función decreciente que describa algebraicamente la supervivencia en términos del empobrecimiento de los nichos se tendrá un modelo S/R diferente, de modo que teóricamente este enfoque generaría una familia de curvas S/R. Para una elección particular de la mencionada función de supervivencia, Chapman deduce un modelo asintótico similar al de Beverton y Holt, y para otra, deduce el propio modelo de Beverton y Holt, aunque no tiene elementos para decidir cual de las dos funciones de supervivencia usadas se debería elegir.

Chapman (1973) menciona que muchos autores han enfatizado la importancia de la alimentación en el proceso de la densidad-dependencia y establece las hipótesis de un modelo S/R que él desarrolló para las focas: (1) el peso ganado por los cachorros es proporcional al alimento ingerido por las hembras que los crían descontando la energía requerida para su mantenimiento y movimiento; (2) el área de alimentación es proporcional a la población; y (3) la probabilidad de supervivencia es proporcional al alimento ingerido. El modelo derivado de estos supuestos es:

$$R = A S^{3/2} - B S^2$$

Chapman (1973) también establece hipótesis que sirven para generar modelos S/R incorporando directamente el efecto de la limitación de alimento: (1) la tasa de mortalidad en los primeros estadios depende de alguna forma de la fuente de alimento, y (2) la tasa de disminución del alimento disponible es proporcional al producto del número de individuos por la cantidad misma de alimento, esto es:

$$\frac{dN}{dt} = - N g(N,F) \quad \text{y} \quad \frac{dF}{dt} = - c N F \quad (12)$$

donde $g(N,F)$ es la tasa de mortalidad natural de los primeros estadios en función de la abundancia N y la cantidad de alimento F , y c es una constante.

Cuando Chapman (1973), por simplicidad, usa el caso particular siguiente:

$$g(N,F) = - g_1 e^{-g_2 F} \quad \text{y} \quad \frac{dF}{dt} = - c N \quad (13)$$

deduce el modelo:

$$R = \frac{A + S}{1 + \frac{B}{S} e^{-c S}} \quad (14)$$

Sin embargo, ese autor encontró que la dificultad de resolver las ecuaciones (12) para diferentes situaciones hace que este enfoque no sea muy fructífero para la generación de modelos S/R; generalizó la idea del modelo de la expresión (11) sobre las limitaciones que el alimento impone al crecimiento individual en peso, a saber: (1) la tasa de crecimiento es proporcional a alguna función decreciente de N y (2) la tasa de mortalidad es constante durante tal periodo de vulnerabilidad. Con este enfoque deduce el modelo de Beverton y Holt al suponer que la tasa de crecimiento

disminuye inversamente con la abundancia. Chapman (1973) concluye finalmente que también este último enfoque conduce a ecuaciones diferenciales muy difíciles de resolver.

En la misma línea de investigación que la presentada por Chapman (1973), se puede considerar el trabajo de Shepherd y Cushing (1980), en el que deducen el modelo de Beverton y Holt de la expresión (5) bajo la hipótesis de que el crecimiento de las larvas depende de la disponibilidad de alimento, y debido a que su vulnerabilidad a los depredadores está en función del tamaño de la larva, su mortalidad también depende del crecimiento; en este caso los parámetros del modelo tienen una interpretación particular, pues uno de ellos está relacionado directamente con la mortalidad causada por los depredadores y el otro con la abundancia del alimento de las larvas.

Clark (1974) explora las consecuencias de la hipótesis de que la formación de cardúmenes es un medio efectivo para reducir la depredación, problema que cae en el contexto de la mortalidad denso-dependiente, debido a que la supervivencia se incrementa con el tamaño de los cardúmenes, hasta cierto límite, y las pérdidas debidas a la depredación serían mayores a niveles bajos de población. La hipótesis implica densificación en la relación S/R en el sentido como la definen Larkin et al. (1964): conjunto de mecanismos que incrementan las tasas de mortalidad a bajos niveles de la población parental.

Clark (1974) establece que la densificación será crítica cuando la fertilidad media sea demasiado pequeña para contrarrestar la mortalidad a bajos niveles de población donde la formación de cardúmenes es ineficiente.

El análisis de Clark (1974) sugiere que el colapso repentino de una población puede suceder en la explotación de especies que

forman cardúmenes y que normalmente están sujetas a una fuerte depredación. Tales colapsos pueden resultar directamente de la sobrepesca del reclutamiento, llamados colapsos depensatorios, o indirectamente como resultado de las fluctuaciones inducidas por el ambiente sobre una población explotada que ha reducido significativamente su capacidad de volver a su estado original.

Clark (1974) demuestra teóricamente que los colapsos depensatorios sólo se presentan cuando la curva S/R muestra mortalidad depensatoria, que se observa como una concavidad cerca del origen, cuyo punto de inflexión corresponde al nivel crítico de la población parental, ya que al reducir su abundancia por debajo de él sobreviene el colapso.

Clark (1974) menciona que mientras no se conozcan los mecanismos que originan los colapsos y que tanto se pueden atribuir a la pesca, los criterios de administración que se propongan no pueden ser confiables. Clark comenta que la excepcional fecundidad de la mayoría de los peces solamente incrementa la dificultad para comprender la ocasional y repentina desaparición de grandes poblaciones.

Con el objeto de determinar si las hipótesis de Clark (1974) pueden mejorar la relación S/R en una población parental que ha sufrido fallas en sus reclutamientos, Parrish y MacCall (1978) incluyen un término depensatorio en los modelos de Ricker y de Cushing y definen el modelo "Clark-Ricker" :

$$R = A S e^{-BS} e^{-C/S} \quad (15)$$

y el modelo "Clark-Cushing" :

$$R = A S^B e^{-C/S} \quad (16)$$

En las expresiones (15) y (16), los parámetros A y B siguen teniendo el mismo significado que en los modelos originales, y el parámetro C será el relacionado con la mortalidad depensatoria al generar una concavidad cerca del origen en la curva S/R.

Aunque Parrish y MacCall (1978) no lo incluyen, análogamente se puede también definir el modelo "Clark-Beverton-Holt":

$$R = \frac{S e^{-C/S}}{A S + B} \quad (17)$$

Bajo la hipótesis de que los reclutas están sujetos a una limitación de presas y a competencia intraespecífica, Deriso (1980) desarrolla el siguiente modelo que generaliza los modelos de Ricker y Beverton-Holt (expresión 5):

$$R = \frac{A S}{(1 + B S)^C} \quad (18)$$

Schnute (1985) presenta un análisis más completo de dicho modelo mediante la siguiente expresión algebraica equivalente a la original:

$$R = A S (1 - B C S)^{1/C} \quad (19)$$

para demostrar las siguientes implicaciones que muestran cuatro modelos S/R derivados de sendos casos particulares de la expresión (19):

$$\begin{aligned} B = 0 \quad \text{ó} \quad C = -\infty &\rightarrow R = A S \\ C = -1 &\rightarrow R = A S / (1 + B S) \\ C = 0 &\rightarrow R = A S e^{-B S} \\ C = 1 &\rightarrow R = A S (1 - B S) \end{aligned}$$

La última de estas implicaciones es la derivación de un modelo S/R parabólico que Schnute (1985) atribuye a Schaefer (1954), quien presenta una relación de ese tipo entre la tasa de incremento anual de la población y la abundancia media de la misma, aunque el autor no la maneja explícitamente como una relación S/R.

En Shepherd (1982) se presenta el siguiente modelo S/R que el autor propone como una generalización enteramente algebraica del modelo de Beverton Holt mediante la inclusión de un parámetro exponencial:

$$R = \frac{A S}{1 + (B S)^C} \quad (20)$$

Además, la relación funcional anterior genera curvas S/R del tipo de Ricker para $C > 1$, y similares a las del modelo de Cushing para $0 < C < 1$.

En Gómez Muñoz (1986) se plantea de nuevo la ecuación diferencial (3) para generar una relación general S/R mediante la agrupación de los componentes denso-dependiente M_2 y población parental-dependiente k de las expresiones (4) y (6) en el siguiente desglose de la mortalidad natural en los primeros estadios de vida de los peces:

$$M = M_1 + k N_0 + M_2 N_t \quad (21)$$

donde M_1 sigue siendo el componente denso-independiente, N_0 el número inicial de huevos y N_t la abundancia de la cohorte a la edad t ; en estas circunstancias la solución de la ecuación diferencial es el modelo:

$$R = \frac{A S e^{-B S} + A B C S^2 e^{-B S}}{1 + D S + A E S e^{-B S}} \quad (22)$$

donde $D = B C - A E e^{1/\alpha}$ y los parámetros A, B, C Y E se relacionan con los coeficientes naturales como sigue:

$$A = \alpha e^{-M_1 t_r}, \quad B = \alpha k t_r, \quad C = \frac{1}{M_1 t_r} \quad \text{y} \quad E = -\frac{M_2}{M_1} \quad (23)$$

Entonces, en ausencia de la mortalidad compensatoria M_2 , la expresión (22) genera el modelo de Ricker, y cuando $k=0$ el modelo de Beverton-Holt. Al ajustar este modelo a datos S/R específicos, los coeficientes naturales M_1 , M_2 , k y α se pueden estimar a partir de las relaciones mencionadas arriba, entre éstos y los parámetros del modelo.

Las relaciones funcionales S/R de las expresiones (2), (5), (9), (10), (11), (14), (15), (16), (17), (18), (20) y (22), con las notaciones establecidas en ellas, se analizan en este trabajo. Las referencias a estas relaciones funcionales se harán usando los nombres de sus autores, especificando la expresión (9) como modelo de "Beverton-Holt (2)" para distinguirla del modelo clásico de Beverton-Holt de la expresión (5); asimismo las expresiones (11) y (14) serán referidas como modelos de "Chapman (2)" y "Chapman (1)" respectivamente.

Entre los modelos S/R que incorporan a las relaciones funcionales parámetros asociados explícitamente con variables ambientales se pueden mencionar los que se presentan en Doi (1973), Paulik (1973), Parrish y MacCall (1978), Csirke (1980), Pauly (1982), García (1983), Reish *et al.* (1985), Stocker *et al.* (1985), Tang (1985) y Crecco *et al.* (1986), que aunque están fuera del contexto del presente trabajo, se comentarán brevemente.

Doi (1973) estudia la abundancia de larvas de *Ammodytes personatus* por medio de la técnica estadística de componentes

principales entre los factores: temperatura del agua, abundancia de la población parental, la fracción madura de los individuos de la edad 1, clorinidad, total de días al año con vientos del oeste y superficie del área de desove. Con los tres primeros componentes principales explica el 87% de la variabilidad total y encuentra una buena correlación lineal entre la abundancia de las larvas y el primer componente principal, lo cual constituye en sí un modelo de regresión lineal múltiple entre el reclutamiento y los factores mencionados.

Paulik (1973) comenta la influencia de los parámetros ambientales en las propiedades que debería describir una relación S/R y menciona que para muchas especies marinas la localización y el tiempo del desove con respecto a los factores ambientales que actúan durante la incubación y el desarrollo inicial de las larvas son más importantes que el número de huevos depositados. Dice que los factores físicos que influyen la deriva larvaria, tales como la dirección e intensidad del viento, pueden controlar el reclutamiento sobre la mayor parte del intervalo de densidades de la población parental de las especies marinas con alta productividad. Ejemplifica con la sincronización que existe entre el desove de *Calanus* y la crianza de las larvas de arenque, que es uno de los factores más importantes en la determinación de la fuerza de las clases anuales de arenque, pues sus larvas se alimentan de huevos de *Calanus*. Paulik (1973) menciona una relación S/R para una especie de trucha, en la que se incorpora en una expresión parabólica un factor ambiental biótico, que es la densidad de juveniles. También comenta una modificación del modelo de Beverton y Holt para describir el reclutamiento de una especie de patos en términos de la abundancia parental y el número de charcas existentes en determinada época del año.

Parrish y MacCall (1978) incorporan parámetros ambientales a los modelos de Ricker y Cushing por medio de factores

exponenciales, de manera análoga a como incluyeron el término dependiente de las expresiones (15) y (16), los cuales, después de convertir el modelo en una expresión lineal por medio de una transformación logarítmica, se ajustan por regresión lineal múltiple. Los factores ambientales que consideran son: la temperatura superficial del mar, el nivel medio del mar, índices de surgencias y la divergencia del transporte de Ekman. La mayor correlación la obtienen con el modelo "Transporte de Ricker", que es el obtenido al incorporar en el modelo de Ricker los dos últimos factores mencionados.

Csirke (1980) modifica el modelo de Ricker incorporando como parámetro un índice de concentración Q de la biomasa reproductiva en una fórmula en la que se expresa el reclutamiento en función de la biomasa y la densidad de la población parental. Después de un análisis de las condiciones que modifican el coeficiente de capturabilidad (q) en la pesquería de la anchoveta del Perú, concluye que los parámetros Q y q están relacionados directamente y demuestra que hay una correspondencia entre los valores de Q y las condiciones oceanográficas observadas, pues altos valores de Q se asocian con el inicio de fenómenos "El Niño", valores alrededor de uno indican las condiciones normalmente frías del mar en el área de distribución de dicha especie, y los valores bajos de Q con años anormalmente fríos.

Pauly (1982) construyó un modelo S/R para el camarón del Golfo de Tailandia en el que el reclutamiento depende directamente de una potencia de la abundancia de la población parental e inversamente de una potencia de la biomasa de los depredadores y competidores establecidos en su área de distribución, misma que representa el control que ejerce la comunidad sobre los reclutamientos de esa especie.

principales entre los factores: temperatura del agua, abundancia de la población parental, la fracción madura de los individuos de la edad 1, clorinidad, total de días al año con vientos del oeste y superficie del área de desove. Con los tres primeros componentes principales explica el 87% de la variabilidad total y encuentra una buena correlación lineal entre la abundancia de las larvas y el primer componente principal, lo cual constituye en sí un modelo de regresión lineal múltiple entre el reclutamiento y los factores mencionados.

Paulik (1973) comenta la influencia de los parámetros ambientales en las propiedades que debería describir una relación S/R y menciona que para muchas especies marinas la localización y el tiempo del desove con respecto a los factores ambientales que actúan durante la incubación y el desarrollo inicial de las larvas son más importantes que el número de huevos depositados. Dice que los factores físicos que influyen la deriva larvaria, tales como la dirección e intensidad del viento, pueden controlar el reclutamiento sobre la mayor parte del intervalo de densidades de la población parental de las especies marinas con alta productividad. Ejemplifica con la sincronización que existe entre el desove de *Calanus* y la crianza de las larvas de arenque, que es uno de los factores más importantes en la determinación de la fuerza de las clases anuales de arenque, pues sus larvas se alimentan de huevos de *Calanus*. Paulik (1973) menciona una relación S/R para una especie de trucha, en la que se incorpora en una expresión parabólica un factor ambiental biótico, que es la densidad de juveniles. También comenta una modificación del modelo de Beverton y Holt para describir el reclutamiento de una especie de patos en términos de la abundancia parental y el número de charcas existentes en determinada época del año.

Parrish y MacCall (1978) incorporan parámetros ambientales a los modelos de Ricker y Cushing por medio de factores

García (1983) hace una revisión detallada de las relaciones S/R disponibles en camarón, así como de las variaciones de abundancia controladas por el ambiente, y concluye que con la información de que dispone no se puede demostrar que los reclutamientos de camarón sean una función del tamaño de la población parental. Sin embargo, al analizar la información sobre una base mensual, establece algunas relaciones S/R estacionales, las cuales interpreta en forma tridimensional usando algún factor ambiental, en lugar de tomarlas como relaciones S/R en sentido estricto.

Reish *et al.* (1985) encuentran que excluyendo la temperatura y el transporte de Ekman del análisis S/R de una especie de sábalo del Atlántico, el modelo de Beverton y Holt se ajusta con un buen nivel de significación.

Tang (1985) modifica el modelo de Ricker para tomar en cuenta la variabilidad inducida por el ambiente en los reclutamientos, haciendo depender funcionalmente el parámetro A, de la expresión (2), de las variables ambientales. Después de calcular los parámetros del modelo de Ricker que describen el mecanismo general dentro del periodo considerado, para cada temporada se calculan directamente del modelo los valores anuales del parámetro A en términos del parámetro B general y el dato S/R correspondiente, los cuales se relacionan con las variables ambientales por medio de una combinación lineal entre ellas, cuyos parámetros se calculan mediante las técnicas usuales de regresión lineal múltiple. El modelo resultante produce una familia de curvas S/R cuyo uso propone para mejorar la comprensión de la relación S/R y tener más bases para la predicción de los reclutamientos y la administración de las pesquerías. Para el caso de la pesquería de jaiba de la Bahía de Chesapeake, las variables ambientales seleccionadas según su significación fueron: la energía radiante media mensual, el flujo anual de la corriente, la salinidad

promedio anual, la mínima temperatura del agua en invierno y su promedio anual. El modelo ajustado tuvo una correlación altamente significativa y la serie de valores calculados del reclutamiento describe bastante bien la de los observados.

Crecco *et al.* (1986) desarrollan modelos S/R dependientes del ambiente para pronosticar los reclutamientos y evaluar los efectos de la denso-dependencia en *Alosa sapidissima* en el Rio Connecticut, incorporando las variables ambientales flujo del rio, temperatura del agua y precipitación pluvial en modelos de regresión lineal múltiple. Encuentran que los coeficientes denso-dependientes son significativos y que estos procesos están ocultos por la variabilidad climática inducida en el reclutamiento.

Para terminar con el tema de la incorporación de parámetros ambientales en los modelos S/R, se hará una mención especial del trabajo de Murphy (1982), en el que se revisan las relaciones S/R en poblaciones parentales de peces tropicales, como las encontradas por Pauly (1980) para *Lactarius lactarius* y *Psettodes erumei* del Golfo de Tailandia. Murphy discute las diferencias del problema entre los ecosistemas tropicales y templados y, a partir de la poca información disponible sobre los reclutamientos de peces tropicales, encuentra que la situación no es muy diferente; por ejemplo, demuestra que la amplia duración del desove (y el reclutamiento) de los peces tropicales no resiste un cuidadoso escrutinio como elemento distintivo de los peces de aguas templadas. La mayor parte de las especies tropicales analizadas tienen una dinámica reproductiva similar a la de las templadas, caracterizadas por una periodicidad en el desove y el reclutamiento. La mayoría de las relaciones S/R en poblaciones tropicales muestran denso-dependencia y concluye que no es necesario recurrir a interacciones interespecíficas como el principal factor que controla la reproducción. Menciona dos casos

de relaciones S/R que fueron mejoradas al incorporar términos que representan el efecto del ambiente, una de ellas fue el caso de la anchoveta peruana, comentado arriba, y otro el de la anchoveta de Palau (*Stolephorus heterolobus*) en la que se encontró que el modelo de Ricker se ajusta pobremente con una correlación lineal $r^2=0.257$, que fue mejorada a $r^2=0.56$ al incorporar la precipitación pluvial, y a $r^2=0.66$ al incluir también en el modelo de Ricker la biomasa del zooplancton de la zona.

El tratamiento probabilístico de la relación S/R ha tenido varios enfoques que se comentan a continuación:

(i) La incorporación de variabilidad aleatoria en el reclutamiento pronosticado por alguna relación funcional S/R, como en los trabajos de Bartoo (1981), Armstrong (1984), y Wilson y Pitcher (1985).

(ii) La simulación estocástica de la población parental y el reclutamiento con base en distribuciones de probabilidad teóricas, como en Henderson y Marchesseault (1979), y en McCarly y Retting (1983). En este contexto es importante la contribución de Hennemuth et al. (1980), quienes analizan la distribución estadística de los valores de los reclutamientos de 18 poblaciones parentales de peces, encontrando que en la mayoría de los casos se ajusta bien una distribución log-normal.

(iii) El desarrollo de un modelo no paramétrico en el que se considere la variabilidad estadística de la información S/R disponible. El modelo de Getz y Swartzman (1981), consiste en un algoritmo para que a partir de una distribución de probabilidad de la población parental, se obtenga la distribución de probabilidad del reclutamiento subsecuente, a través de una matriz de transición construida a partir de los datos S/R observados. El desarrollado por Rothschild y Mullen (1985) consiste en

clasificar primero el tipo de población parental según la dominancia en la información de cuatro estados posibles: (1) población parental baja/ rec. baja, (2) población parental baja/ rec. alto, (3) población parental alta/ rec. alto, y (4) población parental alta/ rec. bajo. Definen las poblaciones parentales del tipo I como aquellos en los que la distribución de probabilidad de estos estados es uniforme, que equivale a decir que en tales poblaciones no hay evidencia de que el reclutamiento dependa de alguna forma de la abundancia de la población parental, las poblaciones parentales del tipo II son aquellas en las que predominan los estados (1) y (3), esto es, en los que no hay compensación; y los del tipo III, con predominio de los estados compensatorios (2) y (4). Además, incorporan el uso del tiempo en el enfoque probabilístico al considerar una matriz de probabilidades de transición entre los cuatro estados de la población parental, la cual, a la larga, se estabiliza y entonces permite calcular también los tiempos de primer paso por un estado determinado. Los autores muestran los riesgos de abordar una relación S/R de forma no paramétrica cuando existe una relación funcional real, pero desconocida, que gobierna el mecanismo, y en tal caso recomiendan el enfoque paramétrico.

El establecimiento de una relación S/R se ha aplicado de diversas maneras en la biología pesquera, como se explica sucintamente a continuación.

Desde el punto de vista teórico, los modelos S/R se han desarrollado y estudiado como herramienta y parte fundamental de los mecanismos de regulación natural de las poblaciones (Ricker, 1954; Beverton y Holt, 1957; Chapman, 1973; Paulik, 1973; Doi, 1973; Clark, 1974; Harris, 1975; Gulland, 1977; Gómez-Muñoz, 1986a). Se han analizado sus implicaciones ecológicas (Larrañeta, 1979, 1981, 1982, 1986), y se han usado mediante su incorporación como relaciones funcionales en los modelos de dinámica poblacional

estructurados por edades (Deriso, 1980; Ludwig y Walters, 1985; Schnute, 1985). Asimismo, en el problema de la determinación de la tasa de explotación óptima que produce el rendimiento máximo total de varias poblaciones parentales pescadas simultáneamente se han usado los modelos S/R, particularmente el de Ricker y el de Beverton y Holt (Ricker, 1958; Paulik, 1973; Hilborn, 1985).

La aplicación práctica de las relaciones S/R es muy amplia y abarca todo tipo de especies y pesquerías. En este renglón destaca el uso que se les ha dado para simular curvas de producción, con las cuales se estiman el rendimiento máximo sostenible (RMS) y la mortalidad por pesca óptima (F_{opt}) que lo genera.

Ricker propuso en 1958 un modelo simple para estimar la biomasa a partir de la población parental remanente después de la explotación del año anterior, a través de un modelo algebraicamente equivalente a su relación S/R (Ludwig y Walters, 1985). El cálculo de la captura en equilibrio por medio de los excedentes de producción siguió la pauta marcada por Schaefer (1954), pero abrió nuevas perspectivas en la aplicación de los modelos S/R para derivar curvas de producción.

Cushing (1973) generaliza el método de Ricker para derivar la curva de producción a partir de un modelo S/R, al considerar la contribución natural al tamaño de la población parental que un reclutamiento dado hace a través del tiempo. Los modelos estructurados de dinámica de poblaciones afinan la idea de Cushing incorporando información más detallada de cada grupo de edad: peso, fecundidad relativa, mortalidad natural y por pesca (Deriso, 1980; Lawson y Hilborn, 1985; Schnute, 1985).

El método que se usa en este trabajo para generar curvas de producción a partir de relaciones funcionales S/R sigue la línea propuesta por Cushing (1973), y ha sido aplicado en la platija del

Mar del Norte y el bacalao del Artico Noruego (Cushing, 1973), la macarela del Pacífico (Parrish y MacCall, 1978), la sardina de Castellón (Larrañeta, 1979) y el halibut del Pacífico (Lawson y Hilborn, 1985). Parrish y MacCall (1978) además estimaron la producción en equilibrio, usando los resultados del rendimiento por recluta de Beverton y Holt (1957) y la curva S/R ajustada, para calcular el producto $Y = R (Y/R)$; esta técnica también la usó Shepherd (1982) para incorporar el ajuste de su modelo, (expresión 18), en el cálculo del rendimiento del arenque del Mar del Norte.

Finalmente se mencionarán algunas contribuciones complementarias del panorama que se ha expuesto en relación con la problemática de las relaciones S/R en general y que no fueron comentadas con motivo del desarrollo de las metodologías expuestas arriba.

El concepto de reemplazamiento, definido por Ricker (1954) como el tamaño del reclutamiento que recupera la población parental, bajo el supuesto de que este último está constituido por una sola clase anual, se generaliza en Garrod (1973) para el caso de varias clases anuales, como el cociente entre el reclutamiento del año y el reclutamiento promedio de las clases anuales en la población parental que lo generaron. Garrod (1973) lo aplica en nueve pesquerías, estableciendo la hipótesis de que si el reclutamiento fuese independiente de la población parental, el reemplazamiento no dependería de las variaciones de la mortalidad por pesca; la hipótesis se rechaza en el caso del arenque de Hokkaido, el bacalao del Artico Noruego y la sardina de California. Demuestra que los colapsos mencionados de las pesquerías de arenque y sardina fueron debidos, en parte, a la reducción de la población parental.

Henderson y Brown (1985) aplican los modelos de Ricker, Beverton y Holt, y una regresión polinomial a los datos S/R de

Alosa pseudoharengus del Lago Hurón y por las bajas correlaciones que encuentran concluyen que el reclutamiento no es denso-dependiente.

La revisión de Caddy (1986) acerca de la aplicabilidad de los modelos S/R en crustáceos indica que el de Beverton y Holt es el más adecuado y lo justifica argumentando que la competencia intraespecífica entre adultos, y entre adultos y reclutas es poco probable en el caso de crustáceos decápodos, aunque dice que la conclusión es prematura dado que el canibalismo en langostas juveniles es una característica notable en altas densidades.

Moussalli y Hilborn (1986) abordan el problema de las curvas S/R en poblaciones con varios estados denso-dependientes ligados por supervivencias denso-dependientes que toman la forma del modelo de Beverton y Holt, y concluyen que una sola curva S/R de Beverton y Holt describe la historia de vida completa de tales poblaciones parentales. Analizan la relación de los parámetros de cada estado con la tasa de explotación óptima y el tamaño óptimo de la población parental, encontrando que un incremento en la supervivencia incrementa la tasa óptima de explotación, aunque la población parental óptimo puede crecer o decrecer. Un incremento en la capacidad del habitat incrementa el tamaño óptimo de la población parental, pero no afecta la tasa óptima de explotación. Ejemplifican con una pesquería de salmón.

En Overholtz et al. (1986) se aplica el modelo no paramétrico de Getz y Swartzman (1981), mencionado arriba, en la pesquería del eglefino del Banco Georges que declinó desde 1980; encuentran que la probabilidad de que la población parental se recupere en las condiciones de explotación de entonces es muy baja y dado que el tiempo de recuperación se incrementa al aumentar la mortalidad por pesca, para valores de F superiores a 0.4 la recuperación de la pesquería es improbable en los siguientes 25 años. Proponen además

una estrategia de recuperación en el caso de presentarse un reclutamiento muy grande.

Welch (1986) desarrolla un filtro para identificar y remover el ruido ambiental que influye en la información S/R, utilizando la teoría de la Transformada de Fourier y estableciendo las condiciones biológicas para que tal ruido se remueva sin distorsionar el análisis de la dinámica denso-dependiente. También establece el nivel de filtrado permisible en términos de la estructura por edades de la población.

Los antecedentes relativos a la pesquería de la sardina de California, de la que los datos S/R correspondientes al periodo 1932-1950 de Clark y Marr (1955) se tomaron como ejemplo para la realización de este trabajo, son numerosos y abarcan prácticamente todas las disciplinas, no sólo de las ciencias pesqueras, sino de las ciencias marinas en general, al suscitarse una fuerte controversia acerca de las causas que originaron el colapso de la pesquería a mediados de los años sesentas. La creación en 1957 de la corporación CalCOFI mejoró la coordinación de las principales agencias involucradas en el estudio de las causas de las fuertes fluctuaciones de la pesquería (Radovich, 1982), misma que sigue funcionando actualmente aunque con diferentes objetivos. A continuación se comentarán algunos trabajos relacionados directamente con el objetivo planteado en el capítulo anterior y que servirán como punto de comparación de los resultados.

En el reporte de Clark y Marr (1955) se advierten puntos de vista discordantes en la interpretación de los resultados, en el que como se verá a continuación, los autores tienen que asentar por separado sus apreciaciones acerca de la relación S/R y sus consecuentes conclusiones al evaluar el efecto de la pesca sobre la población. Esta situación es un buen ejemplo del carácter dialéctico del quehacer científico, en la que se muestran

argumentos válidos que conducen a conclusiones divergentes en la misma publicación. En este sentido, la de Clark y Marr (1955) tal vez sea única, por lo menos en el ámbito de las ciencias pesqueras.

Clark y Marr (1955) muestran un amplio panorama de la situación de la pesquería de la sardina de California hasta los principios de la década de los años cincuentas. La información más importante se puede condensar como sigue: la distribución de la especie abarcaba desde el Golfo de California y la costa occidental de la península de Baja California hasta el suroriente de Alaska; los cardúmenes usualmente contenían alrededor de un millón de peces, aunque los hubo hasta de 10 millones de peces; las sardinias se encontraban entre los 0 y 125 pies de profundidad, estando más concentradas aproximadamente a los 30 pies; se detectaron movimientos migratorios hacia el norte en primavera y verano, y hacia el sur en otoño, concentrándose más en primavera; los dos principales centros de desove se localizaron en zonas de surgencias al sur de California y la porción central de Baja California; el éxito del desove era altamente variable y se encontró que cada hembra depositaba alrededor de 33,000 huevos tres veces al año; la eclosión de los huevos ocurría aproximadamente a los tres días y las larvas eran de 0.1 pulgadas de longitud; entre las edades de 1 a 4 años, el tamaño promedio de las sardinias era de 5.6, 7.7, 9.1 y 10 pulgadas respectivamente, llegando a tener 11.8 a los 10 años de edad; los adultos tienen aparato filtrador, aunque también atrapan ciertas partículas. Los autores muestran estimaciones del tamaño de la población por diferentes métodos, encontrando que entre 1932 y 1953 la población fluctuó entre 2,000 y 30,000 millones de peces con un promedio mínimo de 6,000 millones; no detectan ningún patrón cíclico en las fluctuaciones de su abundancia.

Clark y Marr (1955) generan datos S/R a partir de estimaciones de la población derivadas del método de edades acumuladas en la captura, tomando como reclutamiento la abundancia de individuos de 2 años de edad. Los autores no se ponen de acuerdo en qué tanto el tamaño de la población parental determina la fuerza de la clase anual o magnitud del reclutamiento, aunque coinciden en que las desviaciones observadas cada año alrededor de una posible relación S/R promedio se pueden atribuir al ambiente, y que la fuerza de la clase anual claramente influye en la magnitud de la población parental.

Según Marr, no existe una relación S/R aparente. Sin embargo, a partir de una descripción hipotética de la relación mediante dos rectas que se unen en un punto que representaría un reclutamiento máximo, construidas con la idea de que expliquen la variancia de los datos S/R, encuentra que la disminución del 16% de la variancia del reclutamiento no es significativa, por lo que la dependencia de la fuerza de la clase anual sólo se encuentra a niveles de población parental menores que los observados. Marr concluye que al no haber relación S/R, el control del tamaño de la población parental por medio de una cuota de captura no redundaría en la obtención de mayores clases anuales; por ejemplo, de haberse establecido en todo el periodo considerado la cuota de 300,000 toneladas aplicada en 1941, no se hubiera tenido la drástica reducción de la captura entre 1945 y 1949, pero que de cualquier forma virtualmente hubiera declinado en 1950 tan estrepitosamente como ocurrió en realidad.

Por su parte, Clark acepta que la relación S/R no es evidente, pero que poblaciones parentales por debajo de los 4,000 millones de peces produjeron clases anuales pobres, mientras que la mayoría de los que estaban por arriba de los 4,000 millones generaron reclutamientos superiores a los 2,500 millones de peces, que fue el mínimo tamaño promedio estimado. En el caso de que el

reclutamiento fuese función de la población parental, se podía haber esperado que el control de la captura produjera mayores clases anuales, por ejemplo, una cuota de 350,000 toneladas hubiera permitido que la pesquería se mantuviera hasta la temporada 1953, antes de sufrir una marcada declinación como la derivada de los bajos reclutamientos observados a partir de 1949, y la captura total obtenida hubiera sido aproximadamente igual a la que se logró estando la pesquería sin control.

La dinámica poblacional de la sardina de California también se describe ampliamente en Murphy (1966), en donde además de introducir la teoría del método para resolver la ecuación de captura y estimar las abundancias de la población, se analiza la relación entre la biomasa desovante y el potencial reproductivo, que Murphy define como la biomasa del reclutamiento. Ajusta el modelo de Ricker a los datos S/R divididos en dos periodos, 1932-1948 y 1949-1957, debido a un cambio radical en los valores estimados del coeficiente instantáneo de mortalidad natural M de 0.4 a 0.8 respectivamente, aunque considera que es 1951 el año en el que efectivamente se llevó a cabo la transición entre estos dos estados de la pesquería. Con los resultados del ajuste al primer periodo de datos, estima que la biomasa de la población parental que produce el máximo reclutamiento es $S_m = 1,729,000$ t, y la biomasa de reemplazamiento $S_r = 2,403,000$ t. Con los datos del segundo periodo Murphy se limita a ajustar el modelo mencionado para derivar las correspondientes estimaciones de S_m y S_r . Con el objeto de evaluar el efecto de la mortalidad por pesca en la población, reconstruye las curvas S/R considerando como R la biomasa reproductiva real de la clase anual, en lugar de la biomasa del potencial reproductivo de la clase anual. De esa forma concluye que la mortalidad por pesca no fue la causa del cambio en la estructura poblacional de la sardina.

MacCall (1976) examina la pesquería de la sardina de California en el periodo 1932-1950, con el objeto de determinar la denso-dependencia del coeficiente de capturabilidad (q), demostrando que en el periodo 1937-1944 éste se relacionó inversamente con la abundancia de la población N al ajustar con una significación alta el modelo potencial $q = \alpha N^{\beta}$ con $\beta = -0.611$ para el periodo 1937-1944, con una alta significancia. Menciona que Fox demostró en 1974 que β afecta la forma de las curvas de rendimiento en equilibrio de los modelos de producción calculados a partir de excedentes, y muestra la curva de producción en forma de óvalo ajustada por Fox para esta pesquería con $\beta = -0.5$. MacCall señala que cuando β se aproxima a -1 , valor en el que la captura por unidad de esfuerzo es constante y por lo tanto no es útil como índice de abundancia de la población, el nivel de esfuerzo para lograr el RMS, se aproxima al valor crítico en el cual la pesquería se colapsa como parece que ocurrió en este caso. Una situación similar ya había sido prevista por Ricker (1963) considerando que los valores de la F_{opt} y la máxima F permisible para operar en equilibrio están muy cercanas, justificándose en tales casos el uso de la $F_{0.1}$, que es la mortalidad por pesca asociada al punto sobre la curva de producción donde la pendiente de la curva es un décimo de la pendiente en el origen (Gulland y Boerema, 1973). MacCall (1976) recomienda que se mantenga el esfuerzo pesquero por debajo del nivel crítico para evitar la situación de inestabilidad que se genera cuando $\beta < 0$, debido a que la mortalidad por pesca se intensifica cuando declina la población.

En MacCall (1979) se corrigen y amplian las estimaciones de la abundancia poblacional de la sardina de California del análisis de cohortes realizado por Murphy (1966) y debido a la gran variación encontrada en los órdenes de magnitud, tanto en la población parental como en el reclutamiento, analiza la

información S/R en una base logarítmica y concluye de esa manera que no existe densidad-dependencia en la relación S/R. Por medio de simulaciones de la población, demuestra la pérdida de resistencia a las fluctuaciones provocadas por la pesca y encuentra que la máxima mortalidad por pesca que puede resistir la población es de 0.25 y un RMS de 250,000 t/año, muy por debajo de las estimaciones previas de otros autores.

METODOLOGIA

REVISION GRAFICA.

Con el objeto de interpretar los parámetros que intervienen en la definición de cada uno de los modelos S/R que se analizan (expresiones 2, 5, 9, 10, 11, 14, 15, 16, 17, 18, 20 y 22), se elaboraron gráficas en las que se muestra la variación de la curva cuando aumenta o disminuye el valor de cada uno. Cada curva se analizó considerando lo siguiente:

1. Mortalidad depensatoria, representada por la concavidad de la curva cerca del origen, definida por el carácter creciente de la pendiente.
2. Mortalidad compensatoria, asociada a grandes abundancias de la población parental, representada en el extremo derecho de la curva.
3. Ubicación y valor del reclutamiento máximo.
4. Pendiente en el origen, que por lo menos en el caso del modelo de Ricker se ha relacionado con la fecundidad media de la población parental y con la vulnerabilidad de los primeros estadios de desarrollo de la especie a los cambios ambientales (Larrañeta, 1979).

Cabe aclarar que las propiedades anteriores no necesariamente tienen que ser descritas o controladas por un solo parámetro, y que hay relaciones evidentes entre ellas, como por ejemplo, un parámetro que disminuya la mortalidad compensatoria, seguramente influye en el tamaño del reclutamiento. El análisis se hizo sobre una curva base generada por una combinación arbitraria de sus parámetros que represente la gráfica típica del modelo, pues no se pretende mostrar todos los tipos de curvas S/R que cada modelo puede generar. La interpretación de los parámetros derivada de la

revisión gráfica aquí descrita se complementa, en su caso, con las de bibliografía o con las deducidas directamente en el desarrollo teórico del modelo. En ocasiones se incluyen observaciones que se deducen aplicando la teoría del Cálculo Diferencial para apoyar o esclarecer algunas de las propiedades

AJUSTE DE LAS CURVAS

A los datos de la pesquería de la sardina de California correspondientes al periodo 1932-1950 que aparecen en Clark y Marr (1955), se les ajustaron las curvas usando el método iterativo de la "Rejilla Móvil" (Gómez-Muñoz, 1986a) generalizado a mas de 2 parámetros. Este consiste en encontrar la mejor combinación posible de los parámetros de cada modelo S/R desplazando una rejilla formada por el valor inicial de cada parámetro, un incremento y un decremento, hacia los puntos con la menor suma de cuadrados de las desviaciones SCD definida como sigue:

$$SCD = \sum (R - R_c)^2 \quad (24)$$

donde R es el valor observado del reclutamiento y R_c el calculado por el modelo a partir del tamaño de la población desovante. En todos los casos el punto correspondiente a los valores iniciales de los parámetros en cada rejilla, representa la combinación de parámetros con los que se ha obtenido la menor suma de cuadrados hasta ese momento del proceso y se localiza siempre en el centro de la rejilla.

Una vez calculada la SCD en cada nodo de la rejilla se determina el punto en el que se encuentra la menor SCD y si éste es diferente al centro de la misma, se origina un desplazamiento que consiste en ubicar el centro de la rejilla en el punto que produjo la mínima SCD y completar las SCD en los nuevos puntos

definidos por el desplazamiento. En el caso de que el centro de la nueva rejilla siga siendo el punto con menor SCD, no hay desplazamiento y se procede a disminuir el tamaño de la misma reduciendo los incrementos y decrementos de cada parámetro y se repite el proceso hasta que se satisfaga un criterio de convergencia en la SCD o bien hasta que se haya realizado un máximo de reducciones en la rejilla.

MODELOS DE PRODUCCION.

Al suponer que existe una relación funcional entre la población desovante y el reclutamiento que produce, denotada en lo sucesivo como $R=G(S)$, Ricker (1975) establece la formulación que interviene en la generación de una curva teórica de producción en equilibrio a partir de dicha relación funcional bajo la hipótesis de que los reclutamientos son instantáneos, es decir, que los eventos reproductivos son intensos y de corta duración. Si el reclutamiento R es constante, la abundancia de la población parental está dada por:

$$N = R \sum_{t=0}^{\infty} e^{-tZ} = R \sum_{t=0}^{\infty} s^t = \frac{R}{1-s} = \frac{R}{A} \quad (25)$$

donde:

N - Abundancia de la población parental

R - Reclutamiento anual constante

s - Supervivencia anual

A - Tasa anual de mortalidad

Z - Tasa instantánea de mortalidad

t - Tiempo

Dado que la expresión (25) contiene el término para $t=0$, se

tiene que cuando ocurre el reclutamiento $N = \frac{R}{A}$, y justo antes de que ocurra $N = \frac{R_s}{A}$.

Cuando la abundancia decrece en un año de N a N_s , la abundancia promedio en ese lapso, antes de que ocurra el reclutamiento, es:

$$\bar{N} = \int_0^1 N e^{-Zt} dt = N \int_0^1 e^{-Zt} dt = \frac{N(1-s)}{Z} = \frac{NA}{Z} \quad (26)$$

Al saber que el total de muertos en un año es NA y que de ellos el porcentaje de muertos por pesca es $\frac{F}{Z}$, se obtiene la ecuación de captura de Baranov (Ricker, 1975):

$$C = \frac{FNA}{Z} = F\bar{N} \quad (27)$$

Entonces la abundancia promedio en un año en el que la población decrece de $\frac{R}{A}$ a $\frac{R_s}{A}$ es, a partir de (26), $\bar{N} = \frac{R}{AZ} = \frac{R}{Z}$

Luego, de (27) resulta:

$$C = F\bar{N} = \frac{FR}{Z} \quad (28)$$

En resumen, con el desarrollo anterior se obtiene que bajo la hipótesis de reclutamientos instantáneos y constantes a lo largo de los años, la captura en equilibrio está dada por $\frac{FR}{Z}$.

Gómez-Muñoz (1986b) desarrolla parte de la formulación

necesaria para formalizar y generalizar el cálculo del reclutamiento en equilibrio propuesto por Cushing (1973), para el caso en que se presenten varios grupos anuales en la población parental. Si la edad de reclutamiento t_r no coincide con la edad de primera reproducción t_R , se tiene que el reclutamiento que se incorpora al stock desovante es Re^{-zt_d} , donde $t_d = t_R - t_r$. Si la edad máxima presente en la pesquería es t_f , el número de clases anuales que constituyen la población parental S es $t_p = t_f - t_R + 1$ (la clase de edad t_R incluida), luego se obtiene:

$$S = R e^{-zt_d} (1 + e^{-z} + e^{-2z} + \dots + e^{-zt_p}) \quad (29)$$

Para simplificar (29), usamos la relación funcional $R=G(S)$ y la siguiente función H que depende solo de la mortalidad por pesca F (al suponer la tasa de mortalidad natural constante):

$$H(F) = e^{-zt_d} (1 + e^{-z} + e^{-2z} + \dots + e^{-zt_p}) \quad (30)$$

obteniéndose la siguiente expresión de la población parental sobreviviente SS bajo la hipótesis de reclutamientos constantes:

$$SS = G(S) H(F) \quad (31)$$

La diferencia entre la población parental sobreviviente SS y la población parental inicial S es la captura en equilibrio o población parental residual, esto es, la cantidad que puede ser aprovechada por la pesquería manteniendo el nivel inicial de la población adulta constante:

$$C = G(S) H(F) - S \quad (32)$$

Al sustituir R por G(S) en la expresión (28) e igualando con la (32) se obtiene la condición de equilibrio:

$$G(S) = H(F) - S = \frac{F G(S)}{Z} \quad (33)$$

Entonces para una mortalidad por pesca dada F, la solución S^* de la variable S en la ecuación (33) es el valor de la población parental en equilibrio, la cual a su vez genera el tamaño del reclutamiento en equilibrio mediante $R^* = G(S^*)$.

Al usar (28) se obtiene finalmente que la captura en equilibrio es:

$$C = \frac{F R^*}{Z} \quad (34)$$

La derivación de la curva del rendimiento Y en términos de F se puede obtener a partir de (34):

i) Al establecer directamente que

$$Y = \bar{W} C = \frac{\bar{W} F R^*}{Z} \quad (35)$$

donde \bar{W} es el peso promedio individual en la captura (Cushing, 1973).

ii) Usando el peso ponderado en la expresión anterior en lugar de \bar{W} , es decir, conociendo la proporción P_i y el peso promedio W_i de cada grupo de edad:

$$Y = \frac{R^* F}{Z} \sum_{i=1}^n P_i W_i \quad (36)$$

donde n es el número de grupos anuales presentes en la pesquería.

iii) Usando la relación del rendimiento por recluta de Beverton y Holt (1957), la cual incorpora los parámetros de la curva de crecimiento individual de Bertalanffy y de la curva de longitud-peso bajo la suposición de isometría (exponente b=3, Ricker (1975)):

$$Y = R^* e^{-Mp} F W_{\infty} \sum_{n=0}^{\infty} \frac{\Omega_n e^{-k(t'_p - t_0)}}{nK + Z} (1 - e^{-(nk+Z)\lambda}) \quad (37)$$

donde:

W_{∞} = Peso infinito o asintótico, a L_{∞}

a = Coeficiente de la relación longitud-peso.

L_{∞} , K & t_0 : Parámetros de la curva de crecimiento.

t'_p = Edad de reclutamiento a la pesquería.

t_f = Máxima edad presente en la pesquería.

$\lambda = t_f - t'_p$

$p = t'_p - t_0$

t_0 = Edad de reclutamiento al área de pesca

$\Omega_n = 1, -3, 3, -1$ para $n = 0, 1, 2, 3$ respectivamente

Dada la información disponible para la pesquería de la sardina de California, se empleó el método (i) del peso promedio para calcular el rendimiento en equilibrio con cada uno de los modelos población parental-reclutamiento propuestos, usando $\bar{W}=137.81$ g según se deduce de la Tabla 1 de Clark y Marr (1955); las otras constantes necesarias para hacer las estimaciones del rendimiento en equilibrio fueron basadas en el resultado del

análisis de cohortes de Murphy (1966): $M=0.4$, $t_r-t_x=2$ y $t_r=6$ años, teniendo en cuenta que la edad máxima representada en la tabla 14 de Murphy (1966) es 8, pero la aparición de las clases de edad 7 y 8 es mínima, pues de hecho no están representadas en la captura (Murphy, 1966, tabla 10).

SOLUCION DE LA ECUACION DE EQUILIBRIO

La expresión (33) que representa la situación de equilibrio, en algunos casos se puede resolver analíticamente, dependiendo de la relación entre la población parental y el reclutamiento $R=G(S)$, es decir, es posible resolver algebraicamente dicha ecuación en la incógnita S . A continuación se presentan las fórmulas del rendimiento en equilibrio en función de la mortalidad por pesca para 7 de los modelos propuestos; para los otros la solución se calculó numéricamente por el método de aproximaciones sucesivas (Carnahan *et al.*, 1969).

Cabe aclarar que para algunos modelos es posible encontrar dos soluciones de la población parental en equilibrio y que, en tal caso, ambas fueron consideradas al generar la curva de rendimiento en equilibrio de la sardina de California. En cada fórmula se usaron las notaciones anteriores, tanto de los parámetros que definen el modelo población parental-reclutamiento, así como las demás variables que intervienen.

Modelo de Ricker:

$$Y_E = \frac{W F \ln (A H(F) - F/Z)}{B Z (H(F) - F/Z)} \quad (38)$$

Modelo de Beverton-Holt:

$$Y_E = \frac{\bar{W} F (H(F) - F/Z - B)}{A Z (H(F) - F/Z)} \quad (39)$$

Modelo de Beverton-Holt (2):

$$Y_E = \frac{\bar{W} F}{Z} (A S^* e^{-(B S^* + C S^{*2})}) \quad (40)$$

donde la población parental en equilibrio S^* esta dado por:

$$S^* = \frac{-B \pm (B^2 + 4 C \ln (A (H(F) - F/Z)))^{1/2}}{2 C} \quad (41)$$

En la mayoría de los casos solo existirá una solución positiva de S^* , excepto cuando B sea negativo y suficientemente grande en valor absoluto. Por otro lado, el radical pudiera ser negativo y no existir la solución en equilibrio.

Modelo de Cushing:

$$Y_E = \frac{\bar{W} F A (A (H(F) - F/Z))^{1/B}}{Z} \quad (42)$$

Modelo de Clark-Ricker:

$$Y_E = \frac{\bar{W} F}{Z} (A S^* e^{-B S^*} e^{-C/S^*}) \quad (43)$$

donde el rendimiento en equilibrio esta dado por

$$S^* = \frac{\ln (A (H(F)-F/Z)) \pm (\ln^2 (A (H(F)-F/Z)) - 4BC)^{1/2}}{2 B} \quad (42)$$

También en este caso valen observaciones análogas a las hechas para la población parental en equilibrio derivada del segundo modelo de Beverton-Holt.

Modelo de Deriso:

$$Y_k = \frac{\bar{W} F ((A (H(F)-F/Z))^{1/C} - 1)}{B Z (H(F)-F/Z)} \quad (45)$$

Modelo de Shepherd:

$$Y_k = \frac{\bar{W} F (A (H(F)-F/Z) - 1)^{1/C}}{B Z (H(F)-F/Z)} \quad (46)$$

ANOMALIAS O DESVIACIONES DEL RECLUTAMIENTO

Las anomalías o desviaciones del reclutamiento de la sardina de California, respecto al valor esperado en cada uno de los modelos y respecto a la media, se calcularon a partir de los ajustes realizados a los datos como sigue:

$$X = \frac{100 (R - R')}{R'} \quad (47)$$

donde X representa la anomalía porcentual del valor observado del reclutamiento R, respecto al valor esperado R' mediante el modelo de población parental-reclutamiento. De igual manera se calcularon anomalías porcentuales respecto al reclutamiento medio observado a fin de tener representada la situación cuando no se considera ninguna relación entre la parentela y la progenie. Las anomalías se consideran en porcentaje debido a que en valor absoluto se pueden crear situaciones ilógicas; por ejemplo, una anomalía absoluta de una unidad de reclutamiento no representa lo mismo cuando el valor esperado es 10 que cuando es 100.

Las anomalías obtenidas se compararon entre sí por medio de la matriz de correlación, que además permitió agrupar los modelos con base en las anomalías que generan. Cada valor de correlación en dicha matriz equivale a una correlación cruzada con desfase cero (Chatfield, 1980) entre cada par de series. Las agrupaciones entre los modelos se presentaron en forma de dendrogramas elaborados con el "método del vecino más lejano" o *complete linkage* (Everitt, 1974). También se elaboró el autocorrelograma correspondiente a cada serie de anomalías con el objeto de comparar sus propiedades, evaluar y comparar la intervención de los modelos S/R.

RESULTADOS

REVISION GRAFICA

En las Figuras 1-12 se muestra, para cada modelo S/R considerado, la variación de la curva al modificar un parámetro y mantener constantes los otros, tomando como base la curva continua generada con una combinación arbitraria de los parámetros, que representa la forma típica del modelo en turno.

Modelo de Ricker.

En la Figura 1 se muestra la gráfica del modelo de Ricker para $A, B > 0$. No se observa mortalidad densitatoria; la pendiente en el origen es el parámetro A y el parámetro B representa el efecto de la mortalidad compensatoria. El valor del reclutamiento máximo depende de ambos (directamente de A e inversamente de B) pero su ubicación sólo de $1/B$.

La relación de A y B con los coeficientes naturales de las expresiones 7 son congruentes con las observaciones anteriores. Se aprecia que un aumento en la mortalidad denso-independiente en los primeros estadios (como la generada por el ambiente) disminuye el parámetro A, y un aumento en el coeficiente k de la expresión (6) (responsable en este caso de la compensación) incrementa B.

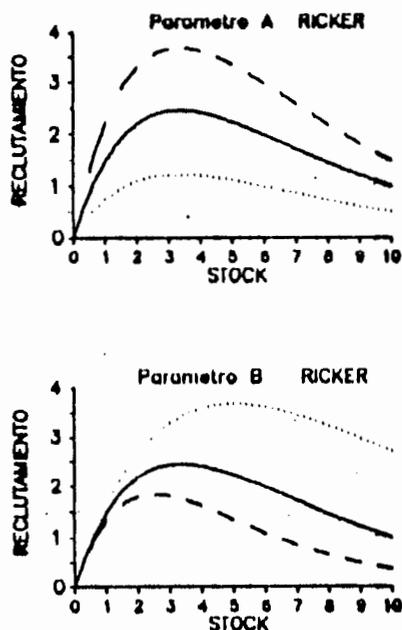


FIGURA 1. Cambios en la forma de la curva S/R de Ricker al variar un parámetro y dejar fijo el resto. Se indica en cada caso el parámetro que se modificó. La línea continua representa la curva que se toma de referencia en cada caso, la línea discontinua es la curva obtenida al incrementar el parámetro, y la punteada cuando se disminuye.

En la expresión (7) también se aprecia que ambos parámetros dependen de la fecundidad media α y de la edad de reclutamiento t_r , por lo que las implicaciones directas al modificar estos coeficientes son las siguientes:

(i) Incremento de ambos parámetros al aumentar la fecundidad. En el caso de A se explica por ser la pendiente en el origen. Los valores S/R de los periodos críticos de las pesquerías están cerca del origen (Murphy, 1966; MacCall, 1979; Csirke, 1980) y en tales situaciones un aumento en la fecundidad favorece la supervivencia aumentando la resistencia a la mortalidad denso-independiente. En el caso de B la interpretación es más directa, pues el efecto compensatorio se verá incrementado al aumentar la magnitud de los factores que lo originan, v.g. la fecundidad. Comparados estos efectos de la fecundidad sobre los parámetros, dan la apariencia de ser contradictorios, pues en un caso favorece la mortalidad y en el otro la disminuye, sin embargo estos efectos se manifiestan con mayor intensidad en niveles diferentes de la población parental. Las implicaciones opuestas al disminuir la fecundidad se deducen análogamente.

Los fenómenos biológicos involucrados en los cambios de la fecundidad son menos evidentes, por lo menos en el contexto de este trabajo, ya que es una característica intrínseca de la especie y cabría esperar que sus variaciones estuvieran dentro de un intervalo delimitado genéticamente.

(ii) El aumento en la edad de reclutamiento a la pesquería disminuye A y aumenta B. Al retrasar la explotación que se ejerce sobre una cohorte, las contribuciones de cada clase anual a la población parental serán mayores, luego también el efecto compensatorio (parámetro B). La reducción de la pendiente en el origen A, sólo se explica en condiciones críticas, cuando la mortalidad denso-independiente es más intensa sobre los primeros

estadios que la mortalidad por pesca sobre los adultos; entonces la ampliación del periodo en el que la primera de ellas se ejerce (según la solución de la ecuación diferencial (3) sujeta a la condición (6) en el intervalo de edad de huevo a recluta) es contraproducente para la especie. La validez de esta interpretación, aunque estricta en términos de la hipótesis que sustenta el modelo, depende de la suposición de que la mortalidad de los primeros estadios sea constante.

En ocasiones se pueden encontrar datos S/R en los que el reclutamiento da la apariencia de crecer exponencialmente. En tal caso el modelo de Ricker se ajusta con $B < 0$, lo cual significaría que el componente k de la mortalidad natural en los primeros estadios tiene un efecto positivo, esto es, que en tales situaciones el número inicial de huevos favorece la supervivencia. Estos casos se presentan sólo en pesquerías en crisis y los datos S/R en esa forma indican una fuerte depensación (Clark, 1974), como la del arenque del Mar del Norte que se muestra en Gómez Muñoz (1986a). Una curva S/R con crecimiento exponencial, como la de Ricker para $B < 0$, no puede reflejar una relación S/R verdadera pues implicaría que la población crezca indefinidamente (Ricker, 1958), por lo que datos S/R de este tipo seguramente corresponden a la historia más reciente de una pesquería en crisis, faltando la información correspondiente a los primeros años de explotación; un claro ejemplo de esta situación se aprecia en MacCall (1979), donde incluso se utiliza la escala logarítmica para poder apreciar los datos S/R del último periodo de la pesquería junto con los iniciales.

Modelo de Beverton y Holt.

El modelo de Beverton y Holt de la expresión (5) se representa con una curva asintótica como la que se muestra en la Figura 2. No se observa mortalidad depensatoria; la pendiente en el origen es $1/B$, A es el parámetro asociado con la mortalidad compensatoria y el valor de la asíntota $1/A$, se interpreta como el máximo reclutamiento que puede soportar el ambiente, por lo que un cambio del habitat se reflejará directamente en el valor de este parámetro (Paulik, 1973).

En las expresiones (8) se muestra la relación entre estos parámetros y los coeficientes naturales; A está relacionado con los dos componentes de la mortalidad natural de los primeros estadios (expresión 4) y B sólo con el denso-independiente.

En las expresiones (8) se aprecia que los cambios en la fecundidad no afectan al parámetro A , pero que a B lo afectan inversamente de modo que al ser $1/B$ la pendiente en el origen, la interpretación es análoga a la que se hizo en el caso de la relación del parámetro A de Ricker con este factor. También se tienen interpretaciones similares para explicar el incremento de A y B al aumentar la edad de reclutamiento.

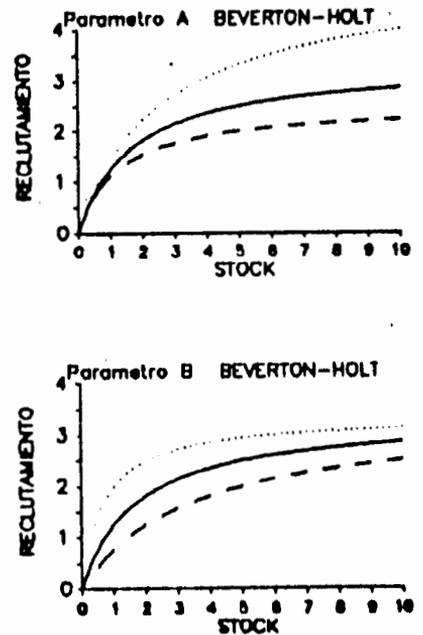


FIGURA 2. Cambios en la forma de la curva S/R de Beverton-Holt. Explicación en la figura 1.

Modelo Beverton Holt (2).

El modelo Beverton Holt (2) de la expresión (9) genera una curva S/R en forma de campana (Fig. 3). Es el primero que se presenta aquí de tres parámetros, en donde A representa inversamente la mortalidad dependiente y es la pendiente en el origen, la mortalidad compensatoria está representada por B y C. La ubicación del reclutamiento máximo depende de B y C, y su valor de los tres parámetros aunque directamente sólo de A, es decir, A es el único parámetro cuyos incrementos aumentan el reclutamiento máximo. Dado que este modelo no tiene fundamento teórico, no es posible relacionar algebraicamente sus parámetros con los coeficientes naturales. Este modelo es útil para describir el tipo de curva de la Figura 3 cuando no se dispone de más herramienta de ajuste que una regresión lineal múltiple, pues mediante una transformación logarítmica se convierte en un polinomio de segundo grado.

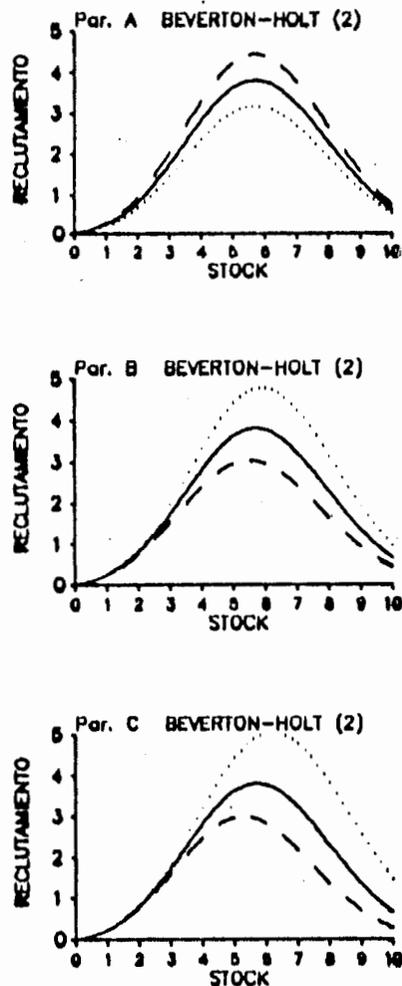


FIGURA 3. Cambios en la forma de la curva S/R de Beverton-Holt (2). Explicación en la figura 1.

Modelo de Cushing.

En el modelo de Cushing (expresión 10, Fig. 4), no se representan los dos tipos de mortalidad que se vienen describiendo en esta sección, ni existen reclutamientos máximos ya que en cualquier caso la curva es creciente. Sólo las curvas generadas para valores de $B < 1$ tienen sentido (Cushing, 1971), y en tal caso la pendiente en el origen es infinita, esto es, la curva es "vertical" en el origen; sin embargo en la Figura 4 se aprecia que el comportamiento de la curva cerca del origen depende más de los valores de B , parámetro al que Cushing llamó "índice de denso-dependencia". Este modelo tampoco tiene fundamento teórico.

Modelo Chapman (1).

En el modelo Chapman (1) de la expresión (14), la pendiente en el origen es A/B y el parámetro A influye fuertemente en el comportamiento de la curva en esa zona; no se aprecia claramente si la curva muestra la mortalidad depensatoria, que en todo caso dependería de B/A . La mortalidad compensatoria está asociada a los parámetros B y C . Los reclutamientos máximos dependen de los tres parámetros y no se ve que su ubicación dependa de alguno en particular (Fig. 5).

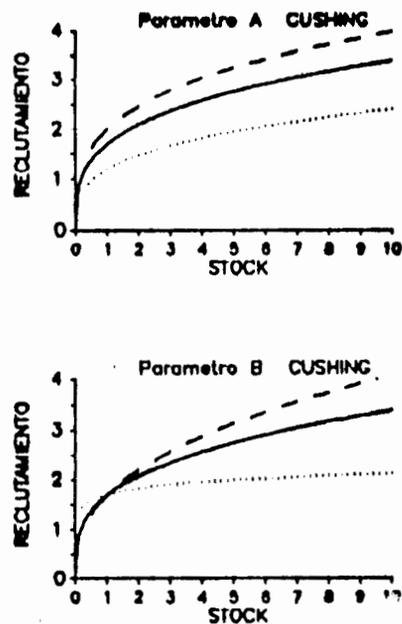


FIGURA 4. Cambios en la forma de la curva B/R de Cushing. EPLICACION en la figura 1.

Después de una revisión gráfica con varias combinaciones de valores de los parámetros, se encontró que este modelo es capaz de describir una curva de "Ricker deformada" (Gómez Muñoz, 1986a) debido a una protuberancia que se forma entre el origen y el reclutamiento máximo (Fig. 6), indicando un efecto compensatorio positivo (Rothschild y Mullen, 1985), esto es, que a bajas densidades de la población parental se producen reclutamientos elevados; esta curva se genera cuando el parámetro A es un orden de magnitud mayor que B, y éste a su vez un orden de magnitud mayor que C. Se observa que al disminuir B la protuberancia y el máximo se separan, y al aumentarlo se acercan hasta formar una curva tipo meseta, como la que se esperaría encontrar en especies de fondo o bentónicas que efectúan el desove en un sustrato específico y limitado.

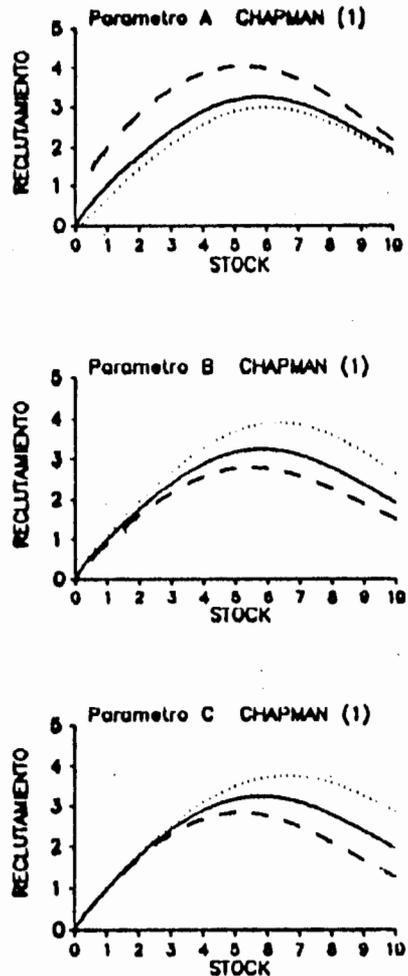


FIGURA 5. Cambios en la forma de la curva S/R de Chapman (1). Explicación en la figura 1.

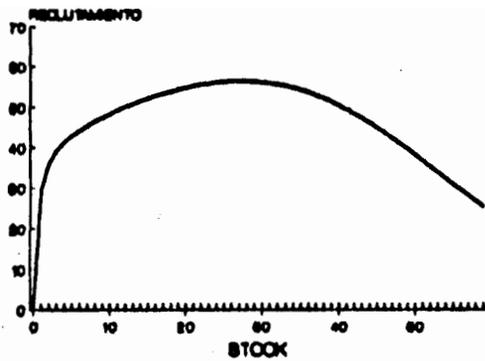


FIGURA 6. Curva "deformada de Ricker" obtenida con el modelo Chapman (1).

Modelo Chapman (2).

El modelo Chapman (2) (expresión 11, Fig. 7) es el único de dos parámetros que representa la mortalidad depensatoria (directamente asociada a A e inversamente a B), y la compensatoria que depende de B. Aunque en la Figura 7 no es evidente la presencia de la mortalidad depensatoria, al menos algebraicamente el modelo la contiene, pues es posible calcular el punto de inflexión mediante la segunda derivada; además, en cualquier caso la pendiente en el origen es cero. El reclutamiento máximo depende de ambos parámetros, pero su ubicación está controlada por el parámetro B.

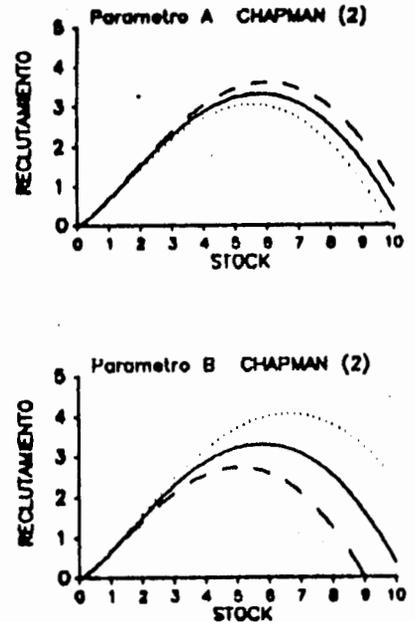


FIGURA 7. Cambios en la forma de la curva S/R de Chapman (2). Explicación en la figura 1.

Modelo Clark-Ricker.

El modelo Clark-Ricker (expresión 15, Fig. 8) por definición tiene representada la mortalidad depensatoria en el parámetro C, el cual no afecta al proceso de compensación que, como en modelo de Ricker, sólo depende de B, aunque como era de esperarse, los reclutamientos son menores a mayor depensación o compensación. El parámetro A cambió su significado respecto al que tenía en el modelo de Ricker, pues en este modelo parece afectar solamente a la magnitud del reclutamiento máximo. La pendiente en el origen siempre es cero.

Modelo Clark-Beverton-Holt.

El modelo Clark-Beverton-Holt (expresión 17, Fig. 9) también tiene representada la mortalidad depensatoria en el parámetro C y la pendiente en el origen es cero. En la Figura 9 se aprecia que el parámetro B influye directamente en la mortalidad depensatoria, por lo que su significado en el modelo parece que fuera redundante. El efecto de la compensación, indicado en la asíntota de la curva, depende sólo de $1/A$ como en el modelo de Beverton y Holt.

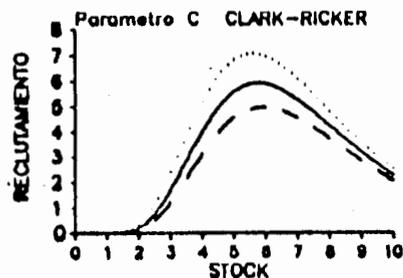
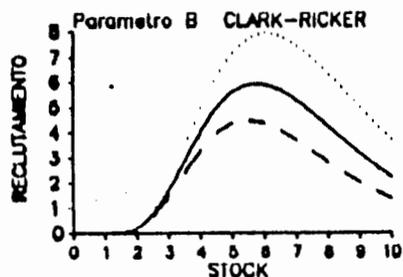
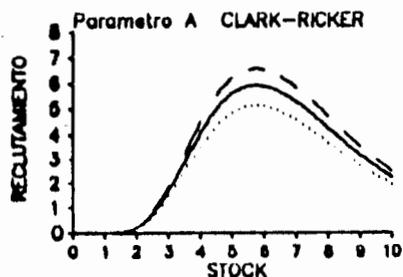


FIGURA 8. Cambios en la forma de la curva S/R Clark-Ricker. Explicación en la figura 1.

La inspección gráfica de las curvas generadas por el modelo Clark-Beverton-Holt reveló que no es posible representar en una sola curva la asíntota y un efecto depensatorio más intenso que el de la Figura 9. Esto significa que el modelo pierde utilidad para representar procesos S/R en los que se manifiesten claramente estos dos tipos de mortalidad.

Modelo Clark-Cushing.

El modelo Clark-Cushing (expresión 16, Fig. 10), al igual que los dos anteriores, representa la mortalidad depensatoria con el parámetro C y la pendiente en el origen es cero. Por ser la curva creciente, este modelo tampoco representa la mortalidad compensatoria ni los reclutamientos máximos.

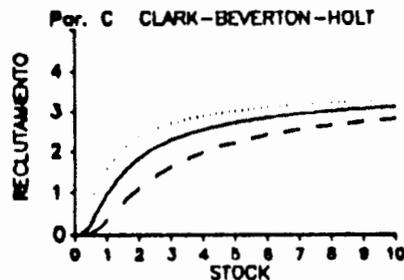
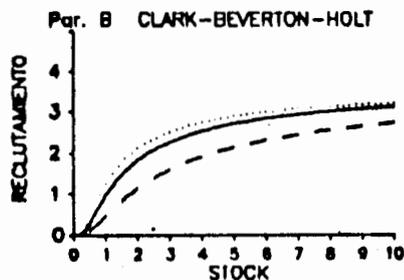
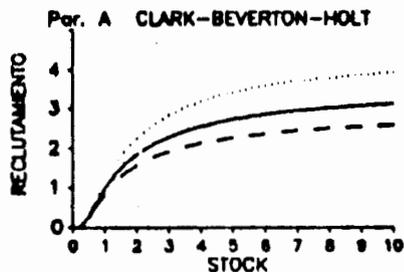


FIGURA 9. Cambios en la forma de la curva S/R Clark-Beverton-Holt. Explicación en la figura 1.

Modelo de Deriso.

En el modelo de Deriso (expresión 18, Fig.11) A es la pendiente en el origen y la mortalidad compensatoria depende de B y C. El valor del reclutamiento máximo depende directamente de A e inversamente de B y C, y su ubicación solo de los dos últimos. El análisis gráfico no permitió comprobar si el modelo representa la mortalidad dependatoria.

Modelo de Shepherd.

En el modelo de Shepherd (expresión 20, Fig. 12) la pendiente en el origen es A, la mortalidad dependatoria no se alcanza a manifestar en esta curva, pero en caso de existir dependería solo de $1/A$; la mortalidad compensatoria depende principalmente de B; el valor del reclutamiento depende directamente de A e inversamente de B, y es afinado por el parámetro C debido al cruce de curvas provocado al variar su valor, dando al modelo cierta versatilidad para ser ajustado en casos específicos.

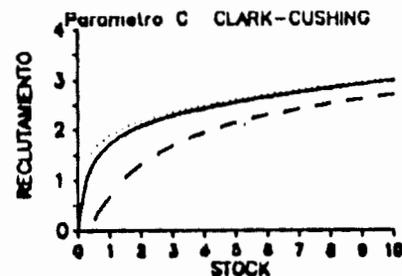
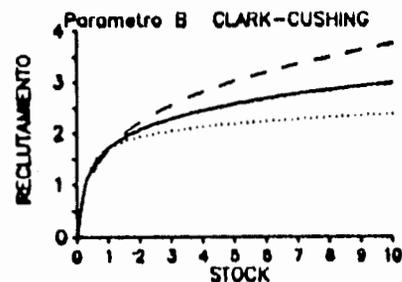
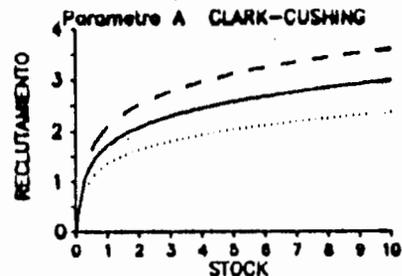


FIGURA 10. Cambios en la forma de la curva B/R Clark-Cushing. Explicación en la figura 1.

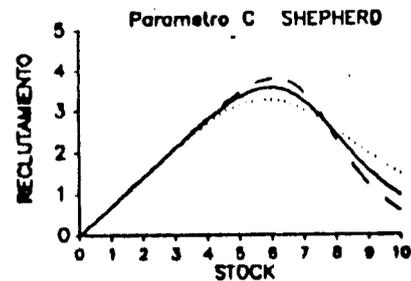
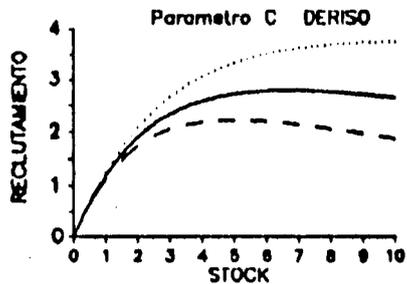
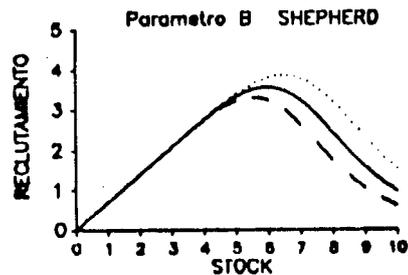
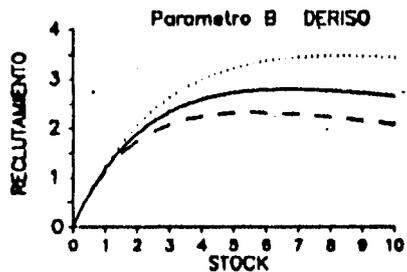
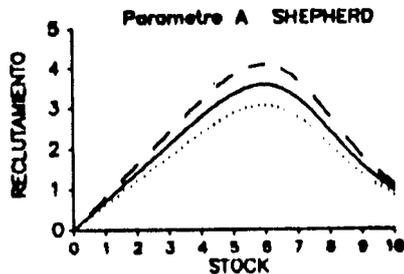
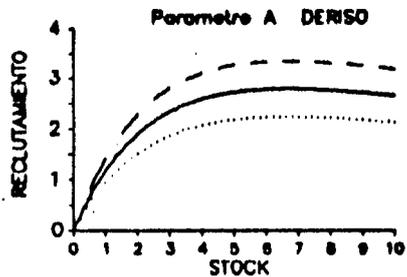


FIGURA 11. Cambios en la forma de la curva S/R de Deriso. Explicación en la figura 1.

FIGURA 12. Cambios en la forma de la curva S/R de Shepherd. Explicación en la figura 1.

En la Figura 13 se muestra una curva generada por el modelo de Gómez Muñoz (expresión 22) restringido a sólo 4 parámetros, pues como se dijo en los antecedentes, el parámetro D depende de los otros. La pendiente en el origen es A, la mortalidad compensatoria la representa el parámetro B, el reclutamiento máximo depende directamente de A, C y E, y su ubicación es alterada por todos los parámetros.

La comparación de las relaciones que tienen A y C con los coeficientes naturales (expresión 23) indica que no es posible cambiar C sin alterar A; sin embargo, si es posible modificar A sin cambiar C por medio de variaciones en α , pero en tal caso se afectaría el parámetro B que podría compensar la alteración mediante el coeficiente población parental-dependiente k.

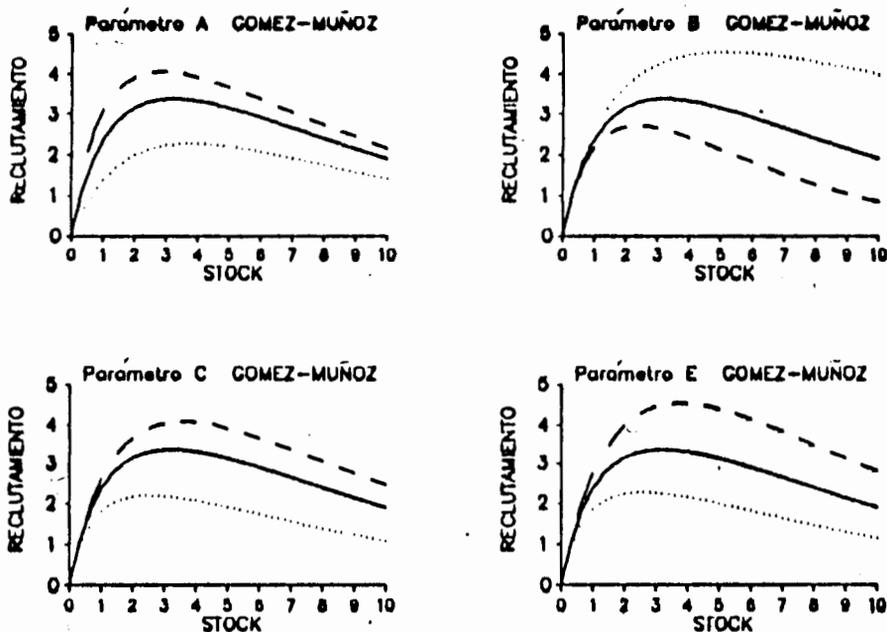


FIGURA 13. Cambios en la forma de la curva B/R de Gómez Muñoz. Explicación en la figura 1.

Si el coeficiente α se calculara independientemente por medio de evaluaciones biológicas de la fecundidad, entonces alguno de los parámetros A o C estaría de más, pues ambos indicarían solamente la influencia de la mortalidad denso-independiente en la relación S/R y se relacionarían en la forma $A = \alpha e^{-1/\alpha}$. Esta situación también se presentaría cuando este modelo se maneja como curva básica o curva huevos/reclutas (Larrañeta, 1979), pues entonces α no interviene en las relaciones (23).

Por otro lado, al considerar las expresiones de C y E, se observa que mediante este modelo se puede evaluar la interacción de las mortalidades denso-independiente y denso-dependiente, pues los cambios que en un momento tuvieran, afectarían estos parámetros indicando si una de ellas o ambas sufrieron modificaciones.

En resumen, las propiedades teóricas y gráficas de los modelos S/R considerados son:

(1) Los únicos modelos que tienen fundamento teórico son los de Ricker, Beverton-Holt, Chapman (1), Chapman (2) y Gómez Muñoz, siendo este último el único que permite estimar la fecundidad media y los componentes denso-independiente, denso-dependiente y población parental-dependiente de la mortalidad natural en los primeros estadios de vida.

(2) Ninguno de los modelos considerados, ni la forma de las curvas S/R que generan, indican el mecanismo ecológico de regulación de la población. Solo se pueden apreciar gráficamente la intensidad de las mortalidades depensatoria y compensatoria.

(3) Se encontraron 4 tipos de curvas S/R que pueden representar una situación real y que según su forma se clasifican en:

- a) **Domos:** Sólo representan la mortalidad compensatoria y que se pueden generar con los modelos de Ricker, Chapman (1), Deriso, Shepherd y Gómez Muñoz.
- b) **Domos deformados:** Con una protuberancia cerca del origen indicando un efecto compensatorio positivo, además de la mortalidad compensatoria, que se pueden generar con los modelos de Chapman (1) y Gómez Muñoz.
- c) **Acampanadas:** Representan tanto la mortalidad depensatoria y la compensatoria; se pueden generar con los modelos Beverton-Holt (2), Chapman (2), Clark-Ricker y Gómez Muñoz.
- d) **Asintóticas:** No representan mortalidad depensatoria. La compensatoria se manifiesta en que el reclutamiento no puede sobrepasar un nivel máximo determinado por el ambiente. Estas curvas se pueden generar con los modelos de Beverton-Holt, Deriso, Shepherd y Gómez Muñoz.

AJUSTE DE LAS CURVAS

En la Figura 14 se presenta la secuencia de los datos S/R de la sardina de California para el periodo 1932-1950 (Clark y Marr, 1955) utilizados para ajustar las 12 relaciones funcionales S/R que se analizan en este trabajo. Se aprecian las siguientes características generales:

- a) El efecto compensatorio o de autoregulación de la población estuvo presente cuando grandes poblaciones parentales produjeron reclutamientos bajos en los periodos 1933-1935 y 1941-1942.
- b) El efecto depensatorio causado por la mortalidad cuando los niveles de la población parental son demasiado bajos se presenta en 1945, 1949 y 1950, que prevaleció hasta el cierre de la pesquería.

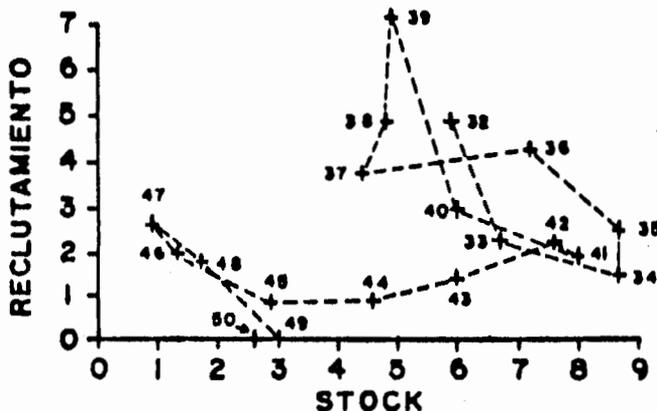


FIGURA 14. Secuencia temporal de los datos S/R de la sardina de California, en miles de millones de peces, de 1932 a 1950 (tomados de Clark y Marr, 1955).

c) En el periodo 1937-1940 y en 1932 se observan grandes reclutamientos generados por poblaciones parentales intermedias de alrededor de 5,000 millones de peces. El periodo de 1943 a 1945 es de transición, lo que ocasiona que esta serie de datos no pueda ser descrita por ninguna relación funcional S/R, pues no es posible describir con la misma curva los datos de los dos periodos mencionados en este párrafo.

A partir del periodo de transición la pesquería fue llevada a la situación crítica de sus últimos años, coincidiendo con la fuerte demanda de alimentos durante la segunda guerra mundial y, según MacCall (1979), con la aplicación de un esfuerzo pesquero similar al de los primeros años que ocasionó una mayor mortalidad por pesca debido al incremento del coeficiente de capturabilidad.

En la Figura 15 se muestran los ajustes de los 12 modelos S/R a los datos S/R mencionados; el orden de presentación fue definido por las sumas de cuadrados de las desviaciones SCD, que se muestran en la Tabla 1 junto con los parámetros estimados. Ningún ajuste fue significativo al 90% de confianza y el porcentaje explicado por cada regresión varió desde 3.5 hasta 20.4%, por lo que, desde el punto de vista estrictamente estadístico, ninguna relación funcional S/R explica satisfactoriamente la dependencia de la fuerza de la clase anual de la abundancia de la población adulta en esta pesquería. Destaca el hecho de que los dos mejores ajustes muestran una fuerte mortalidad depensatoria, incluso la del modelo Clark-Ricker parece exagerada. Este tipo de mortalidad es considerada en los modelos Chapman (2), Clark-Cushing y Clark-Beverton-Holt, pero por efecto de escala no se aprecia con claridad en las curvas.

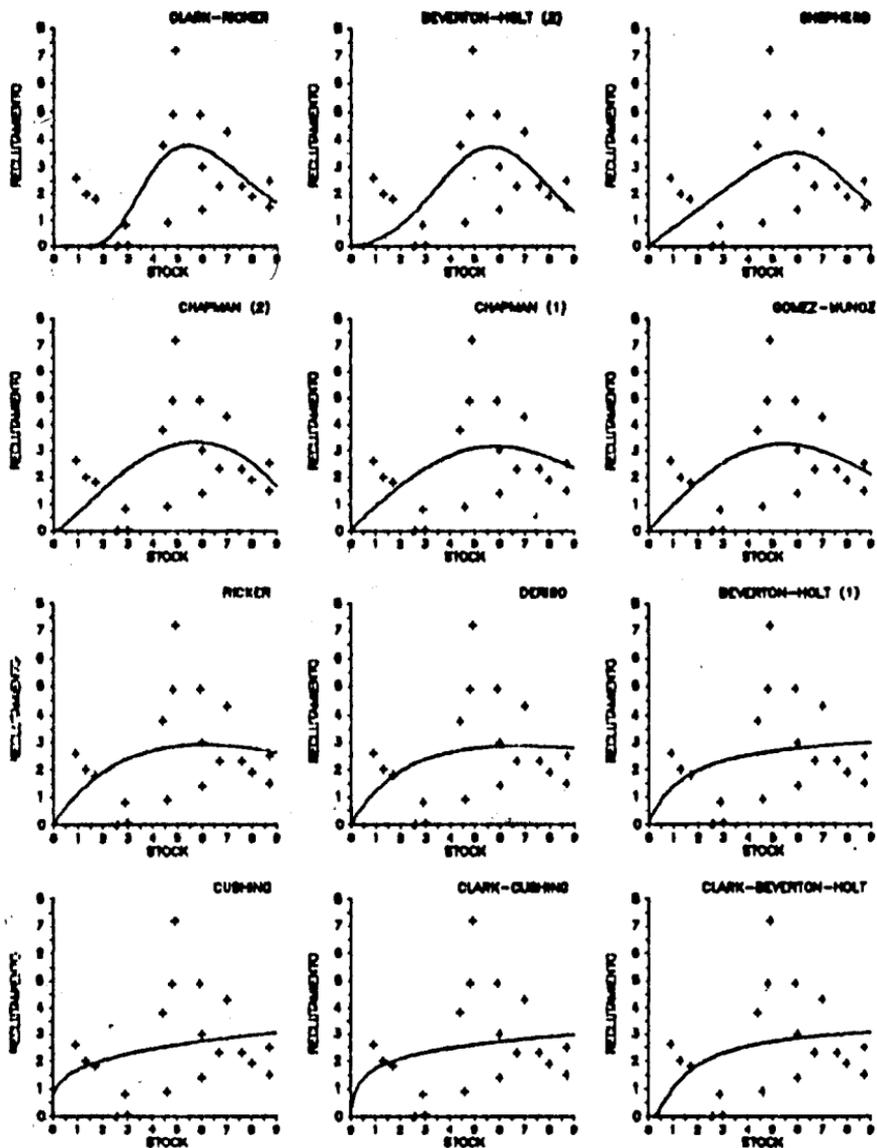


FIGURA 15. Curvas obtenidas al ajustar cada modelo S/R a los datos de la sardina de California por el método de la "rejilla móvil".

TABLA 1.- Parámetros estimados y suma de cuadrados de las desviaciones del ajuste de cada modelo S/R a los datos de la sardina de California tomados de Clark y Marr, 1955.

Modelo S/R	A	B	C	E	SCD
Ricker	1.319	0.166	-	-	54.72
Beverton-Holt	0.283	0.448	-	-	56.68
Beverton-Holt (2)	0.117	-0.782	0.084	-	48.16
Cushing	1.675	0.274	-	-	56.73
Chapman (1)	0.350	0.300	0.500	-	51.59
Chapman (2)	0.961	0.300	-	-	50.76
Clark-Ricker	370.500	0.668	14.350	-	47.61
Clark-Beverton-Holt	0.280	0.100	1.000	-	57.70
Clark-Cushing	1.900	0.210	0.100	-	56.80
Deriso	1.518	0.100	2.465	-	55.72
Shepherd	0.700	0.130	6.800	-	48.58
Gómez Muñoz	1.000	0.491	8.838	3.813	51.62

Los modelos que con este ordenamiento se encuentran del quinto al noveno lugar muestran solamente el efecto de la mortalidad compensatoria; los seis primeros indican la existencia de reclutamientos máximos a niveles intermedios de la población parental. El modelo de Cushing no representa las mortalidades dependiente y compensatoria.

El modelo Clark-Beverton-Holt no logra mejorar el original de Beverton-Holt de la expresión (5) a pesar de que lo contiene como caso particular cuando $C=0$; esto puede deberse a que la metodología de ajuste depende de los valores iniciales de los parámetros, como en todos los métodos de ajuste iterativos de

modelos no lineales (Draper y Smith, 1981), y cuando ellos no son suficientemente buenos ninguno de estos métodos trabaja a su máxima eficiencia. Esto parece haber ocurrido también en el caso del ajuste del modelo de Gómez Muñoz, pues la estimación obtenida del parámetro A fue igual a la inicial, lo que indica que el proceso iterativo no modificó el parámetro haciendo que el modelo funcionara como si tuviera un parámetro de menos. Al comparar las estimaciones que se muestran en Gómez Muñoz (1986a) con estos mismos datos, se destaca el hecho de que en tal caso se obtuvo un valor de $E < 0$, y en éste el ajuste proporcionó un valor de E positivo, que en vista del signo de ζ (Tabla 1), significa que en este ajuste la mortalidad denso-dependiente no se manifestó.

Las estimaciones de los coeficientes naturales que se derivan de las expresiones (23) y de los parámetros del modelo de Gómez Muñoz de la Tabla 1 son las siguientes: $M_1 = 0.057$, $M_2 = -0.2173$, $k = 0.2191$ y $\alpha = 1.12$ huevos/individuo. Para interpretarlas correctamente es necesario tener presente la expresión (21), que es la base de la deducción del modelo. El efecto compensatorio originado por la densidad de la población desovante o, equivalentemente, por el número inicial de huevos, se ejerce a través del coeficiente k y su influencia en la magnitud de la mortalidad natural M se mantiene constante durante el intervalo de edad $[0, t_p]$; por el contrario, el efecto del coeficiente denso-dependiente M_2 disminuye en la medida que decrece la abundancia N_t de la cohorte.

Lo anterior explica entonces, el por qué de la forma de las curvas de Ricker y de Beverton-Holt, en donde el efecto compensatorio presente en la primera es más intenso que en la segunda. La disminución mencionada del efecto de la denso-dependencia representada por M_2 es lo que genera la asíntota del modelo de Beverton-Holt, no permitiendo el descenso de la curva a valores altos de la población parental. Las estimaciones de estos

coeficientes obtenidas en este trabajo y en Gómez Muñoz (1986a), demuestran que en la sardina de California se expresan efectos altamente compensatorios a niveles altos de la población parental, mecanismo que se manifestó en dos periodos previos al de transición, de 1933 a 1935 y de 1940 a 1942 (Fig. 14).

Al comparar los órdenes de magnitud de los coeficientes que intervienen en la expresión (21) y en vista del valor del componente denso-independiente M_1 , se concluye que éste fue el factor que menos afectó a la mortalidad natural en los primeros estadios de desarrollo de esta especie. Esta aparente contradicción con las altas mortalidades provocadas por algunos factores abióticos en los huevos y larvas de peces (Bakun y Parrish, 1980; Anderson, 1986), se explica en parte porque el modelo genera valores subestimados de α (Gómez Muñoz, 1986a) ya que al resolver la ecuación diferencial (3) entre los límites de integración $t=0$ y $t=t_r$, la escala necesaria para representar los eventos que ocurren en dicho intervalo de edad, no incluye mecanismos de mortalidad presentes en los primeros días posteriores al desove; en otras palabras, el proceso de mortalidad natural modelado en la expresión (21) no corresponde, a los primeros días de vida de los peces. Este resultado fortalece la necesidad de estimar la fecundidad media por medio de otros métodos, para que entonces con una estimación más realista de α , se obtenga una mejor estimación de M_1 (expresiones 23), facilitando el ajuste del modelo y mejorando su significación estadística.

En resumen, la característica predominante de los diagramas de dispersión de datos S/R, tanto de los que se presentan en la bibliografía como del ejemplo tratado aquí, es la gran variabilidad de los reclutamientos que impide que los modelos se ajusten adecuadamente. Sin embargo, tales diagramas proporcionan en muchos casos evidencias de la existencia de procesos

depensatorios o compensatorios, como en el caso de la sardina de California. En términos gráficos se puede decir que la mortalidad depensatoria se presenta cuando se requiere un aumento en la pendiente en el origen (determinada por los datos en esa zona) para alcanzar los puntos que denotan reclutamientos máximos; análogamente, la mortalidad compensatoria se advierte en el carácter decreciente de la pendiente que definen los puntos S/R asociados a niveles altos de la población parental. Cabe advertir que en ocasiones no se aprecia la mortalidad compensatoria debido a que la información S/R disponible sólo abarca la historia reciente de la pesquería y da la falsa impresión de que la relación se puede describir con una curva creciente, cuando en realidad puede ser que se trate de datos que sólo describen la parte depensatoria del proceso.

Implicaciones Teóricas.

Antes de interpretar las curvas de producción obtenidas al aplicar la metodología expuesta al ejemplo de la sardina de California, se revisarán las implicaciones teóricas de dicha metodología, sobre todo aquellas que la hacen compatible con las desarrolladas por otros autores. En la mayoría de las contribuciones teóricas revisadas en los antecedentes se asume que la edad de reclutamiento coincide con la de primera reproducción y que sólo hay una clase de edad en la población parental; en este trabajo se hace un tratamiento generalizado de las edades de reclutamiento, primera reproducción y del número de grupos de edad que conforman la población parental.

Las características de la curva S/R que se han analizado en este trabajo y que pueden tener relación con la forma de la consecuente curva de rendimiento, seguirán siendo la presencia de las mortalidades depensatoria y compensatoria, la pendiente en el origen y los reclutamientos máximos. En seguida se hará uso extensivo de la formulación desarrollada en la metodología a fin de deducir en lo posible resultados teóricos que expliquen las propiedades de las curvas de producción derivadas de una relación funcional S/R.

Proposición 1.

Si la curva S/R generada por la relación funcional $R=G(S)$ no representa mortalidad depensatoria, su pendiente en el origen está dada por

$$G'(0) = \frac{1}{H(F_{\max}) - \frac{F_{\max}}{2}} \quad (48)$$

donde F_{\max} es la máxima mortalidad por pesca en equilibrio.

Demostración:

La condición de equilibrio de la expresión (33) se puede escribir en la forma:

$$G(S) (H(F)-F/Z) = S \quad (49)$$

donde el primer miembro representa una familia de curvas, dependiendo del valor de F, obtenidas al multiplicar la curva S/R original G(S) por H(F)-F/Z; el segundo miembro representa la recta de 45° que pasa por el origen. La expresión (49) a su vez es equivalente a:

$$G(S) = \frac{S}{H(F)-F/Z} \quad (50)$$

en donde el primer miembro es la curva S/R ajustada y el segundo representa una familia de rectas que pasan por el origen con pendiente $(H(F)-F/Z)^{-1}$, que depende de F.

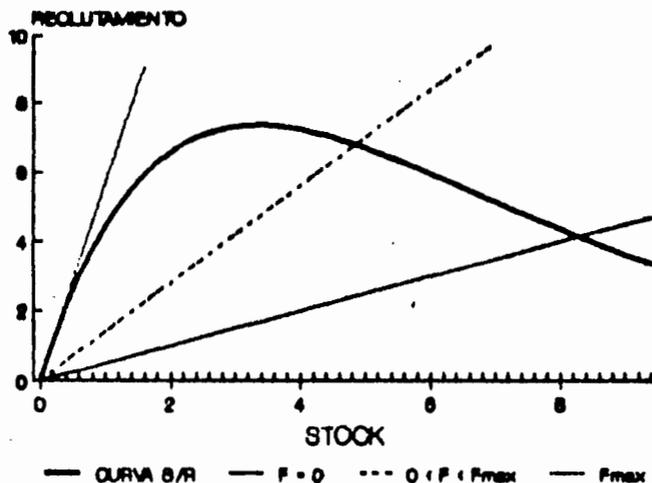


FIGURA 14. Soluciones del stock en equilibrio por el método gráfico de la expresión (50), para el caso de un modelo S/R hipotético que no represente mortalidad depensatoria.

Al incrementar F la pendiente aumenta, y para cada F la población parental en equilibrio es el valor de S que corresponde a la intersección de la recta con la curva $G(S)$.

Si la curva $G(S)$ no representa mortalidad depensatoria, entonces es convexa cerca del origen (con pendientes decrecientes) y para cada valor de F existe una solución en equilibrio siempre y cuando la recta mencionada sea secante a la curva, y al incrementar F se encuentra una F_{\max} tal que dicha secante se convierte en la recta tangente en el origen (Fig. 16).

q. e. d. .

Corolario 1.1

Si un modelo S/R genera una curva que no representa mortalidad depensatoria, tiene un parámetro específico (PAR) que es la pendiente en el origen y $t_r = t_x = t_f$, entonces

$$F_{\max} = (\text{PAR} - 1) M \quad (51)$$

En el caso particular de los modelos de Ricker, Beverton-Holt (2), Deriso, Shepherd y Gómez-Muñoz, la pendiente en el origen es λ , luego, cuando generan curvas S/R sin mortalidad depensatoria se tiene que:

$$F_{\max} = (\lambda - 1) M \quad (52)$$

Para el caso del modelo de Beverton-Holt, con pendiente en el origen $1/B$:

$$F_{\max} = \frac{(1-B) M}{B} \quad (53)$$

y para el de Chapman (1) con pendiente A/B :

$$F_{\max} = \left(\frac{A}{B} - 1 \right) M \quad (54)$$

Demostración:

Cuando $t_r = t_R = t_f$ de la expresión (30) se obtiene que $H(F)=1$ para cualquier F . Entonces por la proposición 1: $PAR=1/(1-F_{max}/(F_{max}+M))$, de donde despejando F_{max} se obtiene (51).

q. e. d.

Corolario 1.2

No existe F_{max} para el caso del modelo de Cushing, si $t_r = t_R = t_f$.

Demostración:

La pendiente en el origen del modelo de Cushing es infinita, entonces por el corolario 1.1, para cualquier tasa de explotación se puede encontrar la población parental en equilibrio y el consecuente rendimiento en equilibrio.

q. e. d.

Corolario 1.3

En el caso de que los modelos de Ricker, Beverton-Holt (2), Deriso, Shepherd y Gómez-Muñoz generen curvas sin mortalidad depensatoria (para el de Ricker siempre es cierto) y $t_r = t_R = t_f$, se puede pescar en equilibrio si y solo si $A > 1$. Para el modelo de Beverton-Holt, el resultado equivalente es para $B < 1$, y para el de Chapman (1) cuando $A > B$.

Demostración:

Para que los valores de F_{max} de las expresiones (52), (53) y (54) del corolario 1.1 sean positivos, se requieren las condiciones establecidas en el enunciado de este corolario.

q. e. d.

Observación:

La expresión (50) es un método gráfico equivalente a la expresión (33) que permite calcular en cualquier caso el stock en equilibrio para cada valor de F . A partir de la curva S/R ajustada y de las rectas asociadas a un número suficiente de valores de F , se calculan gráficamente en el eje X los valores de la población parental en equilibrio asociados a cada uno.

El término nivel de reemplazamiento, según lo definió Ricker (1954), aparece en este trabajo en la página 8 cuando se presentó el modelo S/R de dicho autor, quien como se ha comentado, consideró que $t_r = t_x = t_f$; la idea de este concepto es la de conocer el tamaño adecuado del reclutamiento que reponga las pérdidas naturales de la población parental. En los antecedentes se revisó la propuesta de Garrod (1973) que compara, mediante un cociente, el reclutamiento del año con el promedio de los reclutamientos de las clases anuales en la población parental que lo engendran. La metodología empleada en este trabajo contiene una generalización del concepto manejado por Ricker, pues en ausencia de la mortalidad por pesca la solución S_0 de la ecuación en S de la expresión (33) satisface:

$$G(S_0) H(0) = S_0 \quad (55)$$

En otras palabras, haciendo uso de la última observación, la población parental en equilibrio S_0 , en ausencia de la mortalidad por pesca, es el valor de la abscisa en el punto de intersección de la recta $S/H(0)$ y la curva $G(S)$, y la ordenada correspondiente es el reclutamiento subsecuente R_0 . En resumen, R_0 es el nivel de reclutamiento que reemplaza las pérdidas naturales de la población de modo que ésta se mantenga constante en el nivel S_0 . Evidentemente, en el caso particular manejado por Ricker ($t_r = t_x = t_f$) se tiene que $H(0) = 1$ y entonces las definiciones coinciden.

La estimación de S_0 que se derive de algún modelo S/R ajustado a los datos de una pesquería en particular, de hecho proporciona una estimación de la población parental virgen. La precisión de la estimación dependerá de qué tanto se diferencie la mortalidad natural constante M de los adultos que se emplea en esta metodología, con la que haya existido en la realidad antes de que empezara la explotación de la población, pues como se sabe, por medio de la pesca se extraen individuos de la población que en otro caso deberían morir naturalmente y entonces la mortalidad natural real a que se sometió la población parental virgen pudo ser mayor que la que se estima cuando la pesquería ha operado sobre la población. Por lo dicho, cabría esperar que el valor de S_0 que satisface la expresión (55) sea una sobreestimación de la población parental virgen; esto puede ser relevante cuando se propongan estimaciones del RMS basadas en una evaluación de la población virgen (Beddington y Cooke, 1983).

En la siguiente proposición se establecen las condiciones que definen la forma de la curva de producción derivada de una curva S/R que muestra tanto mortalidad dependiente como compensatoria, y que generalizan el resultado de Clark (1974) acerca de la densidad crítica: Cuando la abundancia de la población parental está por debajo del nivel correspondiente al punto de inflexión cercano al origen, no existe posibilidad de que se evite la catástrofe de la población por un colapso dependiente (Clark, 1974, p. 10). Se generaliza la formulación teórica para aplicarla en los casos en que hay más de una clase de edad en la población madura, y la edad de reclutamiento es diferente a la de primera reproducción.

Proposición 2.

Si la curva $G(S)$ muestra mortalidad depensatoria y compensatoria, y no está por debajo de la recta $S/H(0)$, entonces para ciertos valores de F existen dos soluciones de la población parental en equilibrio, siendo la menor de ellas inestable y la mayor estable.

Además:

- a) Si $G'(0) \leq 1/H(0)$ existe una mortalidad por pesca F_{\max} tal que para todo $F < F_{\max}$ existen dos soluciones de la población parental en equilibrio.
- b) Si $G'(0) > 1/H(0)$ existirán dos valores de mortalidad por pesca F_1 y F_{\max} , $F_1 < F_{\max}$, tales que para $F \leq F_1$ sólo existe una solución de la población parental en equilibrio, y dos cuando $F_1 < F < F_{\max}$.

Demostración:

Si la curva estuviese por debajo de la recta $S/H(0)$ que es la de menor pendiente de la familia de rectas $S/(H(F)-F/Z)$, entonces para ningún $F > 0$ habría solución de la población parental en equilibrio, por lo que bajo la hipótesis de esta proposición se garantiza que exista al menos una solución de la ecuación en S de la expresión (33).

La curva $G(S)$ muestra mortalidad depensatoria, entonces la concavidad cerca del origen implica que a partir de cierto F existen dos soluciones de la población parental en equilibrio (Figs. 17 y 18), de las cuales la menor es inestable y la mayor estable (Clark, 1974; Gulland, 1977; Gómez Muñoz, 1986b). Al incrementar los valores de F la pendiente de la recta se incrementa de modo que las soluciones de la población parental en equilibrio se acercan cada vez más, hasta llegar a un valor máximo de la mortalidad por pesca F_{\max} en el que coinciden, pues la recta

asociada a F_{\max} es tangente a la curva; para $F > F_{\max}$ ya no existirán soluciones y se caerá en situación de sobrepesca (Figs. 17 y 18).

Si $G'(0) \leq 1/H(0)$, la pendiente en el origen de la curva es menor que la pendiente mínima de la familia de rectas $S/(H(F)-F/Z)$, entonces para todo F tal que $0 < F < F_{\max}$ existen dos soluciones de la población parental en equilibrio (Fig. 17) y la curva de producción resultante es un óvalo (Clark, 1974, Figura 2c).

Si $G'(0) > 1/H(0)$ existe un intervalo de valores de F , a partir de $F=0$, en el que sólo hay una solución de la población parental en equilibrio, obtenida por la intersección de la recta $S/(H(F)-F/Z)$ con la rama compensatoria de la curva $G(S)$. Al incrementar F se alcanzará un valor F_1 a partir del cual la recta correspondiente es secante a la curva y entonces para mortalidades por pesca entre F_1 y F_{\max} existirán dos soluciones de la condición de equilibrio (Fig. 18), generándose de esa forma una curva de producción en forma de óvalo incompleto (Clark, 1974, Figura 2b).

q. e. d.

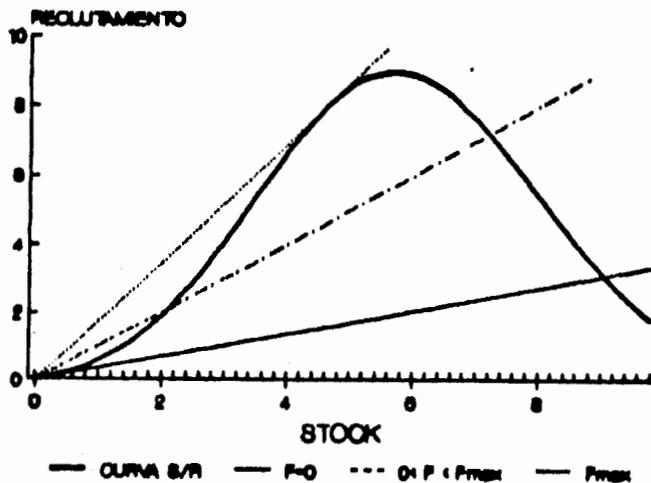


FIGURA 17. Soluciones del stock en equilibrio por el método gráfico de la expresión (50), para el caso de un modelo S/R hipotético que represente mortalidad compensatoria y con pendiente en el origen menor o igual que $1/H(0)$, que es la pendiente mínima de la familia de rectas de la expresión (50) correspondiente a $F=0$.

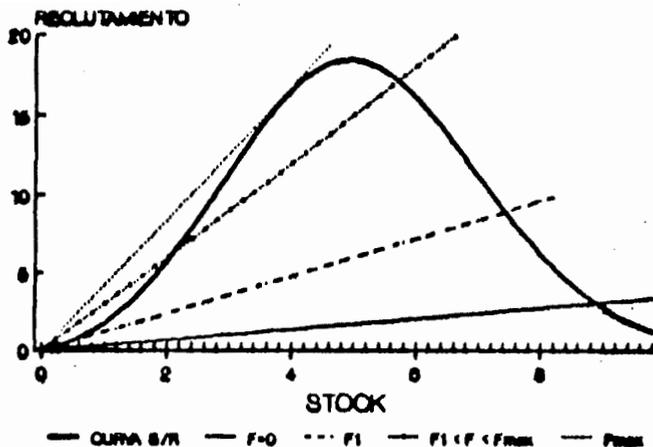


FIGURA 18. Soluciones del stock en equilibrio por el método gráfico de la expresión (50), para el caso de un modelo S/R hipotético que represente mortalidad dependensoria y con pendiente en el origen mayor que $1/H(0)$. Para mortalidades por pesca menores que F_1 solo existe una solución; para cada F entre F_1 y F_{max} existen dos.

Corolario 2.1.

- a) La curva de rendimiento en equilibrio generada por los modelos S/R Chapman (2), Clark-Ricker, Clark-Beverton-Holt y Clark-Cushing siempre será un óvalo completo, característico de una depensación crítica.
- b) Cuando la curva S/R de los modelos Beverton-Holt (2), Deriso, Shepherd y Gómez Muñoz muestre mortalidad dependensoria y compensatoria, la forma de la curva de producción derivada del modelo será un óvalo completo si $A < 1/H(0)$, y en el caso contrario un óvalo incompleto.
- c) En las mismas condiciones, para el caso del modelo Chapman (1) el resultado equivalente es que la curva de producción es un óvalo completo cuando $\frac{A}{B} < \frac{1}{H(0)}$, y un óvalo incompleto en el caso contrario.

Demostración:

La afirmación (a) se deduce de la proposición 2, en vista de que la pendiente en el origen de los cuatro modelos mencionados es cero. Las afirmaciones (b) y (c) se deducen igual en virtud del valor de la pendiente en el origen de cada modelo mencionado en ellas.

q. e. d.

Proposición 3.

La pendiente en el origen Y'_0 de la curva de producción derivada de una relación funcional $G(S)$ entre la población parental y el reclutamiento, está dada por:

$$Y'_0 = \frac{\bar{W}}{M H(0)} S_0 \quad (56)$$

donde S_0 es la estimación de la población virgen (expresión 55).

Demostración:

$$\begin{aligned} Y'_0 &= \lim_{F \rightarrow 0} \frac{Y}{F} && \text{(Definición de derivada)} \\ &= \lim_{F \rightarrow 0} \frac{\bar{W} F G(S^*)}{F Z} && \text{(Definición de Y, expresión 35)} \\ &= \frac{\bar{W} G(S_0)}{M} && \text{(Cálculo del límite)} \\ &= \frac{\bar{W} S_0}{M H(0)} && \text{(Usando la expresión 55)} \end{aligned}$$

q. e. d.

En resumen, al considerar los resultados de la formalización teórica del procedimiento general para simular curvas de producción, a partir de una curva S/R, destaca lo siguiente:

- a) El método gráfico de la expresión (50) permite calcular las poblaciones parentales en equilibrio asociadas a cada mortalidad por pesca, aun en los casos que sea posible hacerlo algebraica o numéricamente
- b) Las proposiciones 1 y 2 ponen de manifiesto la importancia de la pendiente en el origen de la curva S/R, pues en el caso de las curvas que no representan mortalidad depensatoria, determina el valor de F_{max} , y para las que sí la representan, dicha pendiente determina si la depensación es crítica o no.
- c) De los 4 modelos S/R que son capaces de generar curvas acampanadas, sólo los de Beverton-Holt (2) y Gómez Muñoz pueden tener valores de la pendiente en el origen que caigan en cualquiera de los dos casos de la proposición 2; esto es, a partir de ellos se pueden generar curvas de producción en forma de óvalo completo o incompleto, dependiendo de los datos S/R.
- d) La pendiente en el origen siempre es cero en los modelos Chapman (2) y Clark-Ricker, luego la depensación que describen siempre es crítica, por lo que esta propiedad es inherente al modelo y no a la información que se analiza.

Curvas de Producción de la Sardina de California.

Las curvas de producción en equilibrio derivadas de cada uno de los modelos S/R ajustados a los datos de la sardina de California en la sección anterior (Fig. 15), se muestran en las Figuras 19, 20, 21 y 22. En la Figura 19 las curvas de rendimiento en equilibrio tienen forma de domo y son las que más se asemejan a los modelos de producción clásicos, generalizados por Pella y Tomlinson (1969). Las diferentes estimaciones de F_{max} concuerdan con la proposición 1 y la Figura 16, pues a mayor pendiente en el origen de la curva S/R se obtiene mayor F_{max} ; en efecto, las pendientes en el origen de los modelos Beverton-Holt, Deriso, Ricker, Chapman (1), Gómez Muñoz y Shepherd, que se muestran o deducen de la Tabla 1, respectivamente son: 2.23, 1.518, 1.319, 1.16, 1.0 y 0.7; las correspondientes F_{max} son: 1.3, 0.92, 0.8, 0.69, 0.59 y 0.34.

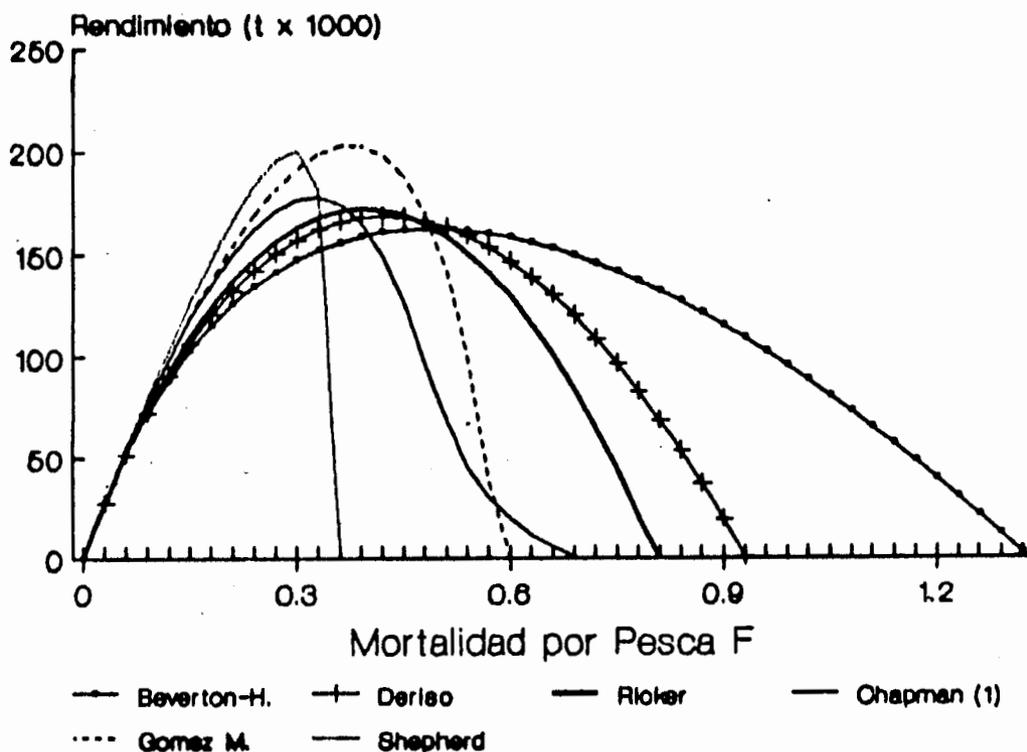


FIGURA 19. Curvas de producción en equilibrio en forma de domo de la sardina de California, simuladas a partir de los ajustes de 6 modelos S/R.

Los modelos de producción de la Figura 19 tienen pendientes en el origen aparentemente iguales, pero por la proposición 3 se tiene que todas ellas dependen de la estimación de la población virgen S_0 , que se deriva de cada modelo S/R conforme a la expresión (55), y depende de la intensidad de la mortalidad compensatoria que cada uno represente en la Figura 15. Así, las estimaciones de S_0 van desde la del modelo de Clark-Ricker de 7,503 millones de peces, hasta 8,353 que corresponde al modelo Clark-Beverton-Holt; entonces, según la expresión (56), las pendientes en el origen de todos los modelos de producción que aparecen en este trabajo, incluidos los de las Figuras 20, 21 y 22, fluctúan entre 940.63 y 1043.44, cuya diferencia no es perceptible en las figuras por el efecto de escala.

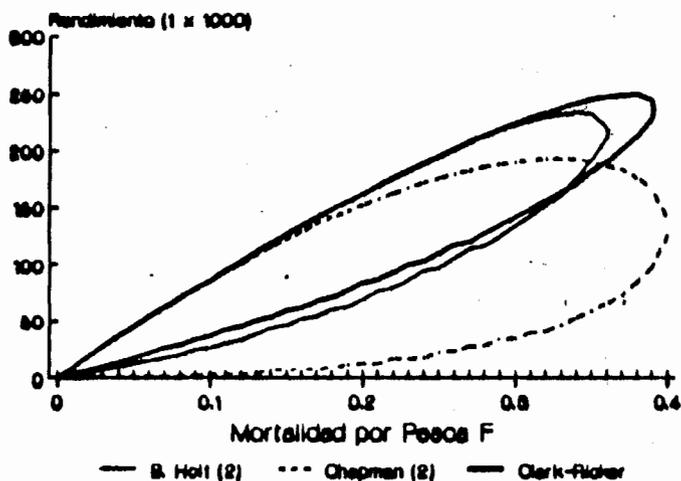


FIGURA 20. Curvas de producción en equilibrio en forma de óvalo de la sardina de California, simuladas a partir de los ajustes de los modelos S/R Beverton-Holt (2), Chapman (2) y Clark-Ricker.

En las Figuras 20 y 21 se muestran las curvas de producción en equilibrio que tienen forma de óvalo y caen en el tipo de curva que generó Fox en 1974 para esta pesquería (Condrey, 1984) y las obtenidas en general cuando el coeficiente de capturabilidad q es denso-dependiente (MacCall, 1976). En el corolario 2.1 se establece que 4 de los 5 modelos S/R que intervienen en estas dos figuras siempre generan modelos de producción en óvalo; la pendiente del modelo Beverton-Holt (2) también satisface la condición de dicho corolario, pues su pendiente en el origen ($A=0.117$) es menor que $1/H(0)=0.363$ (Fig. 20). El comentario del párrafo anterior en referencia a la pendiente en el origen de estos modelos de producción es general y sigue siendo válido para estas figuras. El valor de F_{\max} depende directamente de la magnitud del reclutamiento máximo e inversamente de la "amplitud" del efecto depensatorio en la curva S/R (Fig. 18).

En el caso de los modelos de producción derivados de las curvas de Clark-Cushing y Clark-Beverton-Holt, la F_{\max} dependió más fuertemente de la amplitud del efecto depensatorio (Fig. 15); en el caso de Clark-Cushing es imperceptible, aunque por definición la mortalidad depensatoria está representada en él (expresión 16). Los modelos Clark-Ricker y Beverton-Holt (2) representan un efecto depensatorio semejante en amplitud (Fig. 15) y la F_{\max} de las curvas de producción que generan (Fig. 20) se distinguen por el tamaño del reclutamiento máximo, que en el primero de estos modelos es ligeramente mayor ($R_m=3.8$ generado por una población parental $S_m=5.3$, ambas cifras en miles de millones de peces). La F_{\max} del modelo de producción derivado de Chapman (2) no está definida explícitamente por ninguno de los dos efectos mencionados.

La redondez del óvalo de las curvas de producción de la Figura 20 depende de la amplitud del domo de la curva S/R que la

genera (Fig. 15); a menor amplitud del domo, mas cercanos son los valores de las poblaciones parentales en equilibrio y por ende los rendimientos correspondientes. En el caso de las curvas de la Figura 21 la causa es similar, aunque las curvas S/R que las generan no son propiamente en forma de domo. Biológicamente, la amplitud del domo en las curvas S/R representa la intensidad de las mortalidades depensatoria y compensatoria, pues en el caso de domos muy estrechos, como en Clark-Ricker y Beverton-Holt (2), estas mortalidades se representan intensamente, observándose una disminución de ambas en los modelos Chapman (2), Clark-Beverton-Holt y Clark-Cushing (Figura 15), que en ese orden se manifiesta en un paulatino incremento en la redondez del óvalo.

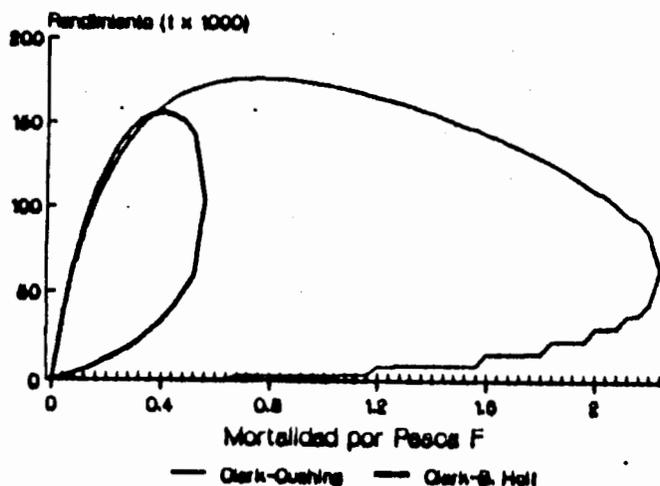


FIGURA 21. Curvas de producción en equilibrio en forma de óvalo de la sardina de California, simuladas a partir de los ajustes de los modelos S/R Clark-Cushing y Clark-Beverton-Holt.

Desde el punto de vista administrativo, la excentricidad de los óvalos (pérdida de redondez) representa un riesgo muy grande, por la cercanía de las dos ramas de la curva, pues la curva superior del óvalo es generada por las poblaciones parentales en equilibrio estables y la inferior por las inestables (Clark, 1974; Gomez Muñoz, 1986b). En la práctica la inestabilidad significa que no es posible mantener a la población en la rama inferior de la curva de producción, pues el equilibrio sólo se da cuando el menor de los valores de S que satisfacen la expresión (33) se alcanza exactamente, cosa que en la realidad no es posible y se cae en situación de colapso dependensatorio (Clark, 1974).

Por la forma del óvalo, como en el caso de Clark-Ricker y Beverton-Holt (2), los dos rendimientos en equilibrio que existen para cada F son muy similares y al contrastar una curva simulada de este tipo con la información de una pesquería específica, sería difícil decidir en cual de las dos situaciones se encuentra (estable o inestable), aún bajo la suposición de equilibrio.

Otra situación delicada que se aprecia en el tipo de curvas de producción como la de Shepherd de la Figura 19, las de la Figura 20 y la de Clark-Beverton-Holt de la Figura 21, es la proximidad de las mortalidades por pesca F_{opt} y F_{max} (Tabla 2), que complican la administración de las pesquerías que representan (Ricker, 1963). En tales casos es difícil evitar la sobrepesca, pues con pequeños excedentes en el esfuerzo por arriba del óptimo se pueden generar mortalidades por pesca que no respetan la situación de equilibrio.

En la Figura 22 se muestra la curva de producción derivada del modelo de Cushing que, como se dijo antes, no puede representar la situación real de una población, por lo que no es recomendable proponer medidas administrativas a partir de él. Sin embargo, la ausencia de una máxima mortalidad por pesca en equilibrio es compatible con el corolario 2 de la proposición 1.

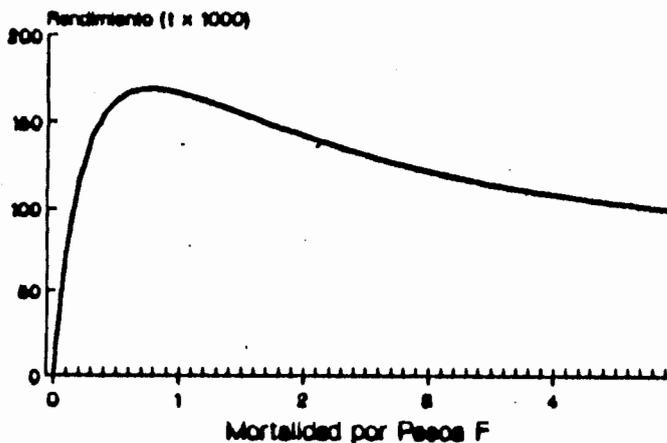


FIGURA 22. Curva de producción en equilibrio de la sardina de California, simulada a partir del ajuste del modelo de Cushing.

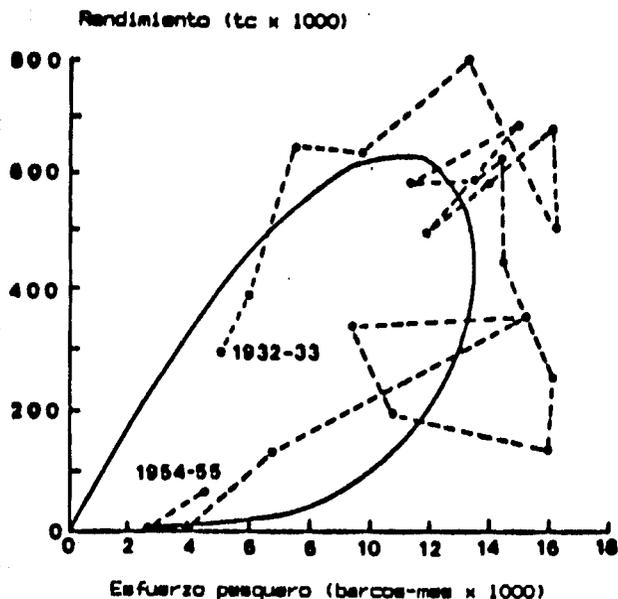


FIGURA 23. Curva de producción de la sardina de California ajustada por Fox en 1974 bajo la hipótesis de densa dependencia del coeficiente de capturabilidad q (tomada de Condrey, 1984).

En la Figura 23 se reproduce la curva de producción que ajustó Fox en 1974 para esta pesquería (tomada de Condrey, 1984), donde se aprecia que la forma es similar al óvalo generado por el modelo Clark-Beverton-Holt de la Figura 21; en los dos óvalos destacan las pronunciadas pendientes alrededor del máximo, denotando la facilidad con que la situación de la pesquería puede doblar el punto crítico indicado por la F_{max} y caer en la situación inestable que se ha comentado arriba. Por otro lado, las escalas de las dos curvas mencionadas en este párrafo difieren significativamente, tal vez porque las estimaciones de la población parental y el reclutamiento de Clark y Marr (1955) son mínimas, debido al método que aplicaron, o bien porque la simulación de la producción que se deriva del enfoque empleado aquí no supone que la captura esté en equilibrio, como en el caso de los modelos globales (Ricker, 1975).

La condición de equilibrio de la expresión (33) se impone para generar un modelo de producción a partir de la curva S/R ajustada a los datos, la cual se supone es representativa de la dinámica promedio de autorregulación de la población. En otras palabras, la representatividad del método usado en este trabajo depende de la veracidad con que la curva S/R ajustada represente la relación, y la de los métodos globales de que la pesquería esté operando en equilibrio. La principal diferencia conceptual entre estos dos enfoques estriba en suponer el equilibrio o simularlo.

Las estimaciones del RMS, F_{opt} y F_{max} de la Tabla 2 sólo se asemejan a las de MacCall (1979), quien a partir de un análisis de cohortes y una simulación de las series de tiempo de la abundancia de esta pesquería, encontró que el rendimiento máximo sostenible que la pesquería pudo haber soportado es de 250,000 t. La estimación de Murphy (1966) del RMS es de 470,000 t para el periodo previo a 1949 y de 57,000 t para los últimos años de la pesquería. La de Schaefer (1954) es de 600,000 t, muy por arriba de las de la Tabla 2 y de la de MacCall (1979).

TABLA 2.- Rendimientos máximos sostenibles (RMS) y mortalidades por pesca, óptima (F_{opt}) y máxima en equilibrio (F_{max}) de la sardina de California, estimados a partir de los modelos S/R.

Modelo S/R	RMS(t x 1000)	F_{opt}	F_{max}
Ricker	172.29	0.40	0.80
Beverton-Holt	162.55	0.48	1.30
Beverton-Holt (2)	233.27	0.34	0.36
Cushing	168.82	0.80	-
Chapman (1)	177.34	0.34	0.69
Chapman (2)	192.84	0.32	0.40
Clark-Ricker	250.10	0.38	0.39
Clark-Beverton-Holt	155.61	0.38	0.58
Clark-Cushing	175.77	0.70	2.20
Deriso	168.67	0.42	0.92
Shepherd	199.17	0.29	0.34
Gómez Muñoz	246.12	0.38	0.59

MacCall (1979) también estimó que la máxima mortalidad por pesca sostenida fue de 0.25, que es menor que todas las estimaciones de F_{opt} y F_{max} de la Tabla 2, aunque en su análisis de cohortes aparecen algunas mortalidades por pesca por grupo de edad mucho mayores.; Murphy (1966) estimó que en promedio se aplicó una mortalidad por pesca de $F=0.79$.

De lo anterior se puede concluir que en vista de la dispersión de los datos S/R de la sardina de California cerca del origen y de la ubicación de los reclutamientos máximos, las curvas de producción que tienen forma de óvalo son las que representan la

situación de la población de manera más realista, sobre todo la generada por el modelo Beverton-Holt (2), demostrando que el colapso que sufrió la población fue depensatorio. Esto coincide con los resultados obtenidos por Fox en 1974 (Fig. 23) y MacCall (1976) como consecuencia del análisis de la denso-dependencia del coeficiente de capturabilidad q .

ANOMALIAS O DESVIACIONES DEL RECLUTAMIENTO

En la Figura 24 y en la Tabla 3 se muestran las anomalías del reclutamiento de la sardina de California de 1932 a 1950, calculadas conforme a la expresión (47), respecto a cada uno de los modelos S/R considerados y al reclutamiento promedio que fue de 2.53 miles de millones de peces. Las fluctuaciones de las anomalías respecto a alguno de estos modelos en particular se aprecia mejor en la Figura 24, en cambio, para revisar las estimaciones respecto a todos los modelos para un año determinado es mejor la Tabla 3.

Exceptuando las anomalías respecto a la media, todas las series coinciden en signo en casi todos los años. Las anomalías respecto a la media difieren notoriamente del resto en el período 1946-1948 siendo muy pequeñas en comparación con las estimadas mediante los modelos S/R. El año en el que se observa mayor discrepancia tanto en los signos como en los valores de las anomalías es 1935.

TABLA 3.- Anomalías porcentuales del reclutamiento de la sardina de California respecto a cada uno de los modelos S/R y respecto a la media.

Año	MODELO														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13		
1932	67.67	78.00	31.01	79.98	84.86	47.32	30.98	72.38	80.68	71.65	38.18	80.92	99.31		
1933	-20.88	-19.83	-32.48	-18.42	-28.74	-28.02	-30.93	-21.24	-17.59	-19.92	-31.78	-28.35	-9.25		
1934	-44.60	-49.83	-8.61	-50.47	-39.14	-22.99	-19.43	-50.95	-49.29	-46.84	-18.48	-33.27	-40.02		
1935	-7.66	-16.38	87.32	-17.48	1.43	28.34	34.28	-18.28	-18.49	-11.41	35.86	11.21	-1.87		
1936	49.61	48.48	42.81	49.84	49.80	42.86	44.89	48.20	51.60	49.82	39.79	47.49	69.64		
1937	35.92	46.23	20.28	51.23	29.23	24.20	14.67	44.39	49.89	39.81	26.14	21.22	49.91		
1938	71.69	84.40	41.62	90.41	60.70	59.52	34.90	81.55	89.42	76.81	51.73	52.06	99.32		
1939	181.27	169.89	104.81	178.21	134.44	129.73	95.29	165.26	177.01	180.76	119.68	122.38	184.05		
1940	2.63	7.30	-19.39	9.67	-8.31	-9.68	-19.08	8.14	10.20	4.95	-15.38	-7.23	18.35		
1941	-32.08	-35.59	-15.80	-35.80	-30.66	-25.20	-19.64	-37.02	-34.56	-33.35	-21.77	-26.35	-25.04		
1942	-18.98	-21.35	-13.18	-21.19	-20.02	-17.92	-19.84	-23.09	-19.88	-19.65	-16.94	-16.84	-9.25		
1943	-82.11	-49.93	-62.38	-48.82	-88.81	-87.84	-62.22	-80.93	-48.57	-81.02	-60.81	-56.70	-44.76		
1944	-68.17	-65.76	-72.90	-64.62	-69.99	-71.28	-74.24	-66.24	-64.86	-67.23	-71.20	-71.79	-64.49		
1945	-66.15	-65.00	-80.52	-64.31	-64.83	-63.99	-27.29	-64.48	-65.15	-65.94	-60.53	-67.35	-68.49		
1946	44.73	25.82	448.94	11.13	74.79	118.08	6.184	84.08	7.89	37.02	119.78	62.63	-21.09		
1947	184.31	108.00	1207.49	59.77	216.74	350.35	1.287	208.90	86.34	135.42	312.69	199.84	2.57		
1948	6.48	-1.62	208.29	-7.07	24.06	42.56	4.023	9.82	-10.11	2.74	51.26	14.88	-28.98		
1949	-97.92	-97.84	-97.10	-97.79	-97.84	-97.82	-96.02	-97.81	-97.83	-97.90	-97.61	-98.01	-98.02		
1950	-99.55	-99.54	-99.24	-99.54	-99.52	-99.50	-98.83	-99.53	-99.55	-99.55	-99.45	-99.55	-99.60		

Modelos S/R: 1. Ricker; 2. Beverton-Holt; 3. Beverton-Holt (2); 4. Cushing; 5. Chapeau (1); 6. Chapeau (2); 7. Clark-Ricker; 8. Clark-Beverton-Holt; 9. Clark-Cushing; 10. Derise; 11. Shepherd; 12. Edsall-Muñoz; 13. Media

En 1940 también hay diferencias en signo, pero son pequeñas y prácticamente despreciables debido a que casi todos los modelos estiman un valor de reclutamiento muy cercano al observado. En el año de 1939 se muestra una anomalía positiva importante que está inversamente relacionada con el reclutamiento máximo descrito por el modelo; la menor de ese año es la relativa al modelo Clark-Ricker y es cercana al 100%.

En el periodo 1943-1945, que aquí se ha llamado de transición, las anomalías respecto a las modelos S/R considerados se presentan en todos los casos negativas. En especial la de 1944, que es la más negativa de todas, indica que para una población parental alrededor de los 5 mil millones de peces, los ajustes de las curvas fueron dominados por los valores altos del reclutamiento (años 1937, 1938 y 1939 ; Figs. 14, 15 y 24).

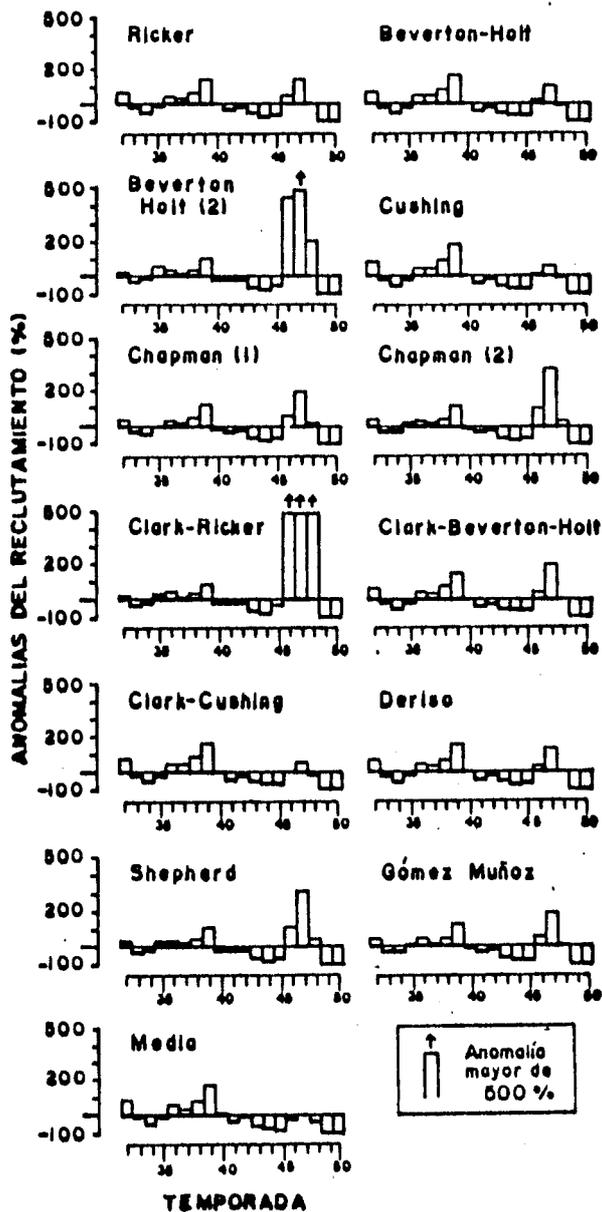


FIGURA 24. Anomalías porcentuales del reclutamiento de la sardina de California respecto a cada uno de los modelos S/R ajustados y respecto a la media.

La metodología propuesta en este trabajo para calcular las anomalías (expresión 47), da lugar a que cuando el valor esperado del reclutamiento es muy bajo, la anomalía es exageradamente grande, como en el caso del modelo Beverton-Holt (2) en 1947, y el modelo Clark-Ricker en el periodo 1946-1948 (Tabla 3, Fig. 24). El efecto inverso lo encontramos en los años de 1949 y 1950 en los que todos los modelos generan mediante este método, anomalías cercanas al -100%, debido a que los reclutamientos observados fueron casi nulos; de esta manera la expresión (47) del cálculo de anomalías no permite que se manifieste la capacidad de un modelo para describir un reclutamiento cercano a cero.

En la Tabla 4 se presenta la matriz de correlación entre los modelos S/R calculada con las anomalías del reclutamiento de la sardina de California generadas por cada uno de ellos y la media. La máxima correlación observada es de 0.999 entre los modelos Cushing y Clark-Cushing, seguida por la existente entre los de Chapman (1) y Gómez Muñoz de 0.998, y la de Ricker y Deriso de 0.997, que de alguna manera indican la similitud de las curvas ajustadas a los datos S/R de la sardina de California (Fig. 15).

TABLA 4.- Matriz de correlación entre los modelos S/R calculada con las anomalías del reclutamiento generadas por cada uno.

Modelo S/R.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1. Ricker	1.000	0.980	0.681	0.938	0.976	0.891	0.497	0.909	0.934	0.997	0.896	0.976	0.833
2. Beverton-Holt	1.000	0.493	0.988	0.918	0.784	0.341	0.989	0.986	0.992	0.792	0.914	0.920
3. Beverton-Holt (2)	1.000	0.353	0.798	0.920	0.910	0.306	0.839	0.898	0.900	0.786	0.126
4. Cushing	1.000	0.842	0.681	0.204	0.978	0.999	0.962	0.692	0.844	0.966
5. Chapman (1)	1.000	0.967	0.637	0.807	0.838	0.957	0.970	0.998	0.698
6. Chapman (2)	1.000	0.784	0.686	0.671	0.884	0.998	0.968	0.498
7. Clark-Ricker	1.000	0.082	0.194	0.441	0.780	0.630	0.008
8. Clark-Beverton-Holt	1.000	0.976	0.928	0.657	0.806	0.944
9. Clark-Cushing	1.000	0.988	0.682	0.837	0.971
10. Deriso	1.000	0.860	0.957	0.871
11. Shepherd	1.000	0.968	0.812
12. Gómez Muñoz	1.000	0.707
13. Media	1.000

La agrupación de modelos con base en la matriz de correlación de la Tabla 4 se presenta en el dendrograma de la Figura 25. Se aprecian dos grandes grupos: el primero formado por los modelos Clark-Cushing, Cushing, Clark-Beverton-Holt, Beverton-Holt, Deriso, Ricker y la media, este último como "modelo" menos representativo del grupo; el segundo lo constituyen los modelos de Shepherd, Chapman (1) y (2), Gómez Muñoz, Beverton-Holt (2) y el de Clark-Ricker, siendo este último el que menos se asemeja al resto, hecho que es totalmente congruente con las correlaciones de la Tabla 4.

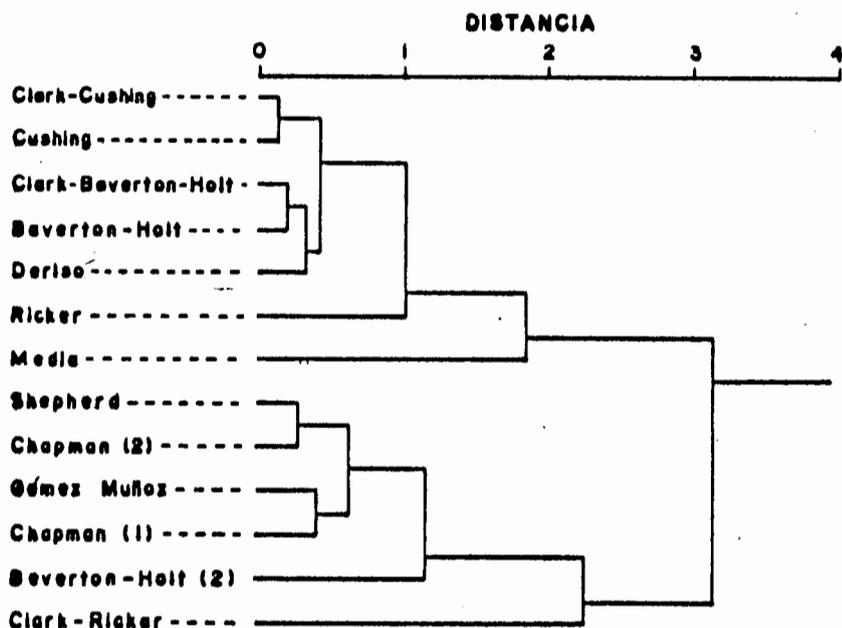


FIGURA 25. Agrupación de los modelos S/R con base en las anisalias de la sardina de California calculadas respecto a cada uno de ellos.

TABLA 5.- Autocorrelaciones de las anomalías del reclutamiento generadas por los modelos S/R

Modelo S/R	Desfasamiento (años)								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Ricker	0.394	-0.251	-0.321	-0.185	-0.144	-0.095	0.162	0.289	0.140
Beverton-Holt	0.441	-0.185	-0.234	-0.178	-0.168	-0.095	0.172	0.240	0.114
Beverton-Holt (2)	0.379	-0.198	-0.284	-0.128	-0.044	-0.046	-0.019	0.048	0.005
Deriso	0.410	-0.210	-0.295	-0.179	-0.154	-0.096	0.168	0.276	0.137
Chapeau (1)	0.375	-0.331	-0.429	-0.220	-0.125	-0.095	0.134	0.303	0.174
Chapeau (2)	0.342	-0.357	-0.444	-0.197	-0.081	-0.079	0.072	0.243	0.125
Clark-Beverton-Holt	0.371	-0.282	-0.384	-0.222	-0.168	-0.110	0.158	0.339	0.182
Shepherd	0.374	-0.353	-0.456	-0.218	-0.084	-0.080	0.070	0.237	0.139
Beaz Munoz	0.361	-0.337	-0.404	-0.179	-0.090	-0.077	0.121	0.267	0.136
Cushing	0.478	-0.031	-0.123	-0.198	-0.163	-0.083	0.160	0.156	0.058
Clark-Cushing	0.480	-0.018	-0.108	-0.117	-0.154	-0.080	0.152	0.140	0.041
Media	0.532	0.162	0.127	0.045	-0.089	-0.049	0.081	-0.045	-0.113
Clark-Ricker	-0.088	-0.062	-0.068	-0.012	-0.018	-0.018	-0.021	-0.024	-0.027

Las autocorrelaciones de cada una de las series de tiempo de las anomalías, hasta un retraso o desfase máximo de 9 años, se muestran en la Tabla 5, donde los modelos aparecen agrupados por la semejanza entre ellas. La primera característica global de estas autocorrelaciones es que, exceptuando las derivadas del modelo Clark-Ricker que son casi cero, las correspondientes a un año de desfase tienen valores muy cercanos o superiores a los significativos con $P < 0.1$; esto es, que con cualquier referencia que se emplee, las anomalías del reclutamiento dependen en gran medida de las del año inmediato anterior.

Los nueve modelos del primer grupo de la parte superior de la Tabla 5, generaron correlaciones negativas importantes para un desfase de 3 años, significativas con $P < 0.1$ en el caso de cuatro modelos de dicho grupo, y que en los últimos cinco son mayores que las correspondientes al desfase anual. Las altas autocorrelaciones con desfases de uno y tres años se pueden interpretar como sigue:

- a) El carácter autorregresivo de las anomalías se pone de manifiesto en la correlación con desfase de un año, que en función de una hipótesis de densidad-dependencia, significa que

el nivel de la población parental que genera un reclutamiento anómalo no cambia significativamente de un año a otro (sobre todo cuando hay varias clases de edad en la población). El argumento denso-independiente para explicar esta correlación significaría que el efecto de un evento ambiental sobre el reclutamiento prevalece de un año a otro.

- b) El efecto inverso que a los tres años tiene una anomalía se puede asociar al impacto que un reclutamiento tiene cuando éste se convierte en la clase de edad mayoritaria de la población madura. Durante los primeros años de la pesquería de sardina, el 50% de los individuos de 2 años estaban maduros y habían desovado (Murphy, 1966); la explicación denso-independiente de esta correlación indicaría la presencia de un fenómeno ambiental cíclico que afecta los reclutamientos de sardina, con un periodo aproximado de seis años.

La agrupación de modelos de la Figura 25 se manifiesta en el grupo superior de la Tabla 5, pues los últimos 5 modelos de tal grupo corresponden al segundo grupo del dendrograma y se distinguen de los primeros en que la correlación correspondiente a 3 años de desfase es, en valor absoluto, mayor que la de un año. En la Figura 24 se aprecian algunas características de las anomalías que explican las diferencias mencionadas, pues en el caso de los modelos S/R con pendiente en el origen más baja o que representan la mortalidad depensatoria, las anomalías positivas del periodo 1946-1948 resultaron ser muy grandes en comparación con las descritas por otros modelos. Por ejemplo, en las anomalías con respecto al modelo Beverton-Holt (2) de la Figura 24, se observan fuertes alternancias en los años 1944, 1947 y 1950, que debieron influir en el valor de la correlación de tres años.

El carácter periódico de las autocorrelaciones correspondientes a las anomalías generadas por los modelos de los

dos primeros grupos de la Tabla 5 se muestran en los correlogramas del modelo de Ricker y de Cushing (Figura 26a,b), que se tomaron como ejemplos representativos de dichos grupos para fines gráficos; se incluye además el correlograma de la media (Figura 26c) con fines comparativos. Los valores importantes de los correlogramas, además del correspondiente al desfaseamiento anual, varían en cada caso, pues para el primer grupo destacan las correlaciones con desfaseamientos de 3 y 8 años, para el segundo las de 5 y 7 años, y para la media las de 5, 7 y 9 años de desfaseamiento.

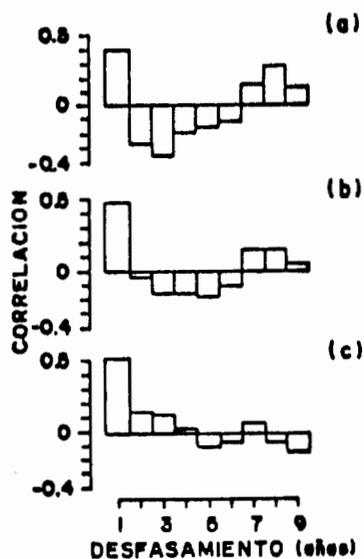


FIGURA 26. Correlogramas representativos de las diferentes series de tiempo de anomalías del reclutamiento de la sardina de California respecto a los modelos de Ricker (a), Cushing (b) y la media (c).

La comparación de la semejanza de las anomalías del reclutamiento descritas por cada modelo (Figura 25), y de las propiedades que cada serie de tiempo podría tener, v. g. las autocorrelaciones, depende en gran medida de la referencia empleada. Desde cada uno de estos dos puntos de vista, algunos modelos presentan semejanzas que tienen su origen en el ajuste de la curva S/R y algunas son explicables casi en los mismos términos del comportamiento de los modelos al generar modelos de producción. Sin embargo, el criterio más usado para medir anomalías, que es la media, muestra fuertes diferencias con los resultados obtenidos al considerar que los reclutamientos dependen funcionalmente de la abundancia de la población parental. La explicación de las anomalías del reclutamiento con base en fenómenos ambientales dependerá de que se considere o no la abundancia de la población parental y, en caso de considerarse, del modelo que se emplee para describir la relación S/R.

DISCUSION

De los resultados presentados se desprende que el conocimiento de la relación que hay entre la magnitud del reclutamiento y la magnitud de la población parental, así como el establecimiento de una relación funcional entre ellos, tiene algunas consecuencias importantes en la comprensión de la dinámica poblacional de especies explotadas.

Las hipótesis que se manejaron en la deducción de algunos de los modelos que tienen fundamento teórico se refieren explícitamente a factores tales como el canibalismo, la disponibilidad de alimento (tanto para las larvas como para las hembras maduras), la territorialidad, la limitación del crecimiento por el alimento y la depredación. Sin embargo, las relaciones funcionales S/R no permiten conocer el mecanismo ecológico mediante el cual las poblaciones controlan su tamaño. Las tres deducciones del modelo de Ricker que se presentan aquí, derivadas de enfoques teóricos diferentes, y los planteamientos de Chapman (1973) para formalizar distintas situaciones que supuestamente regulan el tamaño de la población y que conducen a la deducción del mismo modelo S/R, demuestran que ni la forma de la curva ni el modelo específico utilizado aportan información sobre el fenómeno que domina en la regulación del tamaño poblacional.

El procedimiento matemático formal presentado por Beverton y Holt (1957), Harris (1975) y Gómez Muñoz (1986a) acerca de la mortalidad natural en los primeros estadios de desarrollo, permite interpretar los parámetros de los modelos de Ricker, Beverton-Holt y Gómez Muñoz en términos de la fecundidad media y los componentes denso-dependiente, denso-independiente y población parental-dependiente de dicha mortalidad (expresiones 7, 8 y 23), aunque

sin especificar tampoco las causas naturales que inducen los valores de tales componentes.

Del análisis de las curvas S/R derivadas de los modelos de Ricker, Beverton-Holt y Gómez Muñoz, se deduce que la mortalidad denso-dependiente se manifiesta de distintas maneras, ya sea indicando fenómenos depensatorios o bien compensatorios. Entre los primeros se encuentra el caso de la mortalidad depensatoria, que representa una disminución en la supervivencia de los reclutas ocasionada, directa o indirectamente, por el bajo nivel de la población parental. Entre los segundos se encuentran las respuestas del reclutamiento para compensar una situación extrema de la abundancia poblacional, con reclutamientos bajos cuando el nivel poblacional es alto, y con reclutamientos altos cuando es bajo.

La forma de la curva S/R permite conocer si los fenómenos depensatorios o compensatorios intervienen en la regulación de la población. Considerando la naturaleza de los fenómenos que representan y las consecuencias que se derivan de sus aplicaciones, los resultados indican que las curvas S/R con forma de domo, domo deformado, acampanadas y asintóticas, pueden representar situaciones reales. Las curvas que representan un reclutamiento que crece ilimitadamente al aumentar el tamaño de la parentela son inaceptables, pues en la situación que describen no hay manera de controlar el crecimiento de la población; tal es el caso de las generadas por los modelos de Cushing y Clark-Cushing.

Los domos representan a las poblaciones en que la compensación sucede a altos niveles de la población parental, esto es, la mortalidad compensatoria se presenta cuando la población crece demasiado, ocasionando una disminución en los reclutamientos. Las curvas S/R asintóticas también representan la mortalidad compensatoria cuando una población muy grande se

autorregula generando reclutamientos cercanos al máximo tolerado por el ambiente; esto es, que la población se mantiene estable debido a la saturación de la capacidad del medio para sostener reclutas.

Los domos deformados representan poblaciones con características compensatorias en los niveles extremos de abundancia. Estas curvas muestran, además de la mortalidad compensatoria, una protuberancia cerca del origen que indica un incremento en los reclutamientos generados por poblaciones parentales pequeñas, lo que se interpreta como una compensación positiva, es decir, la población compensa su baja abundancia a través de reclutamientos elevados.

Las curvas acampanadas representan poblaciones que manifiestan reducción en los reclutamientos tanto a altos niveles de la población parental (mortalidad compensatoria), como a niveles muy bajos (mortalidad dependensatoria). Tales poblaciones son difíciles de regular, pues la dependensación hace que se genere una curva de producción en forma de óvalo, que representa a una pesquería en crisis, y en el caso de que éste sea completo, es indicador de que la población sufrirá un colapso.

No fue posible encontrar una curva S/R que representara simultáneamente a las mortalidades dependensatoria y compensatoria "asintótica", esto es, una curva sigmoidea o en forma de "S"; en la revisión gráfica se observó que el modelo Clark-Beverton-Holt sólo describe una de estas mortalidades a la vez.

El tipo de curva S/R que describa una situación particular deberá depender, principalmente, de las características de la información. El uso adecuado del diagrama de dispersión de los datos S/R, permite identificar la presencia de fenómenos dependensatorios y compensatorios con los que se regula la población.

A partir de dicho diagrama Rotschild y Mullen (1985) proponen una forma de clasificar las poblaciones en: compensatorias, no compensatorias, y sin relación S/R aparente, según se vió en los antecedentes. Cuando los datos S/R abarcan un buen número de niveles de la abundancia parental, es posible que, a pesar de la gran variabilidad de los reclutamientos, describan adecuadamente la relación S/R promedio. Especial cuidado habrá que poner a los periodos de tiempo que representen los datos, pues, por ejemplo, la mortalidad compensatoria sólo puede ser detectada durante los primeros años de la pesquería, cuando la población tiene la posibilidad de manifestar su comportamiento a niveles elevados de abundancia; asimismo, la mortalidad depensatoria sólo se podrá observar en situaciones críticas, en los años más recientes de la historia de la explotación del recurso en cuestión.

El análisis de la secuencia temporal de los datos S/R, tanto de la bibliografía como del ejemplo tratado aquí, demuestra que, en los primeros años de las pesquerías, los datos fluctúan en la región compensatoria del plano S/R, y en la medida que se va ejerciendo la sobrepesca del crecimiento, la reducción de la población parental origina un desplazamiento de los datos hacia el origen del plano, en donde, dependiendo de las características de la especie, puede manifestarse positivamente como en el caso de las poblaciones parentales representadas por "domos deformados", o negativamente, como mortalidad depensatoria.

Independientemente de que exista un modelo cuya curva S/R se ajuste satisfactoriamente a los datos, en la mayoría de los casos es posible advertir el tipo de mortalidades presentes en la información. En efecto, los datos S/R más recientes de una pesquería, usualmente cerca del origen, definen el valor aproximado de la pendiente en el origen de una curva S/R imaginaria. Si la pendiente debe ser creciente para que la curva

A partir de dicho diagrama Rotschild y Mullen (1985) proponen una forma de clasificar las poblaciones en: compensatorias, no compensatorias, y sin relación S/R aparente, según se vió en los antecedentes. Cuando los datos S/R abarcan un buen número de niveles de la abundancia parental, es posible que, a pesar de la gran variabilidad de los reclutamientos, describan adecuadamente la relación S/R promedio. Especial cuidado habrá que poner a los periodos de tiempo que representen los datos, pues, por ejemplo, la mortalidad compensatoria sólo puede ser detectada durante los primeros años de la pesquería, cuando la población tiene la posibilidad de manifestar su comportamiento a niveles elevados de abundancia; asimismo, la mortalidad dependensatoria sólo se podrá observar en situaciones críticas, en los años más recientes de la historia de la explotación del recurso en cuestión.

El análisis de la secuencia temporal de los datos S/R, tanto de la bibliografía como del ejemplo tratado aquí, demuestra que, en los primeros años de las pesquerías, los datos fluctúan en la región compensatoria del plano S/R, y en la medida que se va ejerciendo la sobrepesca del crecimiento, la reducción de la población parental origina un desplazamiento de los datos hacia el origen del plano, en donde, dependiendo de las características de la especie, puede manifestarse positivamente como en el caso de las poblaciones parentales representadas por "domos deformados", o negativamente, como mortalidad dependensatoria.

Independientemente de que exista un modelo cuya curva S/R se ajuste satisfactoriamente a los datos, en la mayoría de los casos es posible advertir el tipo de mortalidades presentes en la información. En efecto, los datos S/R más recientes de una pesquería, usualmente cerca del origen, definen el valor aproximado de la pendiente en el origen de una curva S/R imaginaria. Si la pendiente debe ser creciente para que la curva

describa los datos en la zona de los reclutamientos más altos, entonces tal información muestra la existencia de la mortalidad dependiente.

Por otro lado, si a partir de la zona de los reclutamientos elevados, la pendiente debe ser decreciente para describir los reclutamientos generados por poblaciones parentales grandes, encontramos evidencia de una mortalidad compensatoria.

La generación de curvas de producción en equilibrio a partir de una relación funcional S/R, es quizás, la aplicación más relevante de los modelos S/R. Los principales resultados de la generalización de los planteamientos teóricos de Ricker (1958), Cushing (1973), Clark (1974) y Gulland (1977), se resumen a continuación:

- a) Se formaliza el método gráfico usado por Gulland (1977) para calcular los valores de la población parental en equilibrio, en función de la mortalidad por pesca. Los valores de la abundancia de la población parental en equilibrio corresponden a la intersección de la curva S/R ajustada con la línea recta asociada a cada F (expresión 50). Este método permite calcular la curva de producción en equilibrio aún en los casos en que la solución de la ecuación de equilibrio no se pueda encontrar analíticamente, ni se disponga de una computadora para hacerlo numéricamente.
- b) El valor ajustado de la pendiente en el origen de la curva S/R tiene consecuencias en la regulación de una pesquería dependiendo de que la curva S/R represente o no la mortalidad dependiente. Si no la representa, la pesquería no está en crisis y el valor de dicha pendiente permite calcular F_{\max} para pescar en equilibrio (Proposición 1). En el caso contrario, se genera una curva de producción en forma de óvalo, que puede ser

completo o incompleto, dependiendo de que la mortalidad depensatoria de la curva S/R sea crítica o no. Cuando $G'(0) < 1/H(0)$, sobreviene un colapso depensatorio como consecuencia de la sobrepesca del reclutamiento (Proposición 2), y la curva de producción es un óvalo completo.

- c) El método tratado en este trabajo permite calcular el tamaño de la población virgen, que es la población parental en equilibrio en ausencia de la pesca. Posiblemente esta estimación es superior al valor real debido a que la mortalidad natural M de la población inexplorada podría ser mayor que la de la población explotada.

La formalización y generalización de la teoría para simular curvas de producción a partir de una relación funcional S/R demostró que las propiedades y las consecuencias de tales curvas dependen de la curva S/R ajustada a los datos.

La generalización de los resultados de Clark (1974) sobre la depensación crítica (proposición 2) es el resultado que tiene consecuencias más drásticas en la aplicación de este enfoque, pues una vez detectada la mortalidad depensatoria en los datos S/R, la pendiente en el origen del modelo que describa en promedio la relación, definirá la gravedad de la situación de la población y la posibilidad de instrumentar medidas administrativas para evitar el colapso de la pesquería.

El caso más delicado es la presencia de la mortalidad depensatoria crítica que depende de la pendiente en el origen de la curva acampanada S/R, que como se aclaró en su oportunidad, debe ser consecuencia de la información y no del modelo usado; en estos casos sólo se recomienda el uso de los modelos Beverton-Holt (2) y Gómez Muñoz, porque permiten generar curvas S/R acampanadas con diferentes pendientes en el origen. El primero de estos

modelos se puede convertir en un polinomio de segundo grado, mediante una transformación logarítmica, por lo que puede ser ajustado por medio de una regresión lineal múltiple.

El modelo de Gómez Muñoz necesariamente tiene que ser ajustado por métodos iterativos que son menos comunes; sin embargo, este modelo es capaz de generar los 4 tipos de curvas S/R que en este trabajo se establecieron como representativas de situaciones reales, tiene fundamento teórico, permite estimar los componentes mencionados de la mortalidad natural de los primeros estadios de desarrollo de los peces y la fecundidad media.

La aplicación del enfoque presentado en este trabajo, para el caso de la pesquería de la sardina de California, se puede discutir en los siguientes términos: fenómenos detectados en el diagrama de dispersión y por el tipo de curvas S/R ajustadas, calidad de los ajustes, consecuencias de la simulación de curvas de producción, y, análisis de las anomalías o desviaciones de los reclutamientos al tomar en cuenta la densidad de las poblaciones parentales.

La información S/R de Clark y Marr (1955), revela que en esta población se manifestaron tanto la mortalidad compensatoria como la depensatoria. La primera de ellas en dos periodos, 1933-1935 y 1941-1942, y la segunda en 1945, 1949 y 1950. Las gráficas de los datos S/R derivados de los análisis de cohortes de Murphy (1966) y MacCall (1979) también revelan la presencia de la mortalidad depensatoria en la sardina de California; esta mortalidad resultó ser la característica más relevante en los dos mejores ajustes de las curvas S/R y la compensatoria se manifestó en más de la mitad. En este sentido, hay congruencia entre los fenómenos mostrados por los datos y los representados por las curvas S/R que mejor se ajustaron.

La poca significación estadística de los ajustes, menor del 90% en todos los casos, coincide con los resultados obtenidos por otros autores al ajustar curvas S/R. Sin embargo, el rigor estadístico no parece ser una causa justificada para negar la existencia de una relación S/R en esta especie, ni para cancelar la aplicación de las técnicas derivadas de dicha relación. La variabilidad de los reclutamientos podría considerarse como un "ruido" que supera la "señal" original en la relación S/R; sin embargo, los resultados encontrados en este trabajo muestran que es posible detectar dicha señal, filtrarla, y estudiar las anomalías.

La evidencia de la sobrepesca del reclutamiento queda demostrada ampliamente al combinar los resultados de este trabajo con los de otros autores, principalmente los relativos a la denso-dependencia del coeficiente de capturabilidad q . Las curvas de producción en forma de óvalo que se obtuvieron a partir de cinco de los doce modelos analizados, se asemejan a la ajustada por Fox (1974) para esta pesquería, especialmente la generada por el modelo Beverton-Holt (2), que es el único de los cinco que podía haber generado otro tipo de curvas. Las estimaciones de Fox (1974) y de MacCall (1976) del parámetro β , indicador de la denso-dependencia de q , indican en ambos casos una relación inversa entre q y la abundancia promedio de la población, es decir, un incremento en la capturabilidad en la medida que la población declinaba.

La curva de producción en equilibrio simulada a partir del modelo de Beverton-Holt (2), que parece ser el más adecuado en el caso de la sardina de California, proporciona un RMS de 233,270 toneladas con una F_{opt} de 0.34, una F_{max} de 0.36 y una población virgen de 7,500 millones de peces. La cercanía de F_{opt} y F_{max} ejemplifica el riesgo, advertido por Ricker (1963), de regular el esfuerzo pesquero a partir de una mortalidad por pesca óptima.

Además, estas estimaciones superan el valor de $F_{max}=0.25$ calculado por MacCall (1979), aunque el RMS de 250,000 toneladas calculado por este autor es similar. Por otro lado, la estimación de la población virgen derivada del modelo Beverton-Holt (2), no difiere notoriamente del resto, pues en todos los casos está alrededor de los 8,000 millones de peces; aunque no se encontró ninguna estimación de la abundancia de la población virgen de la sardina de California, su uso para calcular el RMS en la forma $M B_0/2$ (Beddington y Cooke, 1983), donde B_0 es la biomasa virgen, proporciona un valor de $RMS=258,400$ toneladas, similar a los que se calcularon con la metodología de este trabajo.

La composición por edades de la captura que analizaron Clark y Marr (1955), y las tablas resultantes de los análisis de cohortes de Murphy (1966) y MacCall (1979), muestran el efecto de la pesca sobre el crecimiento y que la reacción de la población parental en los años de transición no podía ser igual a la del inicio de la pesquería, cuando niveles similares de la población parental generaron reclutamientos muy diferentes. La madurez de los reclutas de 2 años de edad también cambió, pues en un principio el 50% de ellos participaba en la reproducción y hacia el final lo hacía el 100%. Los resultados de Ricker (1963) en relación con la rapidez con que se reduce la población parental y la opinión de Cushing (1973) y Pauly (1984) en el sentido de que la mayoría de los colapsos ocurridos en las décadas recientes fueron debidos a la sobrepesca del reclutamiento, refuerzan la posibilidad de que la declinación de la pesquería de la sardina de California fue causada principalmente por la pesca.

El uso de las relaciones S/R proporciona una visión muy diferente de las anomalías del reclutamiento a la que se obtiene si no se considera la intervención de la población parental. La búsqueda de periodicidades en las anomalías, que eventualmente se pudieran relacionar con fluctuaciones ambientales, tiene supuestos

implícitos muy importantes dependiendo de que se considere o no la abundancia de la población desovante:

- (1) El enfoque propuesto en este trabajo sugiere que una vez filtrada la dependencia que los reclutamientos tienen de la población parental, los residuales sean explicados mediante factores ambientales cuyas series de tiempo se correlacionen con las de las anomalías.
- (2) Ignorar el tamaño de la población parental implica suponer que las propiedades de las anomalías respecto a su media dependen solamente de las fluctuaciones ambientales.

Debido al orden de magnitud de las anomalías encontradas en la sardina de California, a primera vista da la impresión que la población parental no intervino en las fluctuaciones de sus reclutamientos; sin embargo, las propiedades de las anomalías respecto a los modelos S/R difieren significativamente de las encontradas respecto a la media, y en el caso de que se ignore la abundancia de la población parental, la consideración de un modelo S/R en el cálculo de las anomalías debería ser despreciable, es decir, las propiedades de las anomalías respecto a la media deberían de prevalecer.

El tratamiento de las anomalías respecto a la media adolece de representatividad para los datos recientes de la pesquería, en el sentido de que al promediar todos los reclutamientos observados, se obtiene un valor que compensa los valores altos con los bajos; estos últimos pueden estar relacionados con efectos compensatorios o depensatorios, dependiendo de que la época en que se presenten dichos reclutamientos.

En todo caso, aunque una correlación entre las anomalías del reclutamiento y las ambientales esté bien determinada, difícilmente se puede usar con fines administrativos, ya que en términos generales no es posible controlar el ambiente. Desde este punto de vista, la anticipación de situaciones críticas mediante el adecuado pronóstico de los factores ambientales que influyen en el reclutamiento, parece ser la única posibilidad de usar tal correlación con fines administrativos, tomando en cuenta que que la presión de pesca ejercida sobre una población la puede hacer menos capaz de reaccionar positivamente ante las tensiones provocadas por los cambios ambientales.

La diferencia fundamental entre los dos enfoques considerados la marcan justamente los datos que definen el carácter dependiente de la relación S/R, por lo que no parece razonable ignorar la relación S/R. En este trabajo se han revisado y analizado, teórica y prácticamente, las consecuencias de la mortalidad dependiente en los colapsos de las pesquerías. Una relación S/R que genere una curva que describa tal mortalidad, proporciona elementos de juicio para tomar decisiones en pesquerías en crisis, así como para anticipar y prevenir una catástrofe en la población.

BIBLIOGRAFIA

- ANDERSON, J.T. 1986. Review of recruitment variability in exploited marine fish stocks and survival during the larval stage. *NAFO SCR Doc.*, No. 96, Serial No. N1222: 12 p.
- ARMSTRONG, M.J. 1984. An analysis of yield variability from three harvesting strategies in the South African anchovy fishery, under conditions of randomly fluctuating recruitment success. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 2: 131-144
- BAKUN, A. y R.H. PARRISH. 1980. Environmental inputs to fishery population models for eastern boundary current regions. In: Sharp, G.D. (Ed.), Workshop on the Effects of the Environmental Variation on the Survival of Larval Pelagic Fishes, Rep. 28, IOC-UNESCO, Paris: 67-104.
- BARTOO, N.W. 1981. An updated stochastic spawner/recruit relationship for North Atlantic albacore. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 15(2): 204-210.
- BEDDINGTON, J.R., y J.G. COOKE. 1983. *The potential yield of fish stocks*. FAO, Fish. Tech. Pap., 242: 47 p.
- BEVERTON, R.J., y S.J. HOLT. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. U.K. Min. Agric. Fish. Invest. (Ser. 2), 19: 533 p.
- CADDY, J.F. 1986. Modelling stock-recruitment processes in Crustacea: some practical and theoretical perspectives. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 2230-2344.
- CARNAHAN, B., H.A. LUTHER y J.O. WILKES. 1969. *Applied Numerical Methods*. John Wiley and Sons, New York: 604 p.

- CUSHING, D.H. 1975. *Marine Ecology and Fisheries*. Cambridge University Press, London: 278 p.
- CUSHING, D.H. 1977. The problems of stock and recruitment. In: J.A. Gulland (Ed.), *Fish Population Dynamics*. John Wiley & Sons Ltd., New York: 116-133.
- DERISO, R.B. 1980. Harvesting strategies and parameter estimation for an age-structured model. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 268-282.
- DOI, T. 1973. A theoretical treatment of the reproductive relationship between recruitment and adult stock. *Rapp. P.-v. Réun., Cons. int. Explor. Mer*, 164: 341-349
- DRAPER, N.R. y H. SMITH. 1981. *Applied Regression Analysis. Second Edition*. John Wiley and Sons., New York: 709 p.
- EVERITT, B. 1974. *Cluster Analysis*. Heinemann Educational Books, London: 122 p.
- GARCIA, S. 1983. The stock-recruitment relationship in shrimps: Reality or artefacts and misinterpretations. *Oceanogr. Trop.* 18(1): 25-48.
- GARROD, D.J. 1973. The variation of replacement and survival in some fish stocks. *Rapp. P.-v. Cons. int. Explor. Mer* 164: 43-55.
- GETZ, W. M., y G.L. SWARTZMAN. 1981. A probability transition matrix model for yield estimation in fisheries with highly variable recruitment. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 847-855.
- GOMEZ-MUNOZ, V.M. 1986a. A general model of stock and recruitment. *Inu. Pesq.* 50(3): 421-435.

GOMEZ-MUNOZ, V.M. 1986b. Equilibrium yield of Flemish Cap cod from a general stock and recruitment curve. *NAFO SCR Doc.*, No. 94, Serial No. N1220: 11 p.

GULLAND, J.A. 1977. The stability of fish stocks. *J. Cons. int. Explor. Mer.*, 37(3): 199-204.

GULLAND, J.A. 1983. *Fish Stock Assessment. A Manual of Basic Methods*. John Wiley and Sons, New York: 223 p.

GULLAND, J.A., y L.K. BOEREMA. 1973. Scientific advice on catch levels. *Fish. Bull.* 71(2): 325-335.

HARRIS, J.G.K. 1975. The effect of density-dependent mortality on the shape of the stock and recruitment curve. *J. Cons. int. Explor. Mer.*, 36 (2): 144-149.

HENDERSON, B.A., y E.H. BROWN, Jr. 1985. Effects of abundance and water temperature on recruitment and growth of alewife (*Alosa pseudoharengus*) near South Bay, Lake Huron, 1954-82. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 1608-1613.

HENDERSON, E.M., y G.D. MARCHESSEAU. 1979. A biological predictor model developed in support of an operations research approach to the management of the New England groundfish fishery. *NATO Symp. Appl. Oper. Fish.* (2), Trondheim, Noruega: 77-96.

HENNEMUTH, R.C., J.E. PALMER, y B.E. BROWN. 1980. A statistical description of recruitment in eighteen selected fish stocks. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, 1: 101-111

HILBORN, R. 1985. Apparent stock recruitment relationship in mixed stock fisheries. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42: 710-723.

- HILBORN, R. 1985. Simplified calculation of optimum spawning stock size from Ricker's stock recruitment curve. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42: 1833-1834.
- LARKIN, P.A., R.F. RALEIGH, y N.J. WILIMOVSKY. 1964. Some alternative premises for constructing theoretical reproduction curves. *J. Fish. Res. Board Can.*, 21: 477-484.
- LARRAÑETA, M.G. 1979. Una crítica de las curvas de reproducción. *Inu. Pesq.* 43(3): 667-688.
- LARRAÑETA, M.G. 1981. A use of the catch-per-unit effort in ecology. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol., Univ. Nat. Auton. México*, 8(1): 183-190.
- LARRAÑETA, M.G. 1982. Relaciones entre los parámetros de las curvas de generaciones. *Inu. Pesq.* 46(2): 231-238.
- LARRAÑETA, M.G. 1986. Relaciones entre los parámetros de las curvas de generaciones. II: Modelo de Beverton y Holt. *Inu. Pesq.* 50(1): 37-42.
- LAWSON, T.A., y R. HILBORN. 1985. Equilibrium yields and yield isopleths from a general age-structured model of harvested populations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42: 1766-1771.
- LUDWIG, D., y C.J. WALTERS. 1985. Are age-structured models appropriate for catch-effort data? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42: 1066-1072.
- MacCALL, A.D. 1976. Density dependence of catchability coefficient in the California Pacific sardine, *Sardinops sagax caerulea*, purse seine fishery. *Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest. Rep.*, 18: 136-148.
- MacCALL, A.D. 1979. Population estimates for the waning years of the Pacific sardine fishery. *Calif. Coop. Fish. Invest. Rep.*, 20: 72-82.

- MCCARL, B.A., y R.B. RETTIG. 1983. Influence of hatchery smolt releases on adult salmon production and its variability. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40(11): 1880-1886.
- MOUSALLI, E., y R. HILBORN. 1986. Optimal stock size and harvest rate in multistage life history models. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 135-141.
- MURPHY, G.I. 1966. Population biology of the Pacific sardine (*Sardinops caerulea*). *Proc. Calif. Acad. of Sci.*, 24(1): 84 p.
- MURPHY, G.I. 1977. Clupeoids. In: J.A. Gulland (Ed.), *Fish Population Dynamics*. John Wiley & Sons Ltd., New York: 283-308
- MURPHY, G.I. 1982. Recruitment of tropical fishes. In: Pauly, D. y G.I. Murphy (Eds.), *Theory and Management of Tropical Fisheries*. ICLARM Conf. Proc. 9: 141-148.
- OVERHOLTZ, W.J., M.P. SISSEWINE, y S.H. CLARK. 1986. Recruitment variability and its implication for managing and rebuilding the Georges Bank haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) stock. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 748-753.
- PARRISH, R.H., y A.D. MacCALL. 1978. Climatic variation and exploitation in the Pacific mackerel fishery. *Fish. Bull.* 167: 110 p.
- PAULIK, G.J. 1973. Studies on the possible form of the stock-recruitment curve. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 164: 302-315.
- PAULY, D. 1980. A new methodology for rapidly acquiring basic information on tropical fish stocks: growth, mortality and stock recruitment relationships. In: Saila S.B. y P.M. Roedel (Eds.), *Stock Assessment for Tropical Small-scale Fisheries*. International Center for Marine Resource Development, Univ. of Rhode Island, Kingston: 154-172.

- PAULY, D. 1982. A method to estimate the stock-recruitment relationship of shrimps. *Trans Amer. Fish. Soc.* 111: 13-20.
- PAULY, D. 1984. *Fish Population Dynamics in Tropical Waters: A Manual for use with Programable Calculators*. ICLARM Stud. Rev. 8: 325 p.
- PELLA, J.J., y P.K. TOMLINSON. 1969. A generalized stock production model. *Bull. Inter-Am. Trop. Tuna Comm.* 13: 419-496.
- RADOVICH, J. 1982. The collapse of the California sardine fishery: What have we learned?. *CalCOFI Rep.* , 23: 56-78
- REISH, R.L., R.B. DERISO, D. RUPPERT, y R.J. CARROLL. 1985. An investigation of the population dynamics of Atlantic menhaden (*Brevoortia tyrannus*). *Can. J. Aquat. Sci.* , 42 (No. suppl. 1): 147-157.
- RICKER, W.E. 1954. Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Board Can.* , 11(5): 559-623.
- RICKER, W.E. 1958. Maximum sustained yields from fluctuating environments and mixed stocks. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 15(5): 991-1006
- RICKER, W.E. 1963. Big effects from small causes: two examples from fish population dynamics. *J. Res. Board Can.* , 20(2): 257-264.
- RICKER, W.E. 1973. Critical statistics from two reproduction curves. *Rapp. Proc. -v. Reun. , CIEM*, 164: 333-340.
- RICKER, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board Can.* , 191: 382 p.
- RICKER, W.E. 1977. The historical development. In: J.A. Gulland (Ed.), *Fish Population Dynamics*. John Wiley & Sons Ltd, New York: 1-26.

- ROTHSCHILD, B.J., y A.J. MULLEN. 1985. The information content of stock and recruitment data and its non-parametric clasification. *J. Cons. int. Explor. Mer* 42: 116-124.
- ROYCE, W.F. 1972. *Introduction to the Fishery Sciences*. Academic Press, Londres. 351 p.
- SCHAEFER, M.B. 1954. Some aspects of the dynamics of populations important to the management of the commercial marine fisheries. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm.* 1(2): 58-89.
- SCHNUTE, J. 1985. A general theory for analysis of catch and effort data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42: 414-429.
- SHEPHERD, J.G. 1982. A versatile new stock-recruitment relationship for fisheries, and the construction of sustainable yield curves. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 40(1): 67-75.
- SHEFFERD, J.G., y D.H. CUSHING. 1980. A mechanism for density-dependent survival of larval fish as the basis of a stock recruitment relationship. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 39(2): 160-167.
- SPARRE, P. 1986. *Introduction to Tropical Fish Stock Assessment*. FAO/DANIDA Project: 414 p.
- STOCKER, M., V. HAIST, y D. FOURNIER. 1985. Environmental variation and recruitment of Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*) in the Strait of Georgia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42(Suppl. 1): 174-180.
- TANG, Q. 1985. Modification of the Ricker stock recruitment model to account for environmentally induced variation in recruitment with particular reference to the blue crab fishery in Chesapeake Bay. *Fish. Res.* 3(1): 13-21.

WELCH, D.W. 1986. Identifying the stock-recruitment relationship for age-structured populations using time-invariant matched linear filters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 100-123.

WILSON, J.P.F., y T.J. PITCHER. 1985. Predictive modeling of a stock of pollan, *Coregonus autumnalis pollan* Thompson, by a Monte Carlo method. *Aquacult. Fish. Manage.* 16(1): 103-109.