

**DOCTORADO EN CIENCIA Y TECNOLOGIA**

---

---

**Estudios en la frontera de la sostenibilidad  
biológica de poblaciones de peces  
con estructura de edades**

---

Trabajo de Tesis para optar al título de Doctor en Ciencia y Tecnología  
de la Universidad Nacional de General Sarmiento, Argentina

*Autor:* Lic. Aníbal Aubone

*Director:* Dr. Fernando Daniel Córdova-Lepe

*Director:* Dr. Leonardo Ariel Saravia

*Marzo de 2015*



**DOCTORADO EN CIENCIA Y TECNOLOGIA**

Evaluado y acreditado por la Comisión Nacional de Evaluación y Acreditación Universitaria (CONEAU). Resolución N° 1178/11. Calificación "B".

**FORMULARIO "E"  
TESIS DE POSGRADO**

Niveles de acceso al documento autorizados por el autor

El autor de la Tesis puede elegir entre las siguientes posibilidades para autorizar a la UNGS a difundir el contenido de la Tesis:

- a) *Liberar el contenido de la Tesis para acceso público.*
- b) *Liberar el contenido de la Tesis solamente a la comunidad universitaria de la UNGS.*
- c) *Retener el contenido de la Tesis por motivos de patentes, publicación y/o derechos de autor por un lapso de cinco años*

**El autor elige: Liberar el contenido de la Tesis para acceso público (ítem a))**

- a. Título completo del trabajo de Tesis: **"Estudios en la frontera de la sostenibilidad biológica de poblaciones de peces con estructura de edades"**
- b. Presentado por (Apellido/s y Nombres completos del autor): **Aubone, Aníbal**
- c. E-mail: [aubonea@gmail.com](mailto:aubonea@gmail.com)
- d. Estudiante del Posgrado (consignar el nombre completo del Posgrado): **Doctorado en Ciencia y Tecnología**
- e. Institución o Instituciones que dictaron el Posgrado: **Universidad Nacional de General Sarmiento**
- f. Para recibir el título de (consignar completo)
  - a) Grado académico que se obtiene: **Doctor**
  - b) Nombre del grado académico: **Doctor en Ciencia y Tecnología**
- g. Fecha de defensa: 20/04/2015  
día/mes/año
- h. Director de la Tesis (Apellidos y Nombres): **Dr. Córdova-Lepe, Fernando Daniel  
Dr. Saravia, Leonardo Ariel**
- i. Tutor de Tesis (Apellidos y Nombres): **Dr. Momo, Fernando**
- j. Colaboradores con el trabajo de Tesis: ---
- k. Descripción física del trabajo de Tesis (cantidad total de páginas, imágenes, planos, videos, archivos digitales, etc.): 142 páginas incluyendo este formulario
- l. Alcance geográfico y/o temporal de la Tesis: ---

m. Temas tratados en la Tesis (palabras claves): **poblaciones de peces con estructura de edades; sostenibilidad biológica; estabilidad poblacional; indicadores ergódicos de sostenibilidad biológica; explotación pesquera**

n. Resumen en español:

El estudio se enmarca en un enfoque de cambios en los ecosistemas con impacto sobre las poblaciones, múltiples estados de equilibrios posibles, posible irreversibilidad del estado poblacional y gran incertidumbre. Se formalizan procesos biológicos y estudian condiciones necesarias para la sostenibilidad. La sostenibilidad biológica de una población con estructura de edades requiere tanto de lograr estabilidad en la estructura de edades como en la abundancia. Se establecen condiciones mínimas para la existencia de una estructura estable de edades y la convergencia, con independencia del estado inicial, de la estructura poblacional hacia la misma. La función de reclutamiento es general, posiblemente no-lineal y desconocida. Las probabilidades de supervivencia por edad, se asumen constantes. Se plantea el Problema de Equilibrio Extremo (PEE), en el cual se busca la menor norma del vector de probabilidades de supervivencia por edad tal que en la mejor condición reproductiva/ambiental la población persista. Se prueba la existencia y unicidad de una solución para este problema. Se prueba que existe una asimetría máxima de la estructura estable de edades para la sostenibilidad biológica. Este resultado es consistente con la biología reproductiva de muchas especies de peces. Se obtienen así, indicadores ergódicos de sostenibilidad biológica y sus límites. Se formula un criterio de rechazo-aceptación del vector de probabilidades de supervivencia como biológicamente sostenible.

Se realiza una aplicación a la merluza argentina (*Merluccius hubbsi*) al sur de los 41°S de los resultados obtenidos en esta Tesis.

o. Resumen en portugués:

O estudo faz parte de uma abordagem ao ecossistema alterações com impacto sobre as populações, vários estados equilíbrios, possível irreversibilidade da situação da população e de grande incerteza. Os processos biológicos são formalizados e estudar as condições para a sustentabilidade. A sustentabilidade biológica da estrutura etária da população requer tanto para alcançar a estabilidade na estrutura etária e abundância. São fixadas as condições mínimas para a existência de uma estrutura etária estável e convergência, independentemente do estado inicial, a estrutura da população em relação a ele. A função de recrutamento é, em geral, possivelmente, não-linear e desconhecido. As chances de sobrevivência por idade, são assumidos constante. Problema de Equilíbrio Extremo (PEE), em que os menores chances de vetores padrão de sobrevivência por idade de tal forma que na melhor condição reproductiva / ambiental persiste população é procurado. Provamos a existência e unicidade da solução para este problema. Provamos que há uma estrutura idade máxima assimetria estável para a sustentabilidade biológica. Este resultado é biologia reproductiva consistente de muitas espécies de peixes. Obtido indicadores de sustentabilidade biológicos assim ergódicas e limites. Critérios de rejeição / aceitação da probabilidade de sobrevivência do vetor é formulado como biologicamente sustentável.

Uma aplicação para a pescada Argentina (*Merluccius hubbsi*) ocorre ao sul de 41°S dos resultados obtidos nesta tese.

p. Resumen en inglés:

The study is part of an approach to ecosystem changes with impact on populations, multiple equilibria states, possible irreversibility of population status and great uncertainty. Biological processes are formalized and are studied conditions for biological sustainability. The biological sustainability of an age-structured population requires both to achieve stability in the age structure and abundance. Minimum conditions for the existence

of a stable age structure and convergence are established, regardless of the initial state, the population structure towards it. The recruitment function is generally possibly nonlinear and unknown. The age specific survival probabilities are assumed constant. Is formulated the called "Problem of End Equilibrium" (PEE), in which is searched the minimum of the maximum age specific survival probabilities, such that in the best reproductive / environmental condition, the population persists. The existence and uniqueness of a solution is proved for this problem. There is a maximum skewed toward juveniles of the stable age structure for biological sustainability. This result is consistent with the reproductive biology of many species of fish. Then, there are obtained some ergodic biological sustainability indicators and its limits. Criteria for rejection-acceptance a survival probability vector as biologically sustainable, is formulated.

An application to the Argentina hake (*Merluccius hubbsi*) takes place south of 41°S of the results obtained in this thesis.

q. Aprobado por (Apellidos y Nombres de los Jurados):

González, Raúl Alberto Candido

Guala, Sebastián Diego

Prenski, Leszek Bruno

Firma y aclaración de firma del Presidente del Jurado:

Firma del autor de la Tesis



## **Area temática general**

---

Matemática Aplicada; Ecología Matemática; Ecología de Poblaciones; Evaluación de Recursos Pesqueros

## Agradecimientos

---

Primero quiero agradecer especialmente al Dr. Fernando Momo por su amistad y ayuda, que fue fundamental para que pudiera comenzar y terminar el doctorado en esta Universidad. Le agradezco sus enseñanzas tan valiosas en los cursos tomados con él, pero más allá de lo académico, le agradezco su buen humor permanente y su entusiasmo contagioso por el conocer.

Agradezco con afecto a mis directores Dr. Fernando Córdova Lepe y Dr. Leonardo Saravia, que me aceptaron como alumno. Les agradezco su confianza, preocupación y compromiso asumido y su ayuda permanente. Sus comentarios, experiencia y visión particular lograron que pudiera enriquecer este trabajo y les quedo muy agradecido.

Agradezco a mis amigos biólogos del INIDEP, que me enseñaron muchas cosas que fueron fundamentales para plantear esta Tesis. Al INIDEP por facilitarme la realización de este doctorado. También agradezco a todos los que con su trabajo diario, desde la toma de datos a las investigaciones han brindado la oportunidad de aplicar los resultados obtenidos en este trabajo de Tesis a casos reales, lo que permitió realizar planteos teóricos asentados en la realidad y en las limitaciones prácticas.

Les agradezco a los jurados por los valiosos comentarios y el interés en leer esta Tesis.

Finalmente mi agradecimiento a la Universidad Nacional de General Sarmiento por aceptarme como alumno y fomentar los trabajos de doctorado multi-disciplinarios y a todos los que lo hacen posible.

*Dedico este trabajo a mi esposa María Teresa*



## Resumen

---

El estudio se enmarca en un enfoque de cambios en los ecosistemas con impacto sobre las poblaciones, múltiples estados de equilibrios posibles, posible irreversibilidad del estado poblacional y gran incertidumbre. Se formalizan procesos biológicos y estudian condiciones necesarias para la sostenibilidad. La sostenibilidad biológica de una población con estructura de edades requiere tanto de lograr estabilidad en la estructura de edades como en la abundancia. Se establecen condiciones mínimas para la existencia de una estructura estable de edades y la convergencia, con independencia del estado inicial, de la estructura poblacional hacia la misma. La función de reclutamiento considerada es general, posiblemente no-lineal y desconocida. Las probabilidades de supervivencia por edad, se asumen constantes. Se plantea el Problema de Equilibrio Extremo (PEE), en el cual se busca la menor norma del vector de probabilidades de supervivencia por edad tal que en la mejor condición reproductiva/ambiental la población persista. Se prueba la existencia y unicidad de una solución para este problema. Se prueba que existe una asimetría máxima de la estructura estable de edades para la sostenibilidad biológica. Este resultado es consistente con la biología reproductiva de muchas especies de peces. Se obtienen así, indicadores ergódicos de sostenibilidad biológica y sus límites. Se formula un criterio de rechazo-aceptación del vector de probabilidades de supervivencia como biológicamente sostenible.

Se estudia el efecto de la predeterminación de las tasas instantáneas de mortalidad natural, sobre la dinámica poblacional estimada. Se define la noción de punto de anclaje, que favorece la unicidad en la estimación de los parámetros del modelo de dinámica poblacional estructurado por edades. Se plantea el Modelo Secuencial Simplificado (MSSIM), modelo estructurado por edades, basado en las probabilidades de supervivencia por edad.

Se realiza una aplicación práctica de los resultados obtenidos en esta Tesis a la merluza argentina (*Merluccius hubbsi*) al sur de los 41°S. Se desarrolla *software* específico en lenguaje FORTRAN. Finalmente se analiza la factibilidad de un manejo pesquero con probabilidades de supervivencia por edad constantes, la complejidad del mismo y se concluye sobre la necesidad de un manejo adaptativo.

## Abstract

---

The study is part of an approach to ecosystem changes with impact on populations, multiple equilibria states, possible irreversibility of population status and great uncertainty. Biological processes are formalized and are studied conditions for biological sustainability. The biological sustainability of an age-structured population requires both to achieve stability in the age structure and abundance. Minimum conditions for the existence of a stable age structure and convergence are established, regardless of the initial state, the population structure towards it. The recruitment function is generally possibly nonlinear and unknown. The age specific survival probabilities are assumed constant. Is formulated the called "Problem of End Equilibrium" (PEE), in which is searched the minimum of the maximum age specific survival probabilities, such that in the best reproductive / environmental condition, the population persists. The existence and uniqueness of a solution is proved for this problem. There is a maximum skewed toward juveniles of the stable age structure for biological sustainability. This result is consistent with the reproductive biology of many species of fish. Then there are obtained some ergodic biological sustainability indicators and its limits. Criteria for rejection-acceptance a survival probability vector as biologically sustainable, is formulated.

An application to the Argentina hake (*Merluccius hubbsi*) takes place south of 41°S of the results obtained in this thesis.

The effect of the predetermination of the instantaneous natural mortality rates over estimations of the population dynamics is studied. The notion of *anchor point*, which favors the uniqueness in estimating survival probabilities and abundances, is defined. Sequential Model Simplified (MSSIM) is defined. These age-structured models are free use of instantaneous mortality rates both natural and fishing.

A practical application of the results obtained in this Thesis to the Argentina hake (*Merluccius hubbsi*) stock south of 41°S, was performed. Specific software was developed in FORTRAN language.

The feasibility of a fishery management under constant age specific survival probabilities, is studied.

## Publicaciones relativas a la Tesis

---

### *Divulgación:*

- Aubone, A. 2003. Indicadores de sostenibilidad biológica para recursos pesqueros estructurados y la certificación de pesca sostenible. Revista Puerto N° 22, Enero 2003. Editores: K. Fernandez y G. Nahum. Web: [www.revistapuerto.com.ar](http://www.revistapuerto.com.ar)
- Aubone, A. 2003. Una administración posible. Revista Puerto N° 24, Mayo 2003. Editores: K. Fernandez y G. Nahum. Web: [www.revistapuerto.com.ar](http://www.revistapuerto.com.ar)

### *Con referato:*

- Aubone, A. 2004. Threshold for sustainable exploitation of an age structured fish population. Ecological Modelling, 173 1:95-107
- Aubone, A. 2004. Loss of stability owing to a stable age structure skewed toward juveniles. Ecological Modelling, 175 : 55-64

### *Enviados a publicar (con referato):*

- Aubone, A. 2014. Ergodic biologically sustainable indicators for an age structured fishery stock (*en arbitraje*)
- Aubone, A. 2014. The maximizing of the yield per recruit under conditions of biological sustainability (*en arbitraje*)

### *En preparación:*

- Aubone, A. Un modelo bayesiano MSSIM y conclusiones sobre la sostenibilidad biológica, para la merluza (*Merluccius hubbsi*) al Sur de los 41°S, periodo 1998-2007
- Aubone, A. The minimum spawning stock biomass per recruit as a sustainable biological reference point (*en revision final*)
- Aubone, A. 2014. ¿Is possible to estimate the steepness  $h$ ? (*en revision final*)
- Aubone, A. Dinámica de poblaciones de peces estructuradas. 303 pp (*Libro en edición final*)

### *Libro publicado:*

- Aubone, A. 2010. Modelos discretos de dinámica de poblaciones de peces explotadas. Editorial Martín, 305 pp. ISBN 978 987 543 400 4

## Informes Técnicos relativos a la Tesis

---

- Aubone, A. 2009. Límites de referencia para la sostenibilidad biológica de la merluza (*Merluccius hubbsi*). Presentado a la Dirección Nacional de Investigaciones INIDEP, 25/08/09.
- Aubone, A. 2009. Opciones de selectividad para la sostenibilidad biológica de la merluza (*Merluccius hubbsi*) al sur de 41° S. Presentado a la Dirección Nacional de Investigaciones INIDEP, 04/12/09.
- Aubone, A.; Villarino, M.F.; Santos, B. y Renzi, M. 2010. Simulación del efecto de áreas de veda, esfuerzo pesquero y selectividad de dos flotas (flota arrastrera merlucera y flota tangonera langostinera) sobre la merluza (*Merluccius hubbsi*) al sur del 41° S, e indicadores de sostenibilidad biológica. Informe Técnico Oficial INIDEP N°16/10.
- Aubone, A. 2010. Planilla “SIMULDOSFLOTAS.xls v160510” para evaluar el impacto a corto plazo y la sostenibilidad biológica sobre un mismo recurso pesquero, de dos flotas, simulando áreas de veda, selectividad y esfuerzo pesquero. Aplicación a la merluza argentina (*Merluccius hubbsi*) al sur del 41°S. Informe de Asesoramiento y Transferencia INIDEP N°28/10.
- Aubone, A. y Rodríguez, J. 2012. Un modelo estructurado por edades con enfoque bayesiano y tasas instantáneas de mortalidad natural variables para la merluza (*Merluccius hubbsi*) al sur de los 41°S. Informe de Investigación INIDEP N°82/12.
- Aubone, A. 2014. Metodología para evaluar el impacto sobre la sostenibilidad biológica de pequeños cambios en el esfuerzo pesquero actual sobre diferentes flotas pesqueras. Informe de Asesoramiento y Transferencia INIDEP N° /14, presentado a la Dirección Nacional de Investigación el 24/10/14.

## Presentaciones a Congresos Científicos relativos a la Tesis

---

- Aubone, A. 2001. Límite para la explotación biológicamente sostenible de un recurso pesquero estructurado por edad. Proceedings. Congreso Latino Americano de Biomatemática, X ALAB – V ELAEM. Editores: Rodney C. Bassanezi y Geraldo L. Diniz, Campinas, Brasil. *Exposición oral*.
- Aubone, A. 2001. Hacia la explotación sostenible de la merluza argentina (*Merluccius hubbsi*) con el uso obligatorio del DEJUPA. *Poster* presentado en la Conferencia de Reykjavik sobre Pesquerías Responsables en el Ecosistema Marino. Organizado por la FAO (Naciones Unidas) y los Gobiernos de Noruega e Islandia. Reykjavik, Islandia, Octubre 1-4 de 2001.
- Aubone, A. 2002. Los límites de la sostenibilidad biológica. Análisis clásico y perspectivas en evaluación de recursos pesqueros. *Otro título*: Análisis asintótico y de perturbaciones en modelos no-lineales estructurados de dinámica de poblaciones marinas. Límites de la estabilidad biológica. Encuentro Mar y Sierras, Mar del Plata, Argentina, 7, 8 y 9 de noviembre de 2002. *Exposición oral*.
- Aubone, A. 2003. Factor de colapso biológico: asimetría hacia los juveniles de la estructura de edades. V Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar, Mar del Plata, Argentina, 8 al 12 de diciembre de 2003. *Exposición oral*.
- Aubone, A. 2005. Punto de referencia límite  $F_{SPR}$ , recargado. IV Congreso Latinoamericano de Biología Matemática, Tandil, Argentina, 6 al 11 de noviembre de 2005. *Exposición oral*.
- Aubone, A. Las funciones de reclutamiento de Beverton y Holt, y de Ricker y la estabilidad poblacional. VII Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar, Bahía Blanca, Argentina, 30 de noviembre al 4 de diciembre. Resúmenes: Gestión de los recursos naturales marinos, ISBN 978-987-25479-0-5
- Aubone, A., Cueto S. y Rodríguez, J. 2011. *M*-incertidumbre en la evaluación de recursos pesqueros. VII Congreso Latinoamericano de Biología Matemática, Armenia, Quindío, Colombia, 8 al 12 de agosto de 2011. *Exposición oral*.
- Aubone, A. 2012. El problema de equilibrio sustentable extremo para poblaciones de peces estructuradas por edades. SIBECORP II. II Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías. Mar del Plata, Argentina, del 19 al 22 de noviembre de 2012. *Exposición oral*.
- Aubone, A. 2013. El problema de equilibrio sustentable extremo para poblaciones de peces estructuradas por edades. VIII Congreso Latinoamericano de Biología Matemática SOLABIMA 2013, Luján, Argentina. *Exposición oral*.
- Aubone, A. y Mendiolar, M. 2014. Perspectivas de sostenibilidad biológica para el máximo rendimiento por recluta. XVII Simposio Científico de la Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo Argentino-Uruguayo (CTMFM), 10 a 12 de Noviembre de 2014, Piriápolis, Uruguay. *Exposición oral*.



## Aportes originales

---

Este trabajo comenzó hace varios años (las primeras ideas son del año 2001) cuando se detectó que la comparación del estado actual con el estado de equilibrio virgen (estado de equilibrio en la no pesca) y los intentos por mantenerse en un entorno del mismo (enmarcado en la Biología Pesquera tradicional) podían cuestionarse, si se asume la posibilidad de múltiples estados de equilibrio (existentes y no existentes) y cambios en los parámetros de vida. La idea de mantenerse en un entorno del estado de equilibrio virgen (estado que se considera conocido) viene de la perspectiva del “balance de la naturaleza” (dominante durante el siglo XX) en investigaciones pesqueras, donde las variaciones en los ecosistemas se suponían mínimas en el tiempo (perspectiva de la Biología Pesquera tradicional). Es por ello que muchos parámetros y relaciones se consideran constantes en esta perspectiva (por ejemplo: tasas instantáneas de mortalidad natural, pesos medios por edad, proporción de hembras maduras, función de reclutamiento, etc.). Sin embargo, el conocimiento adquirido con los años ha permitido cambiar el enfoque admitiendo la variabilidad en los ecosistemas y la influencia mucho mayor de esta variabilidad, respecto de lo asumido anteriormente, sobre las poblaciones biológicas. Esta nueva perspectiva integra al recurso pesquero en el ecosistema, y requiere de conocer dinámicas complejas que muchas veces son difíciles de percibir. Por otro lado requiere del desarrollo de nuevas metodologías de análisis ajustadas a supuestos menos fuertes y a un desconocimiento parcial generalizado.

Esta necesidad llevó a pensar en la importancia de liberarse de supuestos y conocimientos clásicos y plantear: los estados de equilibrio no se conocen; la función de reclutamiento no se conoce, las tasas instantáneas de mortalidad natural por edad, no se conocen; el estado actual es prácticamente desconocido o estimado con mucha incertidumbre. El concepto de sostenibilidad biológica, y la incertidumbre que rodea las investigaciones pesqueras, motivó obtener resultados ergódicos (que no dependieran del estado actual). En este contexto nuevo, se desarrollan los conceptos y resultados de esta Tesis.

**Los desarrollos exhibidos en esta Tesis son planteos originales del autor.** Los resultados o comentarios correspondientes a otros autores se citan.

## Núcleos de los resultados obtenidos

---

- Se definieron indicadores de sostenibilidad biológica de primer orden. Dentro de estos indicadores se encuentra la estructura de edades. Todos los indicadores de primer orden deben presentar estabilidad en una situación poblacional próxima a un estado de equilibrio.
- Se estudiaron condiciones para asegurar la estabilidad de la estructura de edades. Se obtuvieron resultados originales.

- Se determinó la independencia de la estabilización de la estructura de edades del “llenado” de la misma con individuos.
- Se estudiaron condiciones para que un punto de biomasa desovante-reclutamiento pueda ser un punto representante de un estado de equilibrio. En este tema se mejoró la aproximación clásica de la estimación de la compensación de reserva.
- Se definió el Problema de Equilibrio Extremo que consiste en buscar las menores máximas probabilidades de supervivencia por edad, que permitirían obtener un estado de equilibrio biológicamente sostenible, en la mejor condición ambiental-reproductiva. Se demostró la existencia de una única solución a este problema.
- Se demostró la existencia de un desbalance máximo en la estructura estable de edades, para una situación de sostenibilidad biológica. Esto es, en una población de peces, la juvenalización tiene un límite para la persistencia poblacional. Se demuestra que existe una cota superior dependiente de la biología reproductiva y reclutamiento, para el número reproductivo neto.
- Se definieron indicadores ergódicos de sostenibilidad biológica, relativos a la estructura de edades poblacional, la supervivencia y la productividad de individuos (reclutamiento). Se determinaron límites para estos indicadores, respecto de la no sostenibilidad biológica.

#### *Reafirmación/Justificación del contexto de estudio*

- Se estudió la posibilidad práctica de estimar el *steepness*  $h$  y una función de reclutamiento.
- Se analizó el efecto sobre la dinámica poblacional estimada, de errores en la determinación de las tasas instantáneas de mortalidad natural por edad. Se concluyó sobre la importancia de obtener modelos de dinámica poblacional que no utilicen o consideren la incertidumbre en las tasas instantáneas de mortalidad natural.
- Se propuso un modelo secuencial simplificado (MSSIM), estructurado por edades, libre de tasas instantáneas de mortalidad, de funciones de reclutamiento y con una ecuación de captura general. Este modelo facilita la aplicación de los desarrollos teóricos de esta Tesis.
- Se estudió el problema de que datos son necesarios para la estimación de un único vector de parámetros para el modelo de dinámica poblacional. Se definió *punto de anclaje*. Los resultados obtenidos permitieron comprender como opera el proceso de estimación de los parámetros y el efecto del desconocimiento, sobre las diferentes estimaciones en la dinámica poblacional.
- Se desarrolló software en lenguaje FORTRAN para implementar un MSSIM con estimación de parámetros con el enfoque bayesiano, la resolución del Problema de Equilibrio Extremo, y calculo de los indicadores ergódicos de sostenibilidad biológica con

evaluación de incertidumbre. Se aplicó la metodología desarrollada en esta Tesis a la merluza argentina (*Merluccius hubbsi*), stock al sur de los 41°S.

- Se estudió el problema del manejo pesquero práctico con probabilidades de supervivencia por edad, constantes. Se definieron estrategias de cálculo y manejo adaptativo.

# Índice

---

	<i>Tema</i>	<i>Pág.</i>
<b>Aportes originales/Núcleo de los resultados obtenidos</b>		17
<b>Introducción</b>		23
<b>Objetivos</b>		
<b>Capítulo 1. La evaluación de recursos pesqueros</b>		29
Introducción		
Ecología reproductiva y capacidad reproductiva		
Límites de la metodología clásica para determinar límites a la sostenibilidad biológica		
Densodependencia compensatoria en poblaciones de peces		
Análisis de biomasa desovante por recluta		
Efecto de la pesca sobre el ecosistema y la sostenibilidad biológica		
Indicadores de sostenibilidad biológica de primer orden		
<b>Capítulo 2. Análisis de estabilidad de poblaciones estructuradas por edades</b>		45
Introducción		
Estabilidad de la estructura de edades		
Teorema Ergódico de Estabilidad		
Teorema Ergódico de Estabilidad (extensión)		
El reclutamiento		
Procesos compensatorios y no compensatorios de reclutamiento		
Ecuación Fundamental. Acotación de la compensación de reserva		
Condiciones de sostenibilidad: la estructura de edades y la estabilidad biológica		
El factor compensatorio máximo		
La función general de reclutamiento		
El Problema de Equilibrio Extremo (PEE)		
El vector $p$ de probabilidades de supervivencia por edad y la sostenibilidad biológica		
Teorema de existencia y unicidad de la solución del PEE		
Teorema de máxima asimetría de la estructura estable de edades		
Criterio de rechazo-aceptación de $p$ como biológicamente sostenible		
Los resultados obtenidos y el clásico análisis de biomasa desovante por recluta. Determinación de una biomasa desovante mínima en equilibrio biológico sostenible		
Mínimo <i>spawning potential ratio</i> basado en la sostenibilidad biológica		
Mínima biomasa desovante basado en la sostenibilidad biológica		
La Ecuación de Balance		
Comentario importante		
<b>Capítulo 3. Sobre las funciones de reclutamiento y el steepness <math>h</math></b>		75
El factor compensatorio máximo cuando se conoce la función de reclutamiento		
¿Es posible estimar el steepness $h$ ? ¿Es posible estimar una función de reclutamiento?		
Relación entre $h$ y la derivada en el origen de la función de reclutamiento		
El valor de $h$ como resultado de un proceso de explotación y respuesta biológica		
Discusión		
Acotación de $h$		
Ejemplo: acotación del steepness $h$ para la merluza argentina ( <i>Merluccius hubbsi</i> ) al sur de los 41°S		
Apéndice		
<b>Capítulo 4. M-efecto en la estimación de los parámetros de modelos estructurados por edades para peces. Puntos de anclaje para las estimaciones de los parámetros. Modelo Secuencial Simplificado</b>		93
Introducción		
Lemas y Corolarios		
Comentarios		
Definición: punto de anclaje		
El Modelo Secuencial Simplificado (MSSIM)		
Procedimiento de cálculo		
Comentario		
Cálculo a posteriori de las tasas instantáneas de mortalidad		

Cambios en el patron de extracción

<b>Capítulo 5. Un modelo bayesiano MSSIM y conclusiones sobre la sostenibilidad biológica, para la merluza (<i>Merluccius hubbsi</i>) al Sur de los 41°S, periodo 1998-2007</b>	103
Introducción	
Programas desarrollados	
Caso de estudio: la merluza ( <i>Merluccius hubbsi</i> ) stock al Sur de los 41°S	
Criterios de aceptación de los vectores de parámetros	
Resultados obtenidos	
Puntos de anclaje utilizados	
Conclusión general final	
Referencias	
Tablas y Figuras	
<b>Capítulo 6. Manejo de la recuperación de recursos pesqueros</b>	115
Introducción	
Captura con probabilidades de supervivencia constantes	
Estrategias de manejo pesquero para mantener constantes las probabilidades de supervivencia por edad	
Manejo adaptativo. Area de veda móvil.	
Incertidumbre	
Conclusiones	
<b>Posibles futuras investigaciones</b>	121
<b>Bibliografía/Referencias</b>	123
<b>Notación</b>	129
<b>Glosario</b>	131
<b>Adenda</b>	137

*“One of the most basic assumptions inherent in recovery plans is that a stock will be able to recover if we reduce effort through ‘Compensation’. There are however, no guarantees of this. The growing literature on the links between environmental/oceanographic conditions and recruitment, ecosystem structure and regime change, do not support the assumption that everywhere and always, a stock will recover even if left entirely alone. One extreme example is that of Antarctic rock-cod (Notothenia rossii), present around South Georgia at very high stock sizes in the late 1960s. 500,000 t of rock-cod were fished between 1970 and 1972, and despite zero take since that time, the stock has never recovered. From its high point of 600,000 t (Kock, 1992) recent surveys estimate a biomass of only 60,000 t (MRAG, 2002). With this and other stocks, it is apparently not sufficient simply to stop fishing.”*

A summary of global stock recovery plans for marine organisms, including indicative information on the time to recovery, and associated regime changes that may affect recruitment and recovery success. J. F. Caddy and D. Agnew. ICES CM 2003/U:08

*“In the face of environmental change, the loss of genetic diversity weakens a population’s ability to adapt; the loss of species diversity weaknes a community’s ability to adapt; the loss of functional diversity weaknes an ecosystem’s ability to adapt; and the loss of ecological diversity weaknes the whole biosphere’s ability to adapt. Because biological and physical processes are interactive, losses of biological diversity may also precipitate further environmental change. This progressively destructive routine, results in impoverished biological systems which are susceptible to collapse when faced with further environmental changes”.*

Thorne-Miller, B. and J.G. Catena. 1991. 7he Living Ocean. Understanding and Protecting Marine Biodiversity. Island Press, Washington, D.C. and Covelo, California

## Introducción

---

Actualmente hay acuerdo en la necesidad de aunar esfuerzos en pos de una explotación sostenible de los recursos pesqueros, sin embargo, esto no pasa de la etapa declarativa, y no se ha hecho operativo el término. Una de las razones, es la ambigüedad con se lo maneja, aunque es de amplia aceptación. La sostenibilidad es un concepto complejo en sí mismo pues involucra varios objetivos en forma simultánea (ecológicos, productivos, sociales, etc.). Por esta complejidad, no existen criterios universales o comunes de evaluación de la misma. En la actualidad varias tecnologías (incluso contrapuestas) conviven como sostenibles. Nadie puede afirmar o refutar tales aseveraciones pues no se pueden medir.

Uno de los problemas que surgen cuando se intenta medir la sostenibilidad es la confusión respecto a que es exactamente lo que se quiere medir.

Aunque parezca obvio, el primer paso para evaluar la sostenibilidad es estar de acuerdo en lo que esto significa. Este es un paso importante porque no existe unanimidad de criterios sobre este punto. Es fundamental que todos los involucrados estén de acuerdo y utilicen los mismos conceptos. Luego deberán plantearse los objetivos que se persiguen. Dependiente de esto, serán los indicadores que se adopten. Los indicadores también van a depender de los datos disponibles.

Uno de los aspectos más difíciles es el componente temporal de la sostenibilidad. Esto no siempre está claro en la bibliografía. Hablar de sostenibilidad biológica de una población es hablar de un estado de equilibrio estable, donde la población ha logrado la capacidad de compensar las muertes de sus individuos por razones naturales o de explotación, de manera de sostenerse en el tiempo. Este estado ideal significa también un equilibrio de la población con el medio ambiente, y con el ecosistema en general. Notar que esta persistencia en el tiempo significa el largo plazo. La sostenibilidad biológica es así un concepto de largo plazo y el estudio de la misma requiere del estudio de estados de equilibrio estables.

En Ecología de Poblaciones, la importancia de estudiar la estabilidad de equilibrios de un sistema biológico (población, conjunto de poblaciones de la misma especie, comunidad, ecosistema) reside muchas veces en el hecho de que la intervención del hombre perturba el sistema (por explotación, contaminación, etc.) y resulta necesario establecer límites a dichas perturbaciones. Por ejemplo, cuando se habla de sostenibilidad de un recurso natural explotado, se busca la proximidad a un estado de equilibrio estable y de medidas de manejo de la explotación para permanecer en un entorno del estado de equilibrio. Este tipo de estudios requiere de modelar la dinámica poblacional mediante modelos que incluyan la noción de equilibrios (y por ende de evolución a largo plazo de la población).

Cuando un recurso pesquero se explota se está alterando la dinámica natural del mismo y de otros que conviven con él. Es notable la complejidad que puede tener un ecosistema acuático, donde cambios en la abundancia de una especie puede producir en cascada cambios en otras. Cada población explotada desarrollará la capacidad de responder a la perturbación, a variaciones en el medio ambiente, y de relación con otras poblaciones o especies y evolucionará para alcanzar algún estado de equilibrio. Sin embargo debemos ser conscientes que la riqueza de las interacciones en un ecosistema acuático y las dificultades para conocerlas íntegramente, resultan en la imposibilidad de poder predecir el comportamiento y la sostenibilidad biológica de las especies integrantes.

En todo caso, hay que tener en cuenta que la capacidad de reponer ejemplares que mueren tiene un límite natural, y cuando la explotación lo sobrepasa ésta se transforma en sobreexplotación. La sobreexplotación se interpreta como una perturbación grave que mueve a la población (y afecta a la comunidad y al ecosistema, de diferente manera) fuera de todo posible conjunto de atracción de estados de equilibrios estables (y sostenibles). Los ecologistas han incrementado el soporte de la idea planteada en los años 60's (Lewontin, 1969), que las comunidades pueden establecerse en uno de varios estados de equilibrios estables.

La extracción de los ejemplares más grandes de cada edad producirá un cambio en la estructura de edades con tendencia a un mayor aporte a la población de los ejemplares más pequeños (rejuvenecimiento de la población). Este cambio de la estructura de edades, acompañado con una disminución de la biomasa, se verá reflejado en una disminución de la cantidad de hembras reproductoras grandes (que probablemente aporten mayor cantidad de huevos viables) y por ende un aumento de la incertidumbre en el éxito de la reproducción (mayor variabilidad del reclutamiento y tendencia a menor cantidad de reclutas). Esta etapa es conocida como la de sobrepesca de reclutamiento. También los machos más grandes serán extraídos y puede haber una alteración en la proporción de sexos por edad, que afecte al proceso reproductivo y luego el reclutamiento.

La explotación de una población biológica puede verse como un proceso de selección no-natural, que también puede llevar a una pérdida de información genética. Estos cambios son irreversibles.

Por otro lado, la explotación pesquera, tiende a degradar los fondos (por el arrastre de las redes, descarte, contaminación, etc.) y altera la dinámica de comunidades que viven sobre él.

Es así que es necesario estudiar el problema de la explotación pesquera como perturbación antropogénica, desde diferentes aspectos, con el objetivo de comprender integralmente el efecto de la misma, y determinar acciones que minimicen el impacto sobre el ecosistema y no alteren la sostenibilidad biológica en el mismo.

Lo que sí es seguro, es que de mantenerse la sobreexplotación en el tiempo, se alcanzará el colapso biológico de la población objetivo, tal vez el colapso de otras especies acompañantes, alteración de la cadena trófica y relación de las comunidades de organismos, y finalmente un daño probablemente irreversible al sistema ecológico.

Para este trabajo de Tesis se plantea:

### **Hipótesis**

*Las poblaciones de peces marinas explotadas poseen una capacidad limitada (dada por la dinámica biológica y condiciones del medio) para lograr la estabilidad con abundancia no nula, capacidad que queda caracterizada por un umbral o ínfimo para las probabilidades de supervivencia por edad o estadios. La estructura de edades es fundamental en el proceso de estabilidad poblacional pero además se requiere de un correcto llenado de la misma para la persistencia poblacional. Las probabilidades de supervivencia por edad constantes en el tiempo facilitan la estabilidad poblacional.*

*Potencialmente existen múltiples estados de equilibrio.*

### **Condiciones de partida (en negativo)**

*No se conoce la función de reclutamiento media.*

*No se conocen las tasas instantáneas de mortalidad natural por edad, ni una media total. Análogo para otros parámetros de vida.*

*Se cuenta con estimaciones de cotas superiores para ciertos parámetros de vida (biología reproductiva y reclutamiento).*

*No se conoce el estado poblacional actual o se estima con incertidumbre.*

*No se conocen los posibles estados de equilibrio pero se asume que pueden ser múltiples.*

### **Condiciones de partida (en positivo)**

*La dinámica del número de individuos por cohorte es malthusiana.*

*Se consideran agrupadas las edades mayores.*

*La población tiene una capacidad limitada de lograr la estabilidad en el número total de individuos.*

*Se pueden estimar cotas superiores de ciertos parámetros reproductivos y de reclutamiento.*

*Las probabilidades de supervivencia por edad se consideran constantes y conocidas.*

*Se plantea una función teórica general de reclutamiento, que en general es desconocida por el desconocimiento de parámetros reproductivos.*

### **Objetivos prioritarios**

*Comprender el proceso de estabilización de una población de peces estructurada por edades, en su dinámica biológica, factores que lo afectan e impacto antropogénico, y describirlo formalmente.*

*Estudiar condiciones necesarias para la sostenibilidad biológica bajo la perspectiva de un medio ambiente no totalmente estable e incertidumbre en el conocimiento del estado actual, de la relación entre reclutas y biomasa desovante que le dio origen y los posibles múltiples estados de equilibrio.*

*Obtener indicadores de sostenibilidad biológica, ergódicos, que puedan ser utilizados para evaluar el impacto a largo plazo la explotación y diseñar planes de manejo con perspectivas de sostenibilidad biológica.*

### **Objetivos secundarios**

*Teniendo en cuenta que las probabilidades de supervivencia por edad se estiman en el modelo de diagnóstico, y que las mismas son fundamentales para describir la dinámica poblacional, se busca estudiar el efecto sobre la dinámica poblacional estimada, de preestablecer las tasas instantáneas de mortalidad natural (forma tradicional), con posibles errores. Se busca un modelo estructurado por edades basado en una ecuación general de captura y no necesariamente en la ecuación de captura de Baranov.*

*Se busca un modelo basado principalmente en datos, para la estimación de las probabilidades de supervivencia por edad. Se busca determinar las condiciones que establecen “unicidad” en la estimación de parámetros de los modelos estructurados por edades.*

*Se busca mostrar una aplicación con datos reales, de los resultados obtenidos en esta Tesis. Se plantea la posibilidad de una estimación bayesiana de los parámetros.*

### **Impacto esperado**

*Comprensión de la dinámica poblacional estructurada por edades, con explotación, especialmente en términos de estabilización poblacional. Determinación de limitaciones a la explotación para dar posibilidad de sostenibilidad biológica. Contar con una propuesta de modelo de diagnóstico robusto y flexible a consideraciones de la incertidumbre. Contar con una metodología de análisis ergódica de sostenibilidad biológica con indicadores que contemplen la productividad del reclutamiento, la estructura poblacional, la supervivencia y el potencial de explotación. Incorporación de criterios de sostenibilidad biológica a métodos tradicionales de la Biología Pesquera. Los resultados facilitarían una metodología basada en una perspectiva moderna de la Ecología Pesquera, robusta ante la incertidumbre, y que permita realizar inferencias sobre la sostenibilidad biológica o no, para poblaciones de peces con estructura de edades.*



***“La mente que se abre a una nueva idea, jamás volverá a su tamaño original”.***  
ALBERT EINSTEIN



## Capítulo 1

### La evaluación de recursos pesqueros

---

#### 1.1 Introducción

El objetivo de la evaluación de un recurso pesquero es definir una táctica de captura sostenible, en el marco de un medio ambiente impredecible e incertidumbre en la dinámica poblacional (Hilborn y Walters, 1992). Estas tácticas suelen referirse a reglas de decisión relativas a la captura óptima, de acuerdo al estado actual del recurso.

Además los límites a la explotación muchas veces vienen dados por la proporción  $\frac{B}{B_0}$ , donde  $B$  es la biomasa actual y  $B_0$  es la biomasa en la situación inicial de la pesca. Pero tener una buena estimación de la proporción  $\frac{B}{B_0}$  no es lo mismo que tener una buena estimación de  $B$  y de  $B_0$ .

Sesgos persistentes en las capturas pueden producir sesgos en las estimaciones de abundancia, pero no necesariamente en  $\frac{B}{B_0}$ . Cualquier evaluación que dependa de las estimaciones de biomasa para

determinar una captura máxima puede tener problemas, ya que ésta última dependerá de las unidades de biomasa y las mismas pueden no estar correctamente estimadas.

Aunque la estimación de abundancia es indispensable para determinar una captura máxima, no lo es para evaluar limitaciones a la explotación.

Los científicos pesqueros son cuidadosos en presentar opciones tácticas para limitar las tasas de mortalidad por pesca (áreas de veda, artes de pesca selectivas, captura máxima biológicamente aceptable, longitud mínima de captura, porcentaje máximo en la captura de juveniles de la especie objetivo). Estas medidas suelen generar problemas de implementación, que en muchos casos enmascaran los problemas de evaluación. Además, si estas medidas no son consistentes entre sí (algo bastante común) pueden generarse incentivos adversos al recurso y a lo que se quiere lograr (como propiciar descartes).

El colapso de varios *stock* de peces en la década de 1990 ha mostrado que los métodos cuantitativos de evaluación de recursos pesqueros clásicos no garantizan que una pesquería permanezca sostenible.

En el caso de poblaciones de peces salvajes, los estados poblacionales no pueden ser observados directamente. Mediciones indirectas de diferentes cantidades son usadas para inferir el estado de la población. El modelo produce resultados de acuerdo a las reglas de la dinámica que se impusieron. Los resultados que estén más de acuerdo con los valores observados aparecen como razonables estimaciones del verdadero estado poblacional. Sin embargo, las poblaciones de peces no obedecen a leyes dinámicas (como leyes físicas), ni tienen tasas de nacimientos, muertes, crecimiento o movimiento predecibles. Además, las observaciones suelen ser muy variables, y tomadas en condiciones adversas, por lo que aparece el factor error. Los métodos de evaluación de recursos

pesqueros suelen fallar en percibir la correcta cantidad de incertidumbre subyacente. Los modelos de evaluación pesquera necesariamente requieren de supuestos estructurales que restringen el desconocimiento de los estados y hacen que la estimación sea posible. Estos supuestos, son en general, arbitrarios. Cambiando los mismos se alteran, potencialmente en forma dramática, las conclusiones. Lo ideal es contar con modelos bien balanceados en los supuestos matemáticos y en el aporte de datos.

Para entender los actuales métodos de evaluación, debemos entender dos cuestiones sobre ellos. La primera: los métodos son básicamente estimadores de biomasa y de la falta de la misma. Se usa información de las capturas para producir la respuesta relativa del *stock* (cambios en la abundancia relativa y estructura), para inferir cuanto afecta la explotación a la población. La veracidad de la evaluación de impacto va a depender de la existencia de datos adecuados, y en general no de lo elaborado o complejo que sea el modelo de evaluación (Walters y Martell, 2002). Segundo, cualquier método de evaluación involucra dos tipos fundamentales de modelos: un “modelo de estado de la dinámica”, para los procesos ecológicos (crecimiento, mortalidad, reclutamiento) que dependen fuertemente de datos, y un “modelo de la dinámica” para las relaciones entre la no observada dinámica de abundancia y los datos existentes. Errores en los supuestos de ambos tipos de modelos producen errores en las evaluaciones.

Los científicos pesqueros se preocupan por debilitar los supuestos en los modelos de dinámica de poblaciones para lograr generalidad y menos restricciones “potencialmente erróneas”, pero surgen errores severos de evaluación por los supuestos sobre los datos (Walters y Martell, 2002). Por ejemplo, los índices de abundancia son fundamentales para estimar los parámetros del modelo de dinámica poblacional, y es difícil obtener un índice de abundancia que sea proporcional al tamaño del *stock*. Así, la captura por unidad de esfuerzo de la pesca, como índice de abundancia, muchas veces falla por el sólo hecho de la falta de aleatoriedad en la búsqueda del recurso. Por otro lado, los datos de la composición por edades o tamaños tienen el problema de confundir efectos de cambios en las tasas de mortalidad con cambios causados en el reclutamiento y por cambios en los patrones de vulnerabilidad con la edad y tiempo (Hilborn y Walters, 1992).

Por lo visto, resulta que el buen ajuste a los índices de abundancia no necesariamente significa que se obtuvieron estimaciones de los parámetros correctas ni que el modelo es el correcto. Los científicos pesqueros trabajan para crear credibilidad en sus resultados, pero es muy importante como virtud, que se admita justamente cuan incierto es realmente el resultado obtenido.

Ante esta dificultad de establecer un diagnóstico veraz del estado de la abundancia, es importante desarrollar y aplicar metodologías que permitan evaluar la sostenibilidad biológica, independientemente del estado actual del recurso. Para evaluar la sostenibilidad es necesario conocer sobre el proceso reproductivo, reclutamiento y la mortalidad. Este conocimiento es generado básicamente por investigación científica. También es importante generar resultados que contemplen la incertidumbre en el conocimiento. Con estos objetivos se trabajará en esta Tesis.

Los resultados que no dependen del estado poblacional inicial (biomasa inicial en cada uno de los compartimentos en que se estratifique la población) se llamarán *ergódicos*.

## 1.2 Ecología reproductiva y capacidad reproductiva

La importancia de la fecundidad, calidad de los huevos, y estado de condición de las larvas, son factores que tienen que tenerse en cuenta en estudios de reclutamiento y para entender la dinámica de poblaciones.

Cuando un pez es inmaduro, toda su energía adquirida se dirige al crecimiento y a la supervivencia. Al madurar gran parte de esta energía se dedica al proceso de reproducción.

Los peces muestran gran variedad de modelos reproductivos. La mayoría de las especies tienen sexos separados, pero hay especies que son hermafroditas secuenciales y otras que son hermafroditas sincrónicas. La mayoría de las especies son ovulíparas. Algunas especies son semélparas, pero la mayoría son iteróparas.

Para maximizar el éxito reproductivo, un individuo debe repartir sus recursos energéticos de manera de procurar que su descendencia nazca en las condiciones ambientales adecuadas.

Algunas especies se reproducen una sola vez, para otras, la proporción de adultos que sobreviven es muy pequeña, pero en la mayoría la reproducción no supone un aumento notable de la mortalidad.

La edad o longitud de primera madurez (para cada sexo) se define como la menor edad o longitud a la que el 50% de las hembras (o machos) de la población están maduros.

La edad de primera madurez en peces es muy variable por especie: existen especies que se reproducen a las pocas semanas de vida y otras que se reproducen después de muchos años (9 años para *Disostichus eleginoides* (merluza negra); 15 años para muchas especies de *Sebastes*).

Una especie que madure tardíamente, debe vivir la suficiente cantidad de años de manera que el número de hijos sea adecuado a la persistencia poblacional. Especies con gran fecundidad tienden a madurar antes y vivir menos, reproduciéndose en menos ocasiones.

La longitud o edad de primera madurez puede variar para una misma especie. Esta variación puede depender del espacio o del tiempo, pero también por efecto de la explotación.

Debemos entender qué es lo que hace que un individuo madure antes o después. Un primer factor explicativo es la longitud, pero no está claro que sea el factor determinante. Si asumimos que para una especie existe una longitud óptima a partir de la cual madura, en condiciones estables, si una cohorte crece más rápido que otra, entonces alcanzará la longitud óptima en una edad menor. Los factores que hacen que una cohorte crezca más rápido son diversos: cambios en el medio ambiente, cambios en la tasa de mortalidad natural, o reducción de biomasa con reducción de la competencia entre individuos. Por supuesto, si ocurre una reducción de biomasa poblacional esto tiene que acompañarse con un aumento de la disponibilidad de alimento, para que aumente la velocidad de crecimiento de la biomasa. Esto podría explicar la reducción de la edad de primera madurez, siendo la longitud de primera madurez estable. Este proceso debe entenderse como un proceso compensatorio ante cambios ambientales y poblacionales. Sin embargo, en la mayoría de los casos documentados, tanto la edad como la longitud de primera madurez varían. Que un individuo sea menor en edad y longitud en su primer maduración puede explicarse si adquiere a una edad más temprana (y longitud) la condición física para llevar a cabo la maduración gonadal. Otra explicación puede darse por la selección no natural que representa la pesca, donde se extraen los peces más grandes de cada edad. Así los peces que maduran más tarde, tendrían menor probabilidad de sobrevivir para reproducirse. Si la pesca selecciona el genotipo de madurar a

edades y longitudes más tempranas, se produciría una reducción en la longitud y edad de primera madurez. Por otro lado, este proceso se puede dar sin una mayor abundancia de alimento y sin cambios en la velocidad de crecimiento.

La reducción de la abundancia poblacional, no necesariamente producirá una respuesta compensatoria en la reproducción, si la disponibilidad de alimento por individuo no se incrementa, si las condiciones del medioambiente son adversas o si aumenta la competencia intraespecífica. También si el aporte de alimento es mayor, el régimen térmico puede ser adverso para permitir el crecimiento.

Para optimizar la producción de descendencia viable, la población tiene que procurar que ésta se desarrolle en un medio ambiente adecuado que favorezca su supervivencia. La época de puesta, depende también de la condición de las hembras que deben haber acumulado las suficientes reservas energéticas. La fecundidad de una especie es el resultado de un proceso evolutivo en el que se optimiza el reparto de energía obtenida por la alimentación entre el consumo metabólico (supervivencia), el crecimiento y la reproducción y tiene un carácter adaptativo a las estrategias vitales. Si tras la primer maduración no hay energía disponible para la supervivencia, sólo habrá tenido lugar un evento reproductivo (especies semelparas). Si hay energía sobrante los peces tendrán oportunidad de crecer y volver a reproducirse (especies iteróparas).

Se pueden definir dos estrategias generales en el uso de la energía para la reproducción: i) la tasa instantánea del número de individuos en reproducción a cada edad (unidades de energía/año) es una función monótona creciente de la energía excedente y ii) la tasa instantánea del número de individuos en reproducción a cada edad está determinada por el tamaño del cuerpo a cada edad. Una referencia para este tema puede ser MacArthur & Wilson (1967).

La estrategia i) se asocia cuando la tasa instantánea de mortalidad de adultos es grande, mientras que la estrategia ii) sería propia de especies iteróparas que experimentan pequeñas tasas de mortalidad luego de la reproducción. Asociado a esto están las curvas de crecimiento longitud- edad. En los peces de estrategia i) la curva de crecimiento de von Bertalanffy alcanza rápidamente la asíntota horizontal, mientras que en la estrategia ii) tiene un crecimiento más suave. La constante  $k$  de la función de von Bertalanffy ( $L_t = L_\infty(1 - e^{-k(t-t_0)})$ ) longitud-edad está relacionada directamente con el catabolismo. Así en los peces de estrategia ii) (con valores poblacionales de  $k$  pequeño), existe mayor adaptabilidad a la falta de alimento pudiéndose reducir el crecimiento ante la falta del mismo y si hay mucho, aumentar.

En las especies de peces de estrategia i) rápidamente se alcanza la longitud asíntótica, por lo que la falta de alimento se verá reflejada en el gasto energético reproductivo.

El uso de la energía debe ser considerado dentro de los procesos densodependientes, pues la probabilidad de hallar y consumir el alimento depende del tamaño poblacional. Aunque también la disponibilidad de alimento depende de otras causas externas a la población y no siempre reflejará los efectos de los mecanismos regulatorios de la densodependencia.

En peces, la llegada a la madurez sexual, está en relación directa mayormente con la longitud más que con la edad.

La fecundidad es un resultado que optimiza el reparto de energía obtenida de la alimentación y es adaptativa respecto de las estrategias vitales. Las especies adaptadas a ambientes muy variables e impredecibles, ponen muchos huevos de pequeño tamaño y suelen tener una temporada de puesta prolongada y una mortalidad larvaria elevada. Las especies adaptadas a ambientes más estables o

predecibles, suelen poner menos huevos de mayor tamaño, en temporadas de puestas más cortas. La mortalidad larvaria en este caso suele ser menor. Las opciones de los peces para asegurar la descendencia son principalmente dos: aumentar el número de huevos o aumentar su tamaño (mejorar la condición). En general, la fecundidad tiende a ser grande cuando los huevos son liberados al exterior con puesta pelágica, se reduce cuando la puesta es demersal, es considerablemente menor en las especies que ofrecen protección al los huevos y mínima en los que muestran cuidado parental.

### **1.3 Limitaciones de la metodología clásica para determinar límites a la sostenibilidad biológica. Puntos biológicos de referencia**

Luego del desarrollo de un modelo de dinámica de la población (diagnóstico), es importante poder proyectar el estado poblacional para determinar el impacto de la explotación propuesta. En general las proyecciones se realizan a un horizonte de tiempo finito o se toma límite cuando el tiempo pasa (que llamaremos de largo plazo). Las proyecciones a tiempo finito dependen del estado inicial y ya se ha comentado los problemas que pueden haber. Las proyecciones a largo plazo (tiempo infinito), es deseable que se realicen con metodologías ergódicas (que produzcan resultados independientes del estado inicial). Dentro de estos métodos se incluye el análisis de rendimiento por recluta (Thompson y Bell, 1934) y el uso de funciones que relacionan el reclutamiento medio con la biomasa desovante, aplicadas en el largo plazo (funciones de reclutamiento). El uso de determinadas relaciones funcionales para describir el reclutamiento medio en función de la biomasa desovante determina a futuro (proyecciones) el comportamiento de la población (las propiedades de estabilidad pueden ser diferentes si se cambia la función de reclutamiento). Los supuestos sobre el reclutamiento futuro (necesario para proyectar), van a afectar la dinámica poblacional. Es por ello que hay que prestar especial atención a los supuestos de modelización del reclutamiento en las proyecciones, y por ende realizar investigaciones biológicas sobre el proceso reproductivo y factores que afectan al reclutamiento, para validar dichos supuestos.

La relación entre los reclutas y la biomasa desovante que le dio origen es fundamental para realizar proyecciones del estado poblacional. Pero no existe consenso internacional sobre la existencia de una relación reclutas-biomasa desovante. Algunos autores (Wooster & Bailey, 1989; Koslow *et al.*, 1987) dicen que no existe una relación relevante, mientras que otros autores (por ejemplo, Ricker, 1954; Beverton y Holt, 1957; Myers, *et al.*, 1995) dicen que la misma es fundamental.

Es también común el argumento que la relación subyacente entre reclutas y padres se ve oscurecida por la mortalidad que ocurre durante el periodo prerecluta (Goodyear & Christensen, 1984; Cushing, 1988; Walters & Collie, 1988). También se sugiere que los modelos estadísticos que relacionan reproductores con reclutas se ven complicados por la presencia de *outliers* (Chen & Paloheimo 1995) o sesgos en las estimaciones de los parámetros (Walters 1985).

Beverton y Holt (1957) formularon que la producción total de huevos ( $E$ ) es proporcional a la biomasa de hembras reproductoras o biomasa desovante ( $SB$ ), esto es existe  $\lambda > 0$  tal que  $E = \lambda SB$ .

Marshall *et al.* (1998), analizan en su trabajo, la relación de proporcionalidad directa que existe entre la producción de huevos y los resultados de biomasa desovante del Análisis Secuencial (AS) (método estructurado por edades), para el bacalao del Artico Nordeste. En el trabajo de Marshall *et al.* (1998), se muestra cómo esa relación varía y se aleja de ser lineal de acuerdo al tamaño de la biomasa desovante. La relación entre la producción de huevos y el nivel de biomasa de desovantes es, en general, no lineal para efectivos de bacalao y la varianza de  $E$  se incrementa con el aumento de la biomasa de desovantes. Esto puede deberse al cambio en la composición de tamaños de las hembras reproductoras. El alejamiento de la linealidad se hace más evidente en años donde el tamaño de la biomasa desovante es grande y atribuible a un efecto combinado de muchas hembras, alta proporción de hembras maduras y peces tal vez más grandes con altas fecundidades. En este sentido la producción de huevos depende de la distribución de edades poblacional. Este hecho es importante para determinar la relación entre la biomasa de reproductores y los reclutas. Para el bacalao del Artico Nordeste, como un indicador del potencial reproductivo, se ha considerado a la fecundidad relativa ( $\chi_{stock}$ ) que se calcula como:  $\chi_{stock} = \frac{E}{SB}$ .

Si  $\chi_{stock}$  varía con alguna tendencia en el tiempo esto es señal de la invalidez de la relación de proporcionalidad directa entre producción de huevos y biomasa desovante.

Respecto del reclutamiento, Marshall *et al.* (1998) y otros autores como Sheperd *et al.* (1984) y Rijnsdorp *et al.* (1991), concluyen que la magnitud de variación de la biomasa desovante resultado de modelos secuenciales es insuficiente para describir las variaciones en el reclutamiento. Marshall *et al.* (1998) muestran que las variaciones en la producción de huevos observadas a partir de cruceros de investigación son muchos más cercanas a las variaciones observadas en el reclutamiento.

Lo que sí parece razonable es que los modelos sobre la dinámica del reclutamiento deben integrar información sobre los procesos que afectan a la producción de huevos (crecimiento, reproducción) con procesos de mortalidad que afectan a los estadios larvales y juveniles.

#### **1.4 Densodependencia compensatoria en poblaciones de peces**

Los procesos de crecimiento, supervivencia, reproducción y movimiento son denso-dependientes si sus velocidades de cambio son funciones de la densidad de individuos o del número de individuos en la población. La importancia de estudiar los procesos compensatorios radica en que los mismos determinan la capacidad poblacional (en algún aspecto) de recuperación más o menos rápida.

Un *proceso denso-dependiente se dice compensatorio* si su velocidad es decreciente al aumentar la densidad o el número de individuos y promueve así un incremento de la abundancia a niveles pequeños de la densidad o número de individuos.

Un *proceso denso-dependiente se dice no-compensatorio* si la velocidad con que cambia es creciente al aumentar la densidad o el número de individuos. Un proceso no-compensatorio es importante para la dinámica poblacional pues tiende a mantener o agravar los estados de poca abundancia de la población. La no-compensación tiene un rol muy importante en poblaciones muy sobre-explotadas o en peligro biológico, pues puede actuar acelerando el proceso de deterioro poblacional. Los procesos compensatorios actúan estabilizando las poblaciones, perturbadas tanto

por efectos naturales como por las actividades del hombre. Myers *et al.* (1995), analizaron varias relaciones reclutas-biomasa desovante de diferentes especies de peces y observaron poca evidencia de no-compensación. Lierman y Hilborn (1997) re-analizaron los datos y sugirieron precaución al descartar la posibilidad de no-compensación.

Christensen y Goodyear (1988) definen *compensación de reserva* como el “exceso de capacidad reproductiva bajo condiciones ideales para la reproducción individual”. Cuando la densidad poblacional es reducida o el número de individuos es pequeño, esto requiere que no exista un efecto compensatorio en la mortalidad. En estos casos la población puede exhibir fluctuaciones de biomasa suaves, debidos principalmente a fluctuaciones del medio ambiente. La compensación de

reserva suele estimarse con el máximo de las *proporciones de supervivencia* ( $\frac{N_1}{SB}$ , donde  $N_1$  es el número de reclutas y  $SB$  es la biomasa desovante que dio origen a dicho número de reclutas). Myers *et al.* (1999) consideran a la pendiente de la función de reclutamiento en el origen, como la compensación de reserva.

La compensación denso-dependiente permite a una población persistir en condiciones donde existe un aumento de mortalidad, y esto es la base del concepto de producción excedente (Schaefer, (1954); Beverton y Holt (1957); Ricker (1975); Gulland (1977), entre otros autores). Sin ningún efecto compensatorio una población sometida a un incremento en la mortalidad de sus individuos, eventualmente puede decrecer.

La reproducción denso-dependiente incluye cambios en la fecundidad, maduración, frecuencia de puesta, calidad de huevos y área de reproducción. Cambios en la reproducción pueden ser entendidos como cambios en el destino de energía de los individuos, e indirectamente como cambios denso-dependientes en el crecimiento y movimiento.

El peso de los ovarios maduros en muchas especies de peces se relaciona exponencialmente con el peso del cuerpo. Esto sugiere que la fecundidad es altamente dependiente del tamaño de las hembras. La fecundidad de la población puede cambiar debido a cambios en la estructura poblacional.

La base de la explotación sostenible reside en que la población tiene la capacidad, por lo menos para algunas densidades, de compensar las muertes adicionales que produce la pesca, aumentando la velocidad de reposición de individuos, respecto de la velocidad necesaria para el reemplazo en la situación estable que tenía (Goodyear, 1993; Rose *et al.*, 2001).

Una de las fuentes de mayor incertidumbre subyace en el verdadero valor de la compensación de reserva, siendo su estimación uno de los mayores desafíos para la evaluación de stocks. Rose *et al.* (2001) especifican que determinar la compensación de reserva para una población en particular lleva décadas de estudios. Dichos autores remarcan que en ausencia de experimentos controlados, es imposible separar el efecto de variaciones ambientales de respuestas denso-dependientes.

La compensación es así usualmente cuantificada utilizando una combinación del *análisis de biomasa desovante por recluta*, monitoreo de campo en el largo plazo de tiempo, y modelos matemáticos (Rose *et al.*, 2001). Una relación entre reclutas y biomasa desovante que refleje por lo menos un incremento de reclutas proporcional al incremento de biomasa desovante, implica una compensación denso-dependiente. Estudios de largo plazo para detectar relaciones denso-dependientes entre mortalidad, reproducción, crecimiento en longitud, cambios en la edad y

longitud de primera madurez sexual, y otros procesos, son valiosos para los estudios de estabilidad. Y estudios de campo que permitan determinar el crecimiento positivo de la población a pequeñas densidades, que indican compensación, también son importantes.

Cualquiera sea el modelo de dinámica de población utilizado, la inclusión de la compensación en el mismo debiera justificarse, por estudios previos. El problema persiste sin embargo, por la incertidumbre que en general se tiene sobre las estimaciones.

Medir la compensación en general y la compensación de reserva es difícil, en particular en los extremos de densidad de la población, donde pueden faltar datos. La compensación se hace importante en situaciones de gran densidad poblacional, mientras la compensación de reserva se estima en pequeñas densidades. En general los datos disponibles no cubren el rango de densidades necesario, o se requiere de décadas para obtener un rango de estudio (en especial de reducidas densidades). El análisis que a continuación se presenta es un análisis clásico en estudios biológicos-pesqueros y se asocia a estudios de la compensación de reserva.

### **Comentario**

Es aquí donde estudios con metodología ergódica adquieren importancia relevante. Establecer límites a la compensación de reserva o a la compensación en general, puede ser una manera de estudiar la respuesta extrema de la población ante los efectos de cambios en la mortalidad, incrementada por la explotación.

#### **1.5 Análisis de biomasa desovante por recluta** (Shepherd y Sissenwine en Beverton *et al.* (1984))

Este es un análisis tradicional que permite obtener (en algunas situaciones particulares) cotas superiores a las tasas instantáneas de mortalidad por pesca por edad, consideradas de sostenibilidad biológica. Dado que este análisis tradicional se relaciona fuertemente con la estimación de la compensación de reserva y acotación superior de las *proporciones de supervivencia*  $\frac{N_1}{SB}$ , es importante que se realice un estudio del mismo, para luego comparar el mismo en la perspectiva que presenta en esta Tesis.

Este análisis puede realizarse después de conocer varios puntos de la relación reclutas-biomasa desovante. La idea es observar la distribución de los puntos  $(SB, N_1)$  a través de la historia de explotación. Cada uno de estos puntos tiene asignado un tiempo  $t$  de la biomasa desovante y el reclutamiento en el tiempo siguiente, como así también un vector de probabilidades de supervivencia por edad  $p_{(t)}$ . Puede ocurrir que estos puntos formen ocasionalmente círculos, mostrando situaciones estables tanto de biomasa desovante como de reclutamiento. La idea es detectar el círculo (si lo hubiera) correspondiente a menores valores de biomasa desovante. Considerando los puntos que integran este círculo, el próximo paso es determinar deciles para los valores de las proporciones de supervivencia correspondientes a dicha situación estable.

Se calcula la mediana de estas proporciones de supervivencia y se asigna el vector de probabilidades de supervivencia por edad. Aquí se asume que la población se mantiene en dicho entorno de un estado de equilibrio estable con diferentes probabilidades de supervivencia por edad, y el estado de equilibrio está caracterizado solo por la biomasa desovante y el reclutamiento.

La relación reclutas-biomasa desovante es una relación que aparece clara cuando la cantidad de biomasa desovante (poca) comienza a ser significativa para determinar el reclutamiento. Cuando se ha perturbado el estado poblacional, con gran disminución de biomasa desovante, pueden aparecer o desaparecer relaciones densodependientes y el efecto del medio ambiente se torna más crítico al momento de determinar el reclutamiento, con posibles variaciones grandes del mismo. Esto puede ser comprendido considerando que la biomasa desovante queda constituida por hembras más jóvenes, tal vez con menor fecundidad y tal vez con huevos de menor “calidad”, con posible menor probabilidad de supervivencia o la misma más dependiente de cambios ambientales. Otro efecto puede ser cambios en las áreas de puesta, con mayor dispersión espacial de los reproductores, con disminución de la probabilidad de encuentros entre machos y hembras, y con afectación de la probabilidad de fecundación de los oocitos, lo que termina afectando al reclutamiento. A su vez cambios en las áreas de puesta pueden afectar al éxito reproductivo por afectación de la probabilidad de supervivencia de los huevos y larvas.

Hay que considerar así, que este análisis de biomasa desovante por recluta puede realizarse únicamente en los casos de poblaciones estables.

Notar que puede haber varias concentraciones de puntos  $(SB, N_1)$  indicando diferentes estados de equilibrio. La mediana de las proporciones de supervivencia, calculada sobre cada concentración de puntos, indicaría un estado biológico sostenible. Dicho estado de equilibrio se alcanzaría considerando las medianas correspondientes, de las probabilidades de supervivencia por edad.

Una pregunta que puede surgir: ¿cuál es la biomasa desovante mínima que permite estabilizar el reclutamiento? Dado que la sobre-explotación tiende a aumentar los valores de las proporciones de supervivencia, podemos reformular la pregunta: ¿cuál es la mayor proporción de supervivencia en un estado de sostenibilidad biológica? La respuesta a este interrogante no puede darse a partir de los valores observados de la relación entre reclutas y biomasa desovante, a menos que la población haya colapsado, y su historia de explotación permita observar esto. En la práctica el conocimiento de la función de reclutamiento medio no suele ser posible muchas veces por falta de datos. En el caso de conocerse la misma, la compensación de reserva puede acotarse por la derivada de dicha función de reclutamiento medio, en el origen (perspectiva tradicional). Sin embargo, los condicionamientos a las relaciones históricas de reclutas-biomasa desovante (en peces) (Bravington *et al.*, 1999) pueden producir sesgos en la evaluación de la sostenibilidad a partir de los mismos. En el Capítulo 2, se analizará esta problemática y dará una respuesta de acotación de las proporciones de supervivencia en función de las probabilidades de supervivencia por edad y de parámetros de la biología reproductiva y reclutamiento.

### **1.6 Efectos de la pesca sobre el ecosistema y la sostenibilidad biológica. La perspectiva ecosistémica y la modelización**

La explotación selectiva puede cambiar la estructura de las poblaciones. La disminución de abundancias de algunas especies, cambia la estructura de las cadenas tróficas. La pesca marca efectos sobre la estructura de los ecosistemas marinos, y en general sobre los más productivos. Estas estructuras se han desarrollado a través de largos periodos de tiempo, con complejas interacciones multi-específicas, relaciones tróficas, respuestas densodependientes y competición

por espacio y comida. Es importante poder determinar las consecuencias en términos de funcionamiento del ecosistema, para determinar cuando la perturbación es reversible o no.

Antes debemos tener en claro los puntos de vista mundiales sobre la estabilidad de ecosistemas, para comprender las definiciones de los índices de sostenibilidad biológica, especialmente de aquellos que se evalúan en el largo plazo.

En términos generales, un sistema se dice estable si el mismo tiende a la situación de equilibrio cuando es perturbado, en este caso se dice globalmente estable. Otra alternativa es la estabilidad local: cuando el sistema retorna al equilibrio histórico pero bajo ciertas condiciones o límites, sin los cuales puede no retornar.

Hilborn & Walters (1992) plantean puntos de vista mundiales o “mitos” (como los llaman ellos) en el comportamiento dinámico de las poblaciones de peces. Uno es el *balance de la naturaleza*. La dinámica poblacional bajo ausencia de intervención del hombre se encuentra en un balance donde en promedio la abundancia de las especies es constante. Puede haber cambios en una escala pequeña de tiempo pero en general la estructura del ecosistema no cambia en una escala mayor de tiempo. Este mito habla de ecosistemas globalmente estables. Otro mito es el de la *aleatoriedad* del mundo. Las especies están sujetas a cambios aleatorios en el medio ambiente y las fluctuaciones de la abundancia son de naturaleza básicamente aleatoria. Otro mito es el del *balance espacial*: espacialmente y en términos locales puede pensarse en un comportamiento aleatorio, pero globalmente existe un balance a larga escala. El último mito es el de *estados estables múltiples*: los ecosistemas tienen un número de estados posibles y estos se dan dependiendo de las condiciones ambientales u otras condiciones externas de perturbación. Este mito es el que actualmente está siendo planteado por muchos investigadores pesqueros e involucra determinar límites a partir de los cuales es posible un cambio de estado tal vez no reversible.

Estos puntos de vista de la dinámica de ecosistemas son todos potencialmente válidos y dependerá de cual se adopte para determinar el tipo de modelo para describirlo. De cualquier forma es necesario suponer que una población de peces tiene ciertos parámetros “fijos” en un estado de equilibrio, que permite que sea predicho el comportamiento poblacional. En realidad puede haber cambios de estos parámetros en el tiempo, pero es necesario suponer que ciertos aspectos poblacionales pueden ser predichos.

Supongamos que aceptamos el “balance de la naturaleza” y los cambios continuos de estado que significa. Si la perturbación ejercida no cesa, es posible que se vaya perdiendo estabilidad, cambiando la configuración del sistema natural hasta perder su integridad como tal. Se necesita especificar la cantidad y calidad de una perturbación. Una expectativa humana es que el sistema natural responda de alguna manera proporcional a la perturbación. Pero esta respuesta esperada puede no resultar así ante el deterioro del sistema.

Para que una comunidad se mueva de un estado de equilibrio a otro se requiere que diferentes estados existan simultáneamente bajo las mismas condiciones y así la comunidad pueda derivar de uno a otro, si la perturbación es grande. Por ejemplo, la sobrepesca de una población, en términos generales, y aplicada en el corto plazo, es un factor de cambios en el interior de una comunidad, por cambios en las abundancias. Otro hecho importante que favorece el cambio de estados de

equilibrio es el cambio en los parámetros que determinan el estado y la relación entre diferentes variables de estado. Por ejemplo cambios en las tasas de nacimiento, de mortalidad, migración, capacidad de carga o depredación. Estas alteraciones generalmente ocurren porque se producen cambios en los conductores ambientales o por perturbaciones antropogénicas, como la explotación severa. En este segundo hecho, el número y ubicación de los estados de equilibrio puede cambiar (Beisner *et al.*, 2003).

Alterar las poblaciones directamente es un camino para mover las comunidades de un estado a otro. Esta formulación requiere de aceptar la existencia de múltiples estados de equilibrio y ubicaciones fijas de los mismos en el espacio de estados y además coexistencia de los mismos. Para mover una comunidad de un estado de equilibrio a otro es necesario ejercer una perturbación grande para sacar al sistema del dominio de atracción del estado de equilibrio original y pasar al dominio de atracción de otro estado de equilibrio. Dentro de este otro dominio se espera que la comunidad persista a menos que otra perturbación grande la afecte.

En el proceso de reducción de una población hasta alcanzar el dominio de atracción del menor estado de equilibrio estable con abundancia no nula, seguramente se habrá pasado por tasas de mortalidad superiores a la tasa de nacimiento. La población puede perder la capacidad de compensar las muertes y una nueva perturbación que mueva al estado fuera de este último dominio de atracción estable puede causar la extinción.

La literatura clásica de ecosistemas, sobre estados estables se concentra en cambios de parámetros dentro de la comunidad. Cambios en estos parámetros producen que la comunidad evolucione de un estado a otro (Scheffer *et al.*, 2001). En esta perspectiva se asume que el medio ambiente es constante y los cambios se deben solo a modificaciones de ciertos parámetros. Dentro de esta perspectiva se ubica la Biología Pesquera clásica.

Pero una nueva perspectiva basada en mirar los ecosistemas como un todo, ha tomado auge desde finales del siglo XX y comienzo de este siglo, y es diferente de la visión tradicional, pues se asume que el ecosistema cambia ante perturbaciones, y los potenciales estados de equilibrio pueden no estar presentes en todo momento. Por otro lado, la tradicional visión monoespecífica de evaluación de recursos necesita ser revisada, pues se requiere ahora de incorporar datos e información ecosistémica.

En los modelos matemáticos una cantidad puede ser tratada como parámetro o como variable. Estas formulaciones diferentes son clave para obtener una comprensión adecuada. En todo modelo dinámico lo primero que hay que hacer es identificar las variables de estado y su relación de dependencia. En la práctica al examinar el proceso dinámico, se identifican variables a cantidades que varían “rápidamente” y parámetros a cantidades que son independientes o están sujetas a variaciones muy leves.

Si las tasas de mortalidad se modifican, esto puede mover a la población de un estado estable a otro. Las tasas de mortalidad pueden cambiar como respuesta a cambios en el estado de la comunidad, pero el hombre al explotar un recurso podría accionar para modificar estas tasas procurando mantenerlas aproximadamente constantes. Puede ser que esto no sea posible en la práctica (requiere de conocer las tasas de mortalidad natural por edad), pero la perspectiva ecosistémica requiere que esto ocurra. En esta Tesis se discutirá sobre este tema. De esta manera

los estudios a nivel individual, poblacional y de comunidades dentro de un ecosistema, servirán para la conservación de los recursos que contiene este último.

Tener en cuenta que la perspectiva sobre los estados de equilibrios (sostenibles biológicamente hablando) determina el tipo supuestos en el modelo matemático y los puntos biológicos de referencia y los indicadores de sostenibilidad que se utilicen. Caddy (1995) se plantea sobre la necesidad de un cambio de paradigma en la consideración de los estados de equilibrio, en Biología Pesquera. Observar que métodos clásicos como el rendimiento por recluta (Beverton y Holt, 1957 y Thompson y Bell, 1934) y el análisis de biomasa desovante por recluta (Goodyear, 1977; Sheperd, 1982), Sissenwine y Sheperd (1987), Gabriel (1985); Gabriel *et al.* (1989) y otros no evalúan realmente la productividad poblacional vs las muertes de los individuos, en un proceso de estabilización. Los puntos biológicos de referencia que surgen de estos métodos (Caddy y Mahon, 1995) resultan así insuficientes para evaluar la sostenibilidad biológica. Otros puntos biológicos de referencia como una biomasa desovante mínima respecto de la biomasa desovante “virgen”, en general no son determinados teniendo en cuenta la capacidad reproductiva, las características del ciclo de vida ni la explotación. En general estos valores mínimos se establecen por comparación con especies “similares” de otros lugares, donde se han encontrado valores empíricos de colapso (Caddy y Mahon, 1995; Mace y Sissenwine, 1993; Mace, 1994). Las tasas de mortalidad derivadas no son así necesariamente verdaderas tasas de mortalidad por pesca sostenibles y por lo tanto pueden llevar a la sobreexplotación de un recurso pesquero particular. Además se agrega que un análisis de sostenibilidad biológica debe involucrar la capacidad reproductiva, el ciclo de vida, la estructura poblacional y el impacto de la explotación sobre cada clase de edad, en el largo plazo. Pero también no debería estar condicionado a parámetros estimados con gran incertidumbre en el verdadero valor, como lo son las tasas instantáneas de mortalidad natural por edad, ya que esto puede desvirtuar completamente el análisis. Tampoco debiera estar basado en tasas instantáneas de mortalidad por pesca, ya que la tasa instantánea de mortalidad por pesca se define como la diferencia entre la tasa instantánea de mortalidad total y la tasa instantánea de mortalidad natural. Este tema será tratado en esta Tesis.

Los conceptos desarrollados en los puntos anteriores deben considerarse integralmente para el desarrollo de indicadores de sostenibilidad biológica y los mismos dependen, entonces, de la visión humana del sistema.

### **1.7 Indicadores de sostenibilidad biológica de primer orden**

La complejidad y la multidimensión de la sostenibilidad hacen necesario resumir de manera clara el proceso, en los llamados indicadores. Un *indicador* es una variable cuantitativa que nos permite evaluar una tendencia que no es fácilmente detectable. Se pretende que los indicadores que se utilicen sean sensibles a los cambios en el tiempo, sean sencillos y no ambiguos, que presenten valores umbrales, sean robustos e integradores. Los indicadores deben ser derivados del concepto de sostenibilidad biológica. No existen indicadores generales, sino que deben construirse para el caso de estudio. Los indicadores deben ser pertinentes, esto es, ser importantes para medir o evaluar la sostenibilidad biológica. La correcta elección de los indicadores depende de la capacidad de comprensión del funcionamiento del sistema.

El equilibrio biológico, para una población estructurada, se logra cuando la población alcanza números de ejemplares por edad estable (y así una estructura de edades estable), y la capacidad de respuesta a variaciones ambientales y perturbaciones permite que la población compense en el corto plazo cualquier variación en el número de ejemplares.

Para una población estructurada hay ciertos aspectos biológicos a tener en cuenta como indicadores del estado poblacional. Estos indicadores serán denominados *indicadores de sostenibilidad biológica de primer orden* (Aubone, 2003):

- a) La biomasa total
- b) La biomasa reproductiva o biomasa desovante
- c) Los pesos medios por edad
- d) El número de ejemplares por clase de edad o estadio.
- e) La estructura de edades o estadios.
- f) Fecundidad, proporción de sexos, áreas de puesta, número de puestas, probabilidad de supervivencia de ovocitos, edad o longitud de primera madurez, pesos medios de las hembras desovantes, y otros parámetros reproductivos.
- g) Edad media de las hembras desovantes.
- h) El reclutamiento a la población.

Estos indicadores adquieren estabilidad en una situación biológicamente sostenible (en valores no nulos).

Estos indicadores deben ser considerados en forma conjunta, para una población estructurada, pues la estabilidad en un lapso de algunos no garantiza la estabilidad de todos ellos. Cualquier tendencia observada en alguno de estos indicadores debe ser tomada como alerta de inestabilidad. Por supuesto la visión temporal finita del hombre limita el uso de estos indicadores, y debe tenerse en cuenta para la correcta interpretación. Estos indicadores, para ser medidos, requieren del desarrollo de un modelo de dinámica de poblaciones, que permita la estimación absoluta de abundancia. La capacidad de seguimiento en el tiempo de los valores de los mismos, como la calidad de las estimaciones, especialmente de abundancia, que como ya se dijo suele ser problemática; definirán que tan importantes o no pueden ser estos indicadores.

Todos los valores de estos indicadores se ven afectados por la explotación. La explotación no debe producir que estos indicadores tomen valores más allá de un cierto límite considerado umbral de sostenibilidad biológica. Estos límites son llamados puntos biológicos de referencia límite. Estos límites a su vez inducen límites a la explotación.

La sobreexplotación perturba la dinámica poblacional provocando una inestabilidad en los valores de los indicadores antes mencionados.

El análisis de equilibrios requiere de estudios relativos a la productividad poblacional en términos de reposición de ejemplares. Además, el planteo de un equilibrio óptimo en el sentido de máximo rendimiento no necesariamente es óptimo en biomasa o reclutamiento. Es así que la población puede desarrollarse hacia un estado bueno en rendimiento, pero inclusive, aunque pueda considerarse biológicamente sostenible, ese estado puede ser un estado próximo al umbral de sostenibilidad biológica. Esto puede generar una situación de riesgo biológico, que tal vez

convenga evitar. ¿Qué es lo mejor? Esto dependerá de criterios bio-económicos y de la estabilidad de otros factores, como los ambientales o del ecosistema todo, y de la evaluación de la incertidumbre que exista.

Toda población requiere de auto compensación en el número de ejemplares, en el balance nacimientos-supervivencia-muertes está la clave para persistir a través del tiempo. La idea de que el hombre puede explotar un recurso natural biológico y el mismo compensa esas muertes extras, es la base teórica de la explotación sostenible. Pero esta idea debe ser corroborada en el campo y la explotación controlada para mantenerla en los límites que impone la naturaleza.

Cualquier indicador de sostenibilidad biológica que se desarrolle debiera servir para el manejo pesquero. Los tradicionales puntos biológicos de referencia (Caddy y Mahon, 1995) basados en la abundancia, con sus límites, pueden verse como indicadores del estado de un recurso pesquero y condiciones límites de seguridad biológica. Pero no son indicadores de sostenibilidad biológica.

La explotación debiera ser adaptativa a cambios en los parámetros biológicos, para poder garantizar una estabilidad de las probabilidades de supervivencia por edad (perspectiva ecosistémica). El hombre con su accionar puede mantener aproximadamente constantes las probabilidades de supervivencia: *estrategia de explotación adaptativa* (ver Capítulo 6). Esto permite la modelización y realizar inferencias sobre el futuro de la dinámica poblacional. Una variación de la biomasa y modificación de la estructura de edades, es probable que influya produciendo cambios en las probabilidades de supervivencia por edad. Si la estrategia de explotación no es adaptativa, es difícil poder proyectar la evolución poblacional a largo plazo, ya que los cambios en las probabilidades de supervivencia serán incontrolables.

Determinar cuando existe sobreexplotación es importantísimo para el manejo del recurso natural. La pregunta es: ¿cuándo un nivel de extracción es excesivo?. La respuesta común a esto es “cuando la captura excede el nivel óptimo”. La tasa de mortalidad por captura óptima se especifica como la tasa correspondiente al rendimiento máximo sostenible, o renta máxima sostenible, o rendimiento de máximo descuento, o cualquier otro valor que maximice alguna función objeto especificada. El concepto de rendimiento máximo sostenible involucra un estado de equilibrio poblacional (estable). Y se está asumiendo la existencia de un óptimo para los rendimientos. Este concepto está actualmente muy cuestionado. Puede plantearse una alternativa con la explotación: estados múltiples de equilibrio, donde el sistema busca estabilizarse en diferentes estados, dependiendo de la perturbación ejercida, e inclusive pueden ocurrir bifurcaciones en la dinámica poblacional de impacto grave o persistente. La determinación de un equilibrio determinado (óptimo para la captura) no parece posible en la práctica, en un ambiente cambiante.

Es difícil probar la existencia de estados múltiples de equilibrio en sistemas naturales, pero por ejemplo Thompson (1993) da una tabla donde muestra algunas poblaciones de peces que sugieren exhibir dicho comportamiento. Para estos ejemplos, luego de una seria declinación en el número de ejemplares, una reducción de las tasas de mortalidad por pesca no implicó una recuperación a los niveles históricos.

En la teoría de equilibrios múltiples, la sobreexplotación puede definirse como cualquier nivel de captura que causa que la población disminuya en número de ejemplares por debajo de un nivel de no retorno al estado de equilibrio anterior. Como caso sencillo esto contempla el colapso biológico. Esto está implícito en la *Guidelines for Fishery Management* (50 CFR, Part 602) de la NOAA

(U.S. National Oceanic and Atmospheric Administration) que expresa: "sobrepesca es un nivel de tasa de mortalidad por pesca que en el largo plazo pone en peligro la capacidad de un efectivo pesquero de producir un rendimiento máximo con base de continuidad". Observar que el objeto es la capacidad de productividad a largo plazo y no en sí el rendimiento máximo sostenible.

Thompson (1993) expresa que este punto de vista de la sobrepesca tiene el problema que ninguno de los modelos cuantitativos comúnmente usados para evaluación de recursos pesqueros, exhibe un límite o umbral por el cual la población se mueve de un estado sostenible a la inevitable extinción. Aunque la referencia es antigua, actualmente sigue ocurriendo lo mismo. En este trabajo de Tesis justamente se estudia el problema de un umbral de sostenibilidad biológica asociado a la disminución de las probabilidades de supervivencia por edad, y la manera cuantitativa de evaluarlo.



## Capítulo 2

### El análisis de estabilidad de poblaciones estructuradas por edades

---

#### 2.1 Introducción

Es importante contar con indicadores de sostenibilidad biológica que no dependan del estado actual del recurso, ni de la estimación de abundancia absoluta ante la incertidumbre en el diagnóstico, que contemplen la capacidad reproductiva y las mortalidades y que se inscriban dentro de la perspectiva de que la pesca perturba todo el ecosistema, y los cambios pueden ser irreversibles. Entonces, el conocimiento histórico (pesquero principalmente) debe tenerse en cuenta con reservas, y la investigación biológica (reproductiva y reclutamiento, principalmente) adquiere suma importancia. La definición de indicadores ergódicos de sostenibilidad biológica, requiere del planteo de condiciones necesarias de estabilidad.

Supongamos que la población estructurada alcanzó un equilibrio entre biomasa de reproductores y número medio de reclutas (hijos). Esto es, en un entorno del equilibrio, pequeñas variaciones de la biomasa de reproductores modifican poco el número de reclutas esperado, y las variaciones del reclutamiento son principalmente debido a variaciones naturales y no por la variación de la biomasa de reproductores.

La explotación tiende a eliminar los ejemplares más grandes de cada edad, alterando la composición por edades de la biomasa de reproductores primero y luego afectando al reclutamiento. Al ser perturbado el estado poblacional, la población puede alcanzar un nuevo estado de equilibrio, bajo ciertas condiciones. En todos los casos, la pesca cambiante (sin control) no permitirá garantizar un estado de equilibrio no nulo. Es necesario fijar una estrategia de mortalidad por pesca (que no necesariamente debe ser constante) que a mediano o largo plazo permita a la población estabilizarse en un estado que permita la explotación sostenible.

Consideraremos aquí probabilidades de supervivencia constantes por edad, para todo instante futuro. Esto no implica tasas instantáneas de mortalidad por pesca constantes.

No se supondrá ninguna función de reclutamiento particular. Sí se considerará una función general no restrictiva que representa el aporte de reclutas de cada edad en cada tiempo. Esta función general de reclutamiento no presupone ningún tipo de compensación, lo que permite el desarrollo de una teoría general.

Supondremos que la población tiene capacidad de estabilización limitada, en el siguiente sentido:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{N_{t+1}}{N_t} = 1 \quad \left( \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{N_{t+1} - N_t}{N_t} = 0 \right)$$

Esto es, la tasa discreta de variación del número total de individuos en la población  $N_t$  tiende a cero cuando el tiempo transcurre.

Este último supuesto no es muy restrictivo, ya que involucra, como caso particular, la extinción, la estabilización de abundancia (convergencia) e incluso casos de crecimiento ilimitado de la misma. No se supondrá conocido ningún estado de equilibrio bajo explotación.

El mantener probabilidades de supervivencia constantes en el tiempo y el asumir que la población se adaptará al medio en esta situación, para lograr una tasa discreta de crecimiento poblacional igual a cero a largo plazo, nos permitirá concluir sin muchos supuestos adicionales, que existirá una estructura estable de edades, hacia la cual la estructura poblacional converge en el largo plazo. Se verá que la estructura estable de edades sólo depende de las probabilidades de supervivencia por edad.

## 2.2 Estabilidad de la estructura de edades

Consideremos una población estructurada por edades. Esto es, una población donde los eventos reproductivos se dan periódicamente y varias cohortes conviven. También consideremos a la unidad de tiempo como un periodo inter-reproductivo. Sea  $N_{1,t}$  el número de reclutas (número de individuos de edad 1) en el tiempo  $t$ ,  $N_{i,t}$  el número de ejemplares de edad  $i$  en el instante  $t$ , para  $i=1, k+$ , y  $N_t = \sum_{i=1, k+} N_{i,t}$  el número total de ejemplares en la población en el instante  $t$ .  $k+$  es el grupo de individuos de edades mayores o iguales a  $k$ .

Las ecuaciones de la dinámica poblacional son:

$$N_{1,t+1} = \varphi(\omega_{(t)}) N_t,$$

$$N_{i+1,t+1} = N_{i,t} p_{i,t}, \quad i=1, k-2, \text{ y}$$

$$N_{k+,t+1} = N_{k-1,t} p_{k-1,t} + N_{k+,t} p_{k+,t}.$$

Donde se asume que  $\varphi: (0,1)^k \rightarrow R_{\geq 0}$  es una función continua de la estructura de edades  $\omega_{(t)} = (\omega_{1,t}; \omega_{2,t}; \dots; \omega_{k+,t})$  con  $\omega_{i,t} = \frac{N_{i,t}}{N_t}$  para  $i=1, k+$ , y  $p_{i,t}$  es la probabilidad de supervivencia de los individuos de edad  $i$  en el tiempo  $t$ .

Como ejemplos; si la función  $\varphi$  es lineal, esto es  $\varphi(\omega_{(t)}) = \sum_{i=1, k+} m_i \omega_{i,t}$ , con  $m_i$  conocido, entonces el modelo reduce a un modelo matricial lineal (Caswell, 2001).

Pero si  $\varphi(\omega_{(t)}) = \sum_{i=1, k+} m_i(\omega_{(t)}) \omega_{i,t}$ , para  $i=1, k+$  el modelo es un modelo matricial cuasi-lineal

$$N_{(t+1)} = A(\omega_{(t)}) N_{(t)}. \text{ Aquí } N_{(t)} = (N_{1,t}, N_{2,t}, \dots, N_{k+,t}) \text{ es el vector de estado en el tiempo } t.$$

Pero en general, los coeficientes  $m_{i,t}$  (como los  $m_i$ ) son desconocidos y los coeficientes  $m_{i,t}$  dependen de parámetros biológicos, que si se explicitan, deben asumirse convergentes cuando la estructura de edades converge.

**Teorema 2.1 (Teorema Ergódico de Estabilidad)**

Si las probabilidades de supervivencia por edad  $p_{i,t} > 0$ ,  $i = 1, k+$ , se mantienen constantes (esto es,  $\forall t: p_i = p_{i,t}$ ), y  $\frac{N_{t+1}}{N_t} \rightarrow 1$ , cuando  $t \rightarrow \infty$ ,  $N_{1,t+1} = \varphi(\omega_{(t)})N_t$ , con  $\varphi: (0,1)^k \rightarrow R_{\geq 0}$  una función

continua, para la cual  $\varphi(\omega) = \omega_1$ , donde  $\omega = \omega_1 (1, p_1, p_1 p_2, \dots, \prod_{i=1, k-2} p_i, \prod_{i=1, k-1} p_i \frac{1}{1-p_{k+}})$ , con

$$\omega_1 = \frac{1}{1 + p_1 + p_1 p_2 + \dots + \prod_{j=1, k-2} p_j + \prod_{j=1, k-1} p_j \frac{1}{1-p_{k+}}} \quad \text{y} \quad p_{k+} < 1. \quad \text{Observar que } \|\omega\|_1 = 1, \quad \text{y}$$

$$\forall i = 1, k+: \omega_i > 0.$$

Si no se considera el grupo  $k+$ , basta poner  $p_{k+} = 0$  en las fórmulas anteriores.

Para las edades 2 al grupo  $k+$  la dinámica queda descrita por:  $N_{i+1,t+1} = N_{i,t} p_i$ ,  $i = 1, k-2$ ,  $N_{k+,t+1} = N_{k-1,t} p_{k-1} + N_{k+,t} p_{k+}$ . Entonces  $\omega_{(t)} \rightarrow \omega$ , cuando  $t \rightarrow \infty$ .

Prueba/

La estructura de edades en el tiempo  $t$  verifica  $\|\omega_{(t)}\|_1 = 1$ . Notemos que, por las ecuaciones de la dinámica:

$$\frac{N_{t+1}}{N_t} = \frac{N_{1,t+1}}{N_t} + \sum_{i=2, k+} \frac{N_{i,t+1}}{N_t} = \varphi(\omega_{(t)}) + \sum_{i=1, k+} \frac{N_{i,t} p_i}{N_t}$$

Así, resulta que  $1 = \omega_{1,t+1} + \sum_{i=1, k+} \omega_{i,t} p_i \frac{N_t}{N_{t+1}}$  (usando que  $\|\omega_{(t+1)}\|_1 = 1$ ), luego, la dinámica de la estructura de edades queda descrita por:

$$\omega_{1,t+1} = \frac{N_{1,t+1}}{N_{t+1}} = \varphi(\omega_{(t)}) \frac{N_t}{N_{t+1}} = \sum_{i=1, k+} \omega_{i,t} (1-p_i) + \sum_{i=1, k+} \omega_{i,t} p_i \left(1 - \frac{N_t}{N_{t+1}}\right),$$

$$\omega_{i+1,t+1} = \omega_{i,t} p_i + \omega_{i,t} p_i \left(\frac{N_t}{N_{t+1}} - 1\right), \quad \text{para } i = 1, k-2$$

$$\text{y} \quad \omega_{k+,t+1} = \omega_{k-1,t} p_{k-1} + \omega_{k+,t} p_{k+} + (\omega_{k-1,t} p_{k-1} + \omega_{k+,t} p_{k+}) \left(\frac{N_t}{N_{t+1}} - 1\right).$$

**Comentario**

Por lo tanto, considerando que  $\frac{N_t}{N_{t+1}} \rightarrow 1$ , cuando  $t \rightarrow \infty$  podemos generar un modelo discreto

“aproximado”, para la estructura de edades:

$$\omega_{1,t+1} = \sum_{i=1, k+} \omega_{i,t} (1-p_i)$$

$$\omega_{i+1,t+1} = \omega_{i,t} p_i, \quad i = 1, k-2$$

$$\omega_{k+,t+1} = \omega_{k-,t} p_{k-1} + \omega_{k+,t} p_{k+}$$

Para este último modelo, la dinámica de la estructura de edades se describe totalmente, ya que resulta ser un modelo matricial lineal, con la matriz de transferencia constante, no negativa, y primitiva.

La matriz de proyección asociada  $A$  transforma vectores no negativos de norma igual a 1 (en  $\|\cdot\|_1$ ) en vectores no negativos de la misma norma, y por el Teorema de Perron-Frobenius, esta matriz tiene asociado al autovalor máximo, un autovector positivo. Por lo tanto el radio espectral de dicha matriz es menor o igual que 1. Veamos que el autovalor máximo es igual a 1. Con este resultado se asegura la convergencia de la sucesión de estructuras de edades generada por el modelo matricial, y por lo tanto de la sucesión de estructuras del modelo aproximado considerado. Para ello, veamos que el siguiente sistema de ecuaciones en  $\omega_i$ ,  $i=1, k+$  tiene única solución y encontrémosla:

$$\omega_1 = \sum_{i=1, k+} \omega_i (1 - p_i)$$

$$\omega_{i+1} = \omega_i p_i, \quad i = 1, k-2$$

$$\omega_{k+} = \omega_{k-1} \frac{p_{k-1}}{1 - p_{k+}}, \quad \text{donde } p_{k+} < 1.$$

Reescribiendo se tiene que  $\omega_i = \omega_1 \prod_{j=1, i-1} p_j$ , para  $i = 2, k-1$

Y  $\omega_{k+} = \omega_1 \prod_{j=1, k-1} p_j \frac{1}{1 - p_{k+}}$  y puesto que debe ser  $\|\omega\|_1 = 1$ , se obtiene que

$$1 = \omega_1 \left( 1 + p_1 + p_1 p_2 + \dots + \prod_{i=1, k-2} p_i + \prod_{i=1, k-1} p_i \frac{1}{1 - p_{k+}} \right) \text{ y}$$

$$\omega_1 = 1 / \left( 1 + p_1 + p_1 p_2 + \dots + \prod_{i=1, k-2} p_i + \prod_{i=1, k-1} p_i \frac{1}{1 - p_{k+}} \right)$$

y así se calculan de manera única todos los  $\omega_i$ ,  $i=1, k+$ . El vector  $\omega = (\omega_1, \omega_2, \dots, \omega_{k+})$  se llamará *estructura estable de edades*. Notar que sólo depende de las probabilidades de supervivencia por edad.

Notar que este vector  $\omega$ , verifica  $\|\omega\|_1 = 1$ ,  $\sum_{i=1, k+} \omega_i (1 - p_i) = \omega_1$  y es el único vector positivo con estas condiciones por ser  $A$  una matriz primitiva y el Teorema de Perron-Frobenius. Por hipótesis se tiene que  $\varphi(\omega) = \omega_1$ .

Se debe probar que  $\omega_{(t)} \rightarrow \omega$ , cuando  $t \rightarrow \infty$ . Veamos que ocurre con cada componente,

$$\omega_{i,t+1} - \omega_i = \omega_{i-1,t} p_{i-1} \frac{N_t}{N_{t+1}} - \omega_i = (\omega_{i-1,t} - \omega_{i-1}) p_{i-1} + \left(\frac{N_t}{N_{t+1}} - 1\right) \omega_{i-1,t} p_{i-1}, \quad i = 2, k-2$$

Luego para la edad 2:  $|\omega_{2,t+1} - \omega_2| \leq |\omega_{1,t} - \omega_1| p_1 + \left|\frac{N_t}{N_{t+1}} - 1\right| \omega_{1,t} p_{i-1}$

Para la edad 3:  $|\omega_{3,t+1} - \omega_3| \leq |\omega_{2,t} - \omega_2| p_2 + \left|\frac{N_t}{N_{t+1}} - 1\right| \omega_{2,t} p_2$

Esto se puede seguir hasta la edad  $k-1$ :

$$|\omega_{k-1,t+1} - \omega_{k-1}| \leq |\omega_{k-2,t} - \omega_{k-2}| p_{k-2} + \left|\frac{N_t}{N_{t+1}} - 1\right| \omega_{k-2,t} p_{k-2}.$$

Observar que  $\left|\frac{N_t}{N_{t+1}} - 1\right| \omega_{i,t} p_i \rightarrow 0$ , cuando  $t \rightarrow \infty$ , y  $i = 1, k+$ .

Para el grupo de edades  $k+$ :

$$\begin{aligned} \omega_{k+,t+1} - \omega_{k+} &= (\omega_{k-1,t} p_{k-1} + \omega_{k+,t} p_{k+}) \frac{N_t}{N_{t+1}} - (\omega_{k-1} p_{k-1} + \omega_{k+} p_{k+}) = \\ &= (\omega_{k-1,t} - \omega_{k-1}) p_{k-1} \frac{N_t}{N_{t+1}} + \left(\frac{N_t}{N_{t+1}} - 1\right) \omega_{k-1,t} p_{k-1} + (\omega_{k+,t} - \omega_{k+}) p_{k+} \frac{N_t}{N_{t+1}} + \left(\frac{N_t}{N_{t+1}} - 1\right) \omega_{k+,t} p_{k+} \end{aligned}$$

Y en definitiva puede ponerse:

$$\omega_{k+,t+1} - \omega_{k+} = (\omega_{k-1,t} - \omega_{k-1}) p_{k-1} + (\omega_{k+,t} - \omega_{k+}) p_{k+} + \Delta_t, \quad \text{con } \Delta_t \rightarrow 0 \text{ cuando } t \rightarrow \infty.$$

Entonces  $\sum_{i=2,k+} |\omega_{i,t+1} - \omega_i| \leq \sum_{i=1,k+} |\omega_{i,t} - \omega_i| p_i + E_t$  (1), con  $E_t \rightarrow 0$  cuando  $t \rightarrow \infty$ .

Para la edad 1:  $\omega_{1,t+1} - \omega_1 = \varphi(\omega_{(t)}) \frac{N_t}{N_{t+1}} - \omega_1$ .

Pero  $\varphi(\omega_{(t)}) = \sum_{i=1,k+} \omega_{i,t} \left(\frac{N_{t+1}}{N_t} - p_i\right) = \langle \omega_{(t)}, \beta_{(t)} \rangle$ , con  $\beta_{(t)} = \begin{pmatrix} \frac{N_{t+1}}{N_t} - p_1 \\ \frac{N_{t+1}}{N_t} - p_2 \\ \dots \\ \frac{N_{t+1}}{N_t} - p_{k+} \end{pmatrix}$ . Y resulta  $\beta_{(t)} \rightarrow \beta$ ,

cuando  $t \rightarrow \infty$ , donde  $\beta = \begin{pmatrix} 1 - p_1 \\ 1 - p_2 \\ \dots \\ 1 - p_{k+} \end{pmatrix}$ .

Puede escribirse  $\varphi(\omega_{(t)}) = \langle \omega_{(t)}, \beta_{(t)} - \beta \rangle + \langle \omega_{(t)}, \beta \rangle$  (aquí  $\langle, \rangle$  indica el producto interno canónico en  $R^k$ ). Sea  $\omega$  el vector estructura estable de edades.

Luego  $\omega_{1,t+1} - \omega_1 = \varphi(\omega_{(t)}) \frac{N_t}{N_{t+1}} - \omega_1 = \varphi(\omega_{(t)}) - \varphi(\omega) + (\frac{N_t}{N_{t+1}} - 1)\varphi(\omega_{(t)})$  (2), considerando que  $\varphi(\omega) = \omega_1$ ; luego resulta:  $\varphi(\omega_{(t)}) - \varphi(\omega) = \langle \omega_{(t)} - \omega, \beta \rangle + \langle \omega_{(t)}, \beta_{(t)} - \beta \rangle$  y de (2) se obtiene:  $|\omega_{1,t+1} - \omega_1| \leq \sum_{i=1, k+} |\omega_{i,t} - \omega_i| (1 - p_i) + \Lambda_t$  (3), con  $\Lambda_t \rightarrow 0$  cuando  $t \rightarrow \infty$  ya que  $\{\omega_{(t)}\}_{t \in N}$  es una sucesión acotada y  $\beta_{(t)} \rightarrow 0$ , cuando  $t \rightarrow \infty$ , y  $\frac{N_t}{N_{t+1}} \rightarrow 1$  cuando  $t \rightarrow \infty$ .

Se puede obtener:

$$\sum_{i=2, k+} |\omega_{i,t+1} - \omega_i| p_i \leq \sum_{i=2, k+} |\omega_{i,t+1} - \omega_i| \leq \sum_{i=1, k+} |\omega_{i,t} - \omega_i| p_i + E_t$$

y poniendo

$$|\omega_{1,t+1} - \omega_1| p_1 \leq \sum_{i=1, k+} |\omega_{i,t} - \omega_i| (1 - p_i) p_1 + \Lambda'_t, \text{ con } \Lambda'_t \rightarrow 0 \text{ cuando } t \rightarrow \infty, \text{ se tiene que}$$

$$\sum_{i=1, k+} |\omega_{i,t+1} - \omega_i| p_i \leq \sum_{i=1, k+} |\omega_{i,t} - \omega_i| (p_i + (1 - p_i) p_1) + E'_t, \text{ con } E'_t \rightarrow 0 \text{ cuando } t \rightarrow \infty.$$

Y finalmente de esta última desigualdad:

$$\text{Min}\{p_i, i=1, k+\} \|\omega_{(t+1)} - \omega\|_1 \leq \text{Max}\{p_i + (1 - p_i) p_1, i=1, k+\} \|\omega_{(t)} - \omega\|_1 + |E'_t|$$

Sea  $K = \text{Max}\{p_i + (1 - p_i) p_1, i=1, k+\} < 1$ . Sea  $a = \text{Min}\{p_i, i=1, k+\} > 0$ . Puede probarse que  $\|\omega_{(t+1)} - \omega\|_1 \rightarrow 0$ , cuando  $t \rightarrow \infty$ , usando el Lema 2.0. ♦

### Lema 2.0

Supongamos que  $\{X_t\}_{t \in N}$ , tal que  $0 \leq aX_{t+1} \leq KX_t + \varepsilon_t$ , con  $0 < a$ ,  $0 < K < 1$  y  $\varepsilon_t \rightarrow 0$  cuando  $t \rightarrow \infty$ . Sea  $X_1 > 0$ . Entonces  $X_t \rightarrow 0$ , cuando  $t \rightarrow \infty$ .

Prueba/

$$0 \leq aX_{t+h} \leq K^h X_t + \sum_{j=0, h-1} K^j \varepsilon_{t+h-1-j}. \quad \forall \varepsilon > 0, \text{ existe } t_0 \in N : \forall t \geq t_0 \text{ (} t = t_0 + h, \text{ para algún } h \geq 0 \text{):}$$

$$|\varepsilon_t| < \varepsilon a / (2L), \quad L = \sum_{j=0, \infty} K^j < \infty. \text{ Por otro lado } \exists t_1 \in N \text{ tal que } \forall t \geq t_1 \text{ (} t = t_1 + h, \text{ para algún } h \geq 0 \text{) es}$$

$K^h X_{t_1} < \varepsilon a / 2$ . Recordar que  $\forall t : X_t \geq 0$ . Luego combinando estos resultados,  $\forall t + h \geq \text{Max}\{t_0, t_1\}$ , es  $0 \leq X_{t+h} \leq \varepsilon$ . Así  $X_t \rightarrow 0$ , cuando  $t \rightarrow \infty$ . ♦

## Comentarios

Como se observa, la estructura estable de edades no depende de la estructura de edades inicial ni del proceso de nacimientos. Sólo depende de las probabilidades de supervivencia de los ejemplares de una edad a la siguiente.

La relación entre los reclutas y padres se asume que es  $N_{1,t+1} = \varphi(\omega_{(t)}) N_t$ . La función  $\varphi$  puede considerarse dependiente también de otros parámetros y variables como parámetros reproductivos o variables ambientales. Para el resultado del Teorema, sólo interesa la continuidad respecto de la estructura de edades y la independencia de la abundancia poblacional. Pedir dicha continuidad es natural pensando en que se espera que una función de reclutamiento sea continua en sus argumentos.

La condición  $\varphi(\omega) = \omega_1$  es una condición deseable si se busca la convergencia de la estructura de edades con el tiempo, ya que en este caso,  $\varphi(\omega_{(t)}) \rightarrow \varphi(\omega)$ , cuando  $t \rightarrow \infty$  (por la continuidad de la función  $\varphi$ ). Por otro lado, si  $\varphi(\omega) = \omega_1$  se asegura la convergencia de la estructura de edades al vector  $\omega$ , tal que  $\varphi(\omega) = \omega_1$ .

Para el Teorema 2.1 no se considera incluido el caso de dependencia de los  $m_{i,t}$  de la abundancia, esto es,  $m_{i,t} = m_{i,t}(N_{(t)})$ . El problema en estos casos, es que la abundancia puede variar dependiendo de otros factores (biológicos y ambientales) y la estructura de edades poblacional puede no mostrar dependencia de estos factores. Es por ello que una dependencia de los  $m_{i,t}$  del vector de estado (en esencia de la abundancia), produce en principio, la necesidad de una hipótesis de estabilidad en la abundancia para obtener la estabilidad de la estructura poblacional, y esto requiere de ser analizado particularmente (Teorema de Extensión).

## Corolario

Con el supuesto adicional de que  $N_t \rightarrow N_\infty$ , cuando  $t \rightarrow \infty$ , resulta:  $N_{i,t} \rightarrow N_{i,\infty}$ , cuando  $t \rightarrow \infty$ . Esto es, el vector de estado  $N_{(t)}$  converge fuerte a un vector de estado de equilibrio  $N_{(\infty)}$ . ♦

Veamos ahora una extensión del Teorema anterior que permite incorporar funciones de reclutamiento como las de Beverton y Holt, o las de Ricker, entre otras.

### Teorema 2.2 (Extensión del Teorema 2.1)

Reemplazando  $\frac{N_{t+1}}{N_t} \rightarrow 1$ , cuando  $t \rightarrow \infty$ , por  $N_t \rightarrow N_\infty$ , cuando  $t \rightarrow \infty$ , en el Teorema 2.1, podrían incorporarse funciones de reclutamiento en que  $N_{1,t+1} = \varphi(\omega_{(t)}, N_t) N_t$ , asumiendo la continuidad de  $\varphi$  ahora respecto de  $(\omega_{(t)}, N_t)$  y  $\omega_1 = \varphi(\omega, N_\infty)$ , y se obtendrían los mismos resultados del Teorema 2.1, y también del Corolario.

*Observación:* puede ser que la función  $\varphi$  dependa de ciertos parámetros biológicos que notaremos  $\alpha_{(t)}$ , en cada tiempo  $t$ . Se requerirá en este caso que  $\alpha_{(t)}$  converja, cuando la estructura de edades converge.

Prueba/

Es análoga a la demostración del Teorema 2.1, teniendo en cuenta que si  $N_t \rightarrow N_\infty$ , resulta que

$$\frac{N_{t+1}}{N_t} \rightarrow 1, \text{ cuando } t \rightarrow \infty. \blacklozenge$$

Aunque exista una estructura estable de edades la población tiene una capacidad de reproducirse y crecer limitada. Limitada por la biología, la manera en que se la explota y también por factores ambientales y de competencia con otras especies.

El proceso de nacimientos y supervivencia por edad “llena” la estructura estable de edades, formando el vector de estado poblacional en la situación de equilibrio estable. Este “proceso de llenado” es relativamente independiente del comportamiento asintótico de la estructura poblacional ya que puede existir una estructura estable de edades a la cual converja la estructura poblacional con el tiempo, y sin embargo la población tender a la extinción.

Es por ello que debe estudiarse este “llenado” de la estructura de edades y determinar condiciones para que el mismo sea biológicamente sostenible.

### 2.3 El reclutamiento

Sea  $N_t = \sum_{i=1, k+} N_{i,t}$  el número total de individuos en la población en el tiempo  $t$ .

Planteamos una función de reclutamiento de la forma  $N_{1,t+1} = \varphi(\omega_{(t)})N_t$  (por ejemplo caso lineal, cuasi-lineal).

En el caso de  $N_{1,t+1} = \varphi(\omega_{(t)}, N_t, \alpha_{(t)})N_t$  (por ejemplo, funciones de Beverton y Holt; Ricker; sigmoidea de Beverton y Holt), asumimos además que  $\lim_{t \rightarrow \infty} N_t = N_\infty$ .

En ambos casos se asume que  $\varphi$  es una función continua,  $\varphi: (0,1)^k \rightarrow R_{\geq 0}$ .

Las ecuaciones de la dinámica entre edades serán:

$$N_{1,t+1} = \varphi(\omega_{(t)}, N_t, \alpha_{(t)})N_t, \quad N_t = \sum_{i=1, k+} N_{i,t}$$

$$N_{i+1,t+1} = N_{i,t}P_i, \text{ para } i = 2, k-2$$

$$N_{k+,t+1} = N_{k-1,t}P_{k-1} + N_{k+,t}P_{k+}$$

$k+$  es el grupo de edades  $k$  en adelante.

Bajo las hipótesis de los Teoremas 2.1 y 2.2 se deduce la existencia de una estructura estable de edades para ambos casos, que se calcula:

$$\omega_1 = \frac{1}{1 + p_1 + p_1 p_2 + \dots + \prod_{j=1, k-2} p_j + \frac{\prod_{j=1, k-1} p_j}{1 - p_{k+}}}$$

$$\omega_{i+1} = \omega_i p_i, \quad i = 1, k-2 \text{ y } \omega_{k+} = \omega_{k-1} \frac{1}{1 - p_{k+}}.$$

Supongamos ahora que  $N_\infty$  es el número total de ejemplares en el equilibrio ( $N_\infty \neq 0$ );  $N_{i,\infty}$  es el número de ejemplares de edad  $i$ , en el equilibrio; y  $SB_\infty$  la biomasa desovante también en el equilibrio. Observar que esto supone un estado de equilibrio biológicamente sostenible (en el caso de asumir  $\lim_{t \rightarrow \infty} N_t = N_\infty$  y  $N_\infty \neq 0$ , existe un estado de equilibrio sostenible al cual la población converge). Que exista una biomasa desovante en equilibrio significa que ciertos parámetros de la biología reproductiva se mantienen constantes.

Si

$$\sum_{i=1, k+} \alpha_i N_{i,\infty} = SB_\infty$$

$$N_\infty \sum_{i=1, k+} \alpha_i \omega_i = SB_\infty$$

$$\omega_1 N_\infty \sum_{i=1, k+} \alpha_i \omega_i = \omega_1 SB_\infty$$

$$\text{Entonces: } N_{1,\infty} = \frac{\omega_1}{\sum_{i=1, k+} \alpha_i \omega_i} SB_\infty$$

Esta última fórmula describe la relación entre el reclutamiento y la biomasa desovante en el equilibrio. Sobre la recta  $N_1 = a SB$ , con  $a = a(p) = \frac{\omega_1}{\sum_{i=1, k+} \alpha_i \omega_i}$ , se encuentra el punto de equilibrio

$(SB_\infty, N_{1,\infty})$ .

La pendiente de la recta de equilibrio  $N_1 = a SB$ , es función del vector de probabilidades de supervivencia por edad  $p$ , así es  $a = a(p)$ . También depende de los coeficientes  $\alpha_i$ ,  $i = 1, k +$ .

Observar que  $a(p) = \frac{1}{\frac{SB_\infty}{N_1}(p)} = \frac{1}{SBR_\infty(p)}$ , donde el denominador es la *biomasa desovante por*

*recluta*  $SBR_\infty$  en el equilibrio “que determina  $p$ ”.

$\alpha_i$  es el producto de la proporción de hembras maduras por el peso medio de dichas hembras, para la edad  $i$ .

$\delta_i$  es el resultado de multiplicar la fecundidad relativa por el número de puestas por la probabilidad de supervivencia de un ovocito a la edad 1, todo para las hembras de edad  $i$ .

### 2.3.1 Procesos compensatorios y no-compensatorios de reclutamiento

Se dice que el reclutamiento es *compensatorio en el origen* si su velocidad de variación disminuye al aumentar la biomasa o densidad poblacional, que se encuentra en pequeños valores. Un proceso compensatorio de reclutamiento puede interpretarse como una retro-alimentación negativa que “se opone” a la tendencia del mismo a decrecer y permite a la población estabilizarse, favoreciendo el aumento de la biomasa desovante.

Se dice que el reclutamiento es *no-compensatorio en el origen* cuando su velocidad de variación aumenta al aumentar la biomasa o densidad poblacional, que se encuentra en pequeños valores. Un proceso de reclutamiento no-compensatorio en el origen puede mantener o agravar el estado poblacional a pequeñas abundancias o densidades, ya que tiende a “frenar” los cambios en la misma.

Consideremos a una población estructurada por edades en una situación de equilibrio. El vector  $\omega(p) = (\omega_1(p), \dots, \omega_{k+}(p))$  es el vector estructura estable de edades que depende del vector constante  $p$  de probabilidades de supervivencia por edad;  $\alpha_i$  es el producto de la proporción de hembras maduras por el peso medio de dichas hembras maduras, de la edad  $i$ .

Como  $\frac{\omega_i(p)}{\omega_1(p)} \rightarrow 0$ , cuando  $\|p\| \rightarrow 0$ , para  $i = 2, k+$ .

$$y \ a(p) = \frac{\omega_1}{\sum_{i=1, k+} \alpha_i \omega_i} = \frac{1}{\sum_{i=1, k+} \alpha_i \frac{\omega_i(p)}{\omega_1(p)}}$$

resulta que:

Si  $\alpha_1 = 0$ , resulta que  $\lim_{\|p\| \rightarrow 0} a(p) = +\infty$ . Esto es, si los individuos de edad 1 (reclutas a la población) no se reproducen, entonces  $a(p)$  no se encuentra acotado superiormente.

Dado que  $a(p) = \frac{1}{\sum_{i=1, k+} \alpha_i \frac{\omega_i(p)}{\omega_1(p)}}$ , la variación de  $p$  cambia el estado de equilibrio y puede producir

cambios en los  $\alpha_i$ ,  $i = 1, k+$ . Asumimos que  $\lim_{\|p\| \rightarrow 0} a(p) = +\infty$  siempre. Esto es, aún en el caso de que exista  $\alpha_1 \neq 0$  para ciertos  $p$  (cierta fracción del reclutamiento tiene capacidad de reproducirse) en algún estado de equilibrio, a medida que disminuye  $\|p\|$  la población pierde totalmente su capacidad reproductiva.

Teniendo en cuenta este hecho, es interesante saber si  $a(p)$  se encuentra acotado cuando  $p$  es un vector de probabilidades de supervivencia por edad, considerado biológicamente sostenible. Este hecho estaría asociado con una biomasa desovante mínima sostenible (umbral de biomasa desovante).

Una pregunta que puede surgir: ¿cuál es la biomasa desovante mínima que permite estabilizar el reclutamiento? Dado que la sobre-explotación tiende a aumentar los valores de las proporciones de supervivencia, podemos reformular la pregunta: ¿cuál es la mayor proporción de supervivencia en un estado de sostenibilidad biológica? La respuesta a este interrogante no puede darse a partir de los valores observados de la relación entre reclutas y biomasa desovante, a menos que la población haya colapsado, y su historia de explotación permita observar esto. En la práctica el conocimiento de la función de reclutamiento medio no suele ser posible muchas veces por falta de datos. En el caso de conocerse la misma, la compensación de reserva puede acotarse por la derivada de dicha función de reclutamiento, en el origen (perspectiva clásica). Sin embargo, los condicionamientos a las relaciones históricas de reclutas-biomasa desovante (en peces) (Bravington *et al.*, 1999) pueden producir sesgos en la evaluación de la sostenibilidad a partir de los mismos.

Teniendo en cuenta que

$$N_{1,\infty} = a(p) SB_{\infty}, \quad N_{1,\infty} = \sum_{i=1,k+} \delta_i \alpha_i \omega_i N_{\infty} \quad \text{y} \quad SB_{\infty} = \sum_{i=1,k+} \alpha_i \omega_i N_{\infty}$$

### Proposición 2.1

La siguiente *Ecuación Fundamental* (Aubone, 2004a) debe cumplirse en una situación de equilibrio con biomasa no nula:

$$\sum_{i=1,k+} (\delta_i - a(p)) \alpha_i \omega_i = 0$$

Biológicamente puede considerarse que los factores que intervienen para formar  $\delta_i$ , aunque afectados por la actividad de pesca, están acotados superiormente (si se consideran todos los posibles estados biológicos de equilibrio), por lo que los  $\delta_i$  están uniformemente acotados superiormente.

Entonces  $a(p)$  necesariamente debe estar acotado, y de la siguiente manera (Aubone, 2004a):

$$\text{Min}_{i=1,k+} \delta_i \leq a(p) \leq \text{Max}_{i=1,k+} \delta_i$$

sobre las edades  $i$  tal que  $\alpha_i \neq 0$

Este resultado muestra que *la mortalidad total debe estar condicionada a mantener el reclutamiento por desovante (las proporciones de supervivencia) en cualquier estado de equilibrio sostenible, dentro de ciertos valores, asociados a la capacidad reproductiva de la especie.*

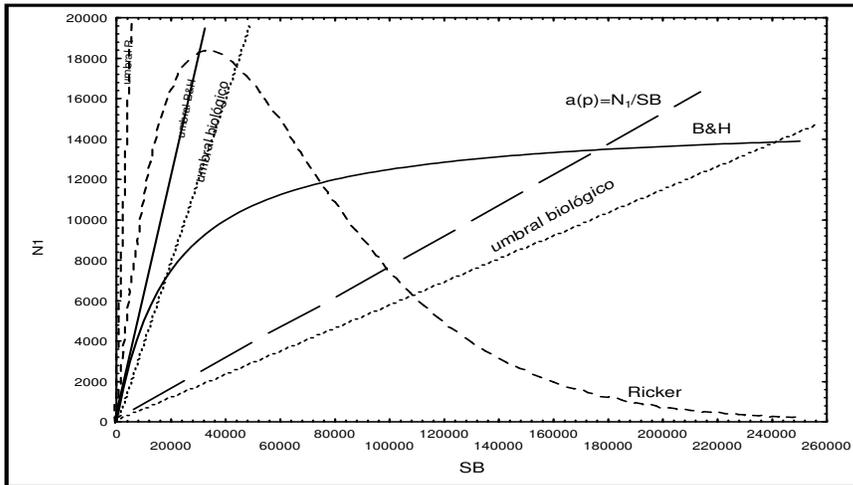
Para una función de reclutamiento, con crecimiento desacelerado en el origen (compensatorio) (tipo Beverton y Holt:  $N_{1,t+1} = \frac{\alpha SB_t}{\beta + SB_t}$  o de Ricker:  $N_{1,t+1} = \alpha SB_t e^{-\beta SB_t}$ ), la derivada de la misma

respecto de la biomasa desovante, en  $SB=0$  ( $\frac{\alpha}{\beta}$ ;  $\alpha$ , respectivamente), son cotas superiores para las proporciones de supervivencia, respectivamente (el lector puede probar esto fácilmente). Notar que  $Min_{i=1,k} \delta_i \leq a(p) \leq Max_{i=1,k} \delta_i$  introduce una cota superior para las proporciones de supervivencia dependiente de la biología reproductiva. En este caso necesariamente debe ser  $a(p) < Max_{\alpha_i \neq 0} \delta_i$ .

Por otro lado, si la función de reclutamiento tiene un crecimiento acelerado en el origen (no-compensatorio) (como para la función sigmoidea de Beverton y Holt:  $N_{1,t+1} = \frac{\alpha SB_t^\delta}{\beta + SB_t^\delta}$ ;  $\delta > 1$ ), la

derivada de dicha función en  $SB=0$  toma el valor cero y entonces cero es una cota inferior para las proporciones de supervivencia. Pero (3) introduce una cota inferior no nula de las proporciones de supervivencia en situación de equilibrio estable, dependiente de la biología reproductiva. En este caso necesariamente debe ser  $a(p) > Min_{\alpha_i \neq 0} \delta_i$ .

El resultado obtenido impone un límite a la compensación de reserva cuando la misma existe, límite que depende de la reproducción y del proceso de reclutamiento en sí.



**Lema 2.1**

Si  $N_1 = g(SB)SB$ , con  $g$  función derivable y monótona decreciente en el intervalo  $[0, +\infty)$ , y

$\frac{dN_1}{dSB}(SB=0) > 0$  (casos funciones de Beverton y Holt y de Ricker), entonces se tiene que

$$Max_{\alpha_i \neq 0} \delta_i \leq \frac{dN_1}{dSB}(SB=0).$$

Prueba/

$a(p) = \frac{N_1}{SB} = g(SB) \leq g(0)$ , para algún  $SB$ , pero  $\frac{dN_1}{dSB}(SB) = \frac{dg}{dSB}(SB)SB + g(SB)$ , por lo que  $g(0) = \frac{dN_1}{dSB}(SB=0)$ . Así  $a(p) \leq \frac{dN_1}{dSB}(SB=0)$  para todo  $p \neq 0$ .

En este caso que se analiza, debe ser  $\text{Max}_{\alpha_i \neq 0} \delta_i \leq \frac{dN_1}{dSB}(SB=0)$ , ya que si  $\text{Max}_{\alpha_i \neq 0} \delta > \frac{dN_1}{dSB}(SB=0)$ , por ser  $\lim_{\|p\| \rightarrow 0} a(p) = +\infty$ , y  $a(p)$  una función continua para  $p \neq 0$ , existirá un estado de equilibrio tal que  $\text{Max}_{\alpha_i \neq 0} \delta > a(p) > \frac{dN_1}{dSB}(SB=0)$ , lo cual es un absurdo. ♦

Podemos concluir que la compensación de reserva (máxima proporción de supervivencia en un estado de equilibrio biológicamente sostenible posible), es menor o igual a  $\text{Max}_{\alpha_i \neq 0} \delta_i$  y de considerarse una función de reclutamiento de la forma  $N_1 = g(SB)SB$ , con  $g$  función derivable y monótona decreciente, se cumple  $\text{Max}_{\alpha_i \neq 0} \delta_i \leq \frac{dN_1}{dSB}(SB=0)$  (recordar que  $\frac{dN_1}{dSB}(SB=0)$  fue postulada como estimador de la compensación de reserva).

Tener en cuenta que (3) es una condición necesaria para la sostenibilidad biológica para cualquier tipo de procesos de reclutamiento (compensatorios, no-compensatorios u otros).

#### 2.4 Condiciones de sostenibilidad: la estructura de edades y la estabilidad biológica. Factor compensatorio máximo

Todos los individuos en una población bajo explotación, nacen, crecen y mueren, y en esta rutina tiene curso la reposición poblacional.

En peces, la composición de edades de la biomasa desovante y el tamaño poblacional tienen un efecto sobre el reclutamiento que no ha recibido mucha atención por los científicos pesqueros (Marteinsdottir and Thorarinsson, 1998; Aubone, 2004 a y b). En el trabajo sobre el herring (*Clupea harengus*) “arenque” de Lambert (1990) se informa sobre reclutamientos mejores que el promedio cuando la estructura de edades de la biomasa desovante ha tenido más de un modo. La estructura de edades de la biomasa desovante es importante si las diferentes clases de edades contribuyen en forma diferenciada a la reproducción. La desigual contribución de cada clase de edad puede influir en un número diferenciado de hijos producidos por cada edad, con supervivencia variable de los huevos y larvas, de acuerdo a condiciones biológicas diferentes de los mismos (Hislop, 1988; Solemdal et al., 1995; Marteinsdottir and Steinarsson, 1998).

Marteinsdottir y Thorarinsson (1998) han mostrado resultados sobre el bacalao de Islandia (*Gadus morhua*) donde la diversidad de edades ha sido una componente importante en modelos reclutas-biomasa desovante, y donde uno de los objetivos biológicos del manejo pesquero ha sido mantener alta la edad media en la biomasa desovante. En algunas especies, la primera vez que se reproducen los individuos es en general menos “exitosa”, que cuando ya se han reproducido varias veces. La experiencia demuestra que las poblaciones que muestran una estructura de desovantes balanceada pueden tener una tasa intrínseca de crecimiento mayor que aquellas en que la estructura es sesgada hacia los juveniles.

Para algunas poblaciones de peces, los peces más grandes producen la mayor cantidad de huevos y larvas, y a su vez los mismos tienen la mayor probabilidad de sobrevivir. Hay mucha información sobre esto para el “striped bass” (*Marone saxatilis*) de la bahía de Chesapeake, por ejemplo. Para este recurso pesquero la discusión se centra sobre la necesidad de desarrollar un plan de manejo de la pesquería que contemple la abundancia de los peces más viejos, para permitir que la población tenga la capacidad de resistir a variaciones, especialmente de bajas en el reclutamiento.

Para que una población persista en el tiempo, en un nivel dado, es necesario que el reclutamiento sea capaz de reemplazar los individuos que mueren por razones naturales o por la explotación a lo largo de la vida.

Supongamos que las probabilidades de supervivencia por edad ( $p_i, i = l, k +$ ) son constantes y que existe un equilibrio asintóticamente estable bajo ésta condición.

### 2.4.1 La función general de reclutamiento

Sea en forma general,  $N_{1,t+1} = \sum_{i=1,k+} m_{i,t} N_{i,t}$  la función de reclutamiento, donde  $\beta_i = \sup_t m_{i,t} < \infty$ .

Estos supremos se toman sobre todas las situaciones biológicas-ambientales posibles.

Se supone que  $\beta_1 < 1$  y  $\beta_2, \dots, \beta_l < 1$ , para  $l \leq k$ , donde  $l$  es la máxima edad correspondiente a individuos juveniles.

Como ejemplo, notar que

1.  $N_{1,t+1} = \sum_{i=1,k+} \frac{\alpha \alpha_{i,t}}{\beta + SB_t} N_{i,t}$ , con  $m_{i,t} = \frac{\alpha \alpha_{i,t}}{\beta + SB_t}$  para la función de reclutamiento de Beverton y Holt
2.  $N_{1,t+1} = \sum_{i=1,k+} \alpha e^{-\beta SB_t} \alpha_{i,t} N_{i,t}$ , con  $m_{i,t} = \alpha e^{-\beta SB_t} \alpha_{i,t}$ , para la función de Ricker
3.  $N_{1,t+1} = \sum_{i=1,k+} \frac{\alpha SB_t^{\delta-1} \alpha_{i,t}}{\beta + SB_t^\delta} N_{i,t}$ , con  $m_{i,t} = \frac{\alpha SB_t^{\delta-1} \alpha_{i,t}}{\beta + SB_t^\delta}$ , para la función sigmoidea de Beverton y Holt,  $\delta > 0$

Notar que  $m_{i,t} = \delta_{i,t} \alpha_{i,t}$ , por lo que para la función de Beverton y Holt:  $\delta_{i,t} = \frac{\alpha}{\beta + SB_t}$ ; y para la

función de Ricker:  $\delta_{i,t} = \alpha e^{-\beta SB_t}$ , y para la función sigmoidea de Beverton y Holt:  $\delta_{i,t} = \frac{\alpha SB_t^{\delta-1}}{\beta + SB_t^\delta}$ .

En estos tres ejemplos puede observarse que  $\delta_{i,t}$  queda sólo dependiendo del tiempo  $t$  (via la biomasa desovante) y no de la edad. Podemos observar así que estas funciones de reclutamiento particulares son casos especiales de la función de reclutamiento general  $N_{1,t+1} = \sum_{i=1,k+} m_{i,t} N_{i,t}$ . Pero

por otro lado, observamos que los  $\delta_{i,t}$  para las funciones de reclutamiento de Beverton y Holt y de Ricker, son decrecientes en función de la biomasa desovante. En el caso de la función sigmoidea de Beverton y Holt, estos coeficientes pueden ser crecientes o decrecientes, dependiendo del valor de  $\delta$  ( $1 \geq \delta$ : decreciente;  $1 < \delta$ : creciente).

Para estos casos especiales, la dependencia de  $\delta_{i,t}$  sólo del tiempo puede interpretarse como que existe la capacidad poblacional de compensar las variaciones naturales en la fecundidad relativa, número de puestas y probabilidad de supervivencia de los ovocitos entre edades, de manera que los  $\delta_{i,t}$  permanezcan constantes respecto de la edad. Esto presume una adaptabilidad instantánea previsoras (del tiempo  $t$  al  $t+1$ ) de la población. Tal vez este comportamiento puede comprenderse mejor si el medio-ambiente es suficientemente estable. De cualquier manera, la existencia de un estado de equilibrio poblacional, permite pensar que el mismo existe dentro de un ambiente de estabilidad de la comunidad y del ecosistema.

Consideremos ahora a una población estructurada en un estado de equilibrio estable.

### Definiciones

Sea  $P_\infty$  el número de descendientes esperados del reclutamiento  $N_{1,\infty}$  en todo su ciclo de vida, en el estado de equilibrio que define  $p$ .

Es fácil obtener:

$$P_\infty = N_{1,\infty} \sum_{i=1,k+} m_i \frac{\omega_i(p)}{\omega_1(p)}$$

Donde  $m_i$  se interpreta como valores en el largo plazo (en equilibrio). Los valores  $m_i$  se consideran no conocidos en general.

Llamaremos *factor compensatorio* en el estado de equilibrio a:

$$CR(p) = \sum_{i=1,k+} m_i \frac{\omega_i(p)}{\omega_1(p)}$$

y *número reproductivo neto* (Cushing and Zhou, 1995; Caswell, 2001) a

$$\psi(p) = \frac{P_\infty}{N_\infty} = \omega_1 CR$$

Es fácil ver que en un estado de equilibrio debe ser  $N_{1,\infty} CR = N_{1,\infty}$  ( $CR=1$ ), por lo que se tiene  $\psi(p) = \omega_1(p)$  (y  $P_\infty = N_{1,\infty}$ ).

Llamaremos a  $\phi(p) = \sum_{i=1,k+} \beta_i \frac{\omega_i(p)}{\omega_1(p)}$ , *factor compensatorio máximo*.

El factor compensatorio mide el número de descendientes totales esperado por recluta, en el estado de equilibrio definido por  $p$ . El factor compensatorio máximo mide el número de descendientes por recluta esperado, en la situación biológica de equilibrio más favorable para el reclutamiento. En

una situación biológica sostenible, el factor compensatorio máximo debe ser  $\phi(p) \geq 1$ , pero este factor compensatorio máximo como función de  $p$ , toma valores entre  $\beta_1$  y  $+\infty$ . Si  $\beta_1 < 1$ , entonces la población puede extinguirse, si las probabilidades de supervivencia son suficientemente pequeñas. Analicemos esto.

## 2.5 El Problema de Equilibrio Extremo (PEE)

### 2.5.1 El vector $p$ de probabilidades de supervivencia por edad y la sostenibilidad biológica

Sean  $p = (p_1, p_2, \dots, p_{k+})$  y  $p_m = (p_1^m, p_2^m, \dots, p_{k+}^m)$ . Pondremos  $p > p_m \Leftrightarrow \forall i : p_i > p_i^m$ .

Los vectores  $p$  y  $p_m$ , son vectores de probabilidades de supervivencia por edad. Así serán  $0 \leq p_i < 1$  y  $0 \leq p_i^m < 1$ ,  $i = 1, k+$ .

Observar que la probabilidades de supervivencia no pueden tomar el valor 1 (para cada edad, algún individuo muere en cada unidad de tiempo). Y es de esperar que en la naturaleza las probabilidades de supervivencia por edad sean no nulas, por lo menos hasta cierta edad avanzada. Siendo la población explotada, admitimos probabilidades de supervivencia nulas. Notar que si esto ocurriera en una edad intermedia y para todo tiempo, la edad máxima en la población a largo plazo será dicha edad intermedia.

Supongamos que existe una estructura estable de edades, a la cual la estructura poblacional converge cuando el tiempo pasa.

#### Lema 2.2

Se cumple  $1 - \text{Min}_i p_i \geq \omega_1(p) \geq 1 - \text{Max}_i p_i$

y además a)  $\omega_1(p) = 1 - \text{Max}_i p_i$  si  $p_j = \text{Max}_i p_i$ ;  $j = 1, k+$

b)  $\omega_1(p) = 1 - \text{Min}_i p_i$  si  $p_j = \text{Min}_i p_i$ ;  $j = 1, k+$

Prueba/

Es sencillo demostrarlo.♦

#### Proposición 2.2

Supongamos que  $\beta_1 < 1$ ,  $\phi(p) = \sum_{i=1, k+} \beta_i \frac{\omega_i(p)}{\omega_1(p)} < 1 \Rightarrow N_t = \sum_{i=1, k+} N_{i,t} \rightarrow 0, t \rightarrow \infty$ .

Prueba/

$$N_{t+1} \omega_{1,t+1} = \sum_{i=1, k+} m_{i,t} \omega_{i,t} N_t \leq \sum_{i=1, k+} \beta_i \omega_{i,t} N_t$$

Y si  $\omega_{i,t} \rightarrow \omega_i$ , cuando  $t \rightarrow \infty$ ;  $i=1, k+$ , como  $\phi(p) = \sum_{i=1, k+} \beta_i \frac{\omega_i(p)}{\omega_1(p)} < 1$  se tiene que

$$\exists t_0 : \forall t \geq t_0 \quad \sum_{i=1, k+} \beta_i \frac{\omega_{i,t}}{\omega_{1,t}} < \alpha < 1,$$

Luego  $N_{t+1} \frac{\omega_{1,t+1}}{\omega_{1,t}} \leq \sum_{i=1, k+} \beta_i \frac{\omega_{i,t}}{\omega_{1,t}} N_t < \alpha N_t$ , para  $t \geq t_0$ , y así  $N_{1,t+1} \leq \alpha N_{1,t}$  para todo  $t \geq t_0$ , luego  $N_{1,t} \rightarrow 0$ , cuando  $t \rightarrow \infty$ , y la población se extingue a largo plazo. ♦

Sea  $\|p_m\|_\infty = \text{Min } \|p\|_\infty$ , con  $p, p_m \in [0,1]^k$ ; condicionado a  $\sum_{i=1, k+} \beta_i \frac{\omega_i(p)}{\omega_1(p)} \geq 1$ ;  $p \in [0,1]^k$ ,  $\beta_1 < 1$  (si existe). Observar que si  $\sum_{i=1, k+} \beta_i \frac{\omega_i(p)}{\omega_1(p)} \geq 1$ , es  $p \neq 0$ . Observar que si existe  $p_m \in [0,1]^k$  en dichas condiciones, debe cumplirse:

### Proposición 2.3

$$\|p\|_\infty < \|p_m\|_\infty \Rightarrow \sum_{i=1, k+} \beta_i \frac{\omega_i(p)}{\omega_1(p)} < 1. \diamond$$

Siendo  $\beta_1 < 1$  y  $\frac{\omega_i(p)}{\omega_1(p)} \rightarrow 0$  si  $\|p\|_\infty \rightarrow 0$ , resulta  $\phi(p) \rightarrow \beta_1$  cuando  $\|p\|_\infty \rightarrow 0$ , y también si  $\beta_{k+} > 0$ , resulta  $\phi(p) \rightarrow +\infty$  cuando  $\text{Min}_i p_i \rightarrow 1$ .

El problema interesante es cuando  $\phi(p) = \sum_{i=1, k+} \beta_i \frac{\omega_i(p)}{\omega_1(p)} = 1$ .

El siguiente es el problema fundamental para la sostenibilidad biológica:

**Problema de Equilibrio Extremo (PEE):** Buscar  $p_m$  ( $0 \leq p_{m,i} < 1$ ;  $i=1, k+$ ) tal que minimice  $\|p\|_\infty$ , con la restricción:

$$1) \phi(p) = \sum_{i=1, k+} \beta_i \frac{\omega_i}{\omega_1} = 1; \text{ siendo } \beta_1 < 1; \beta_2 > 0$$

La condición 1) no implica la sostenibilidad biológica, pero si  $\phi(p) < 1$  se asegura la extinción en el largo plazo. Si se cumple la condición 1) para un  $p$ , necesariamente  $p \neq 0$ .

### Observación

En un estado de equilibrio biológicamente sostenible se verifica la Ecuación Fundamental, para ciertos valores  $\alpha_i; \delta_i$ :

$$\sum_{i=1, k+} (\delta_i - a(p)) \alpha_i \omega_i(p) = 0 \text{ con } a(p) = \frac{\omega_1(p)}{\sum_{i=1, k+} \alpha_i \omega_i(p)}$$

A partir de la misma, necesariamente  $a(p) \leq \text{Max}_{i: \alpha_i \neq 0} \delta_i$ . Sin embargo, la Ecuación Fundamental es equivalente a  $1 = \sum_{i=1, k+} \alpha_i \delta_i \frac{\omega_i}{\omega_1}$ , para un estado de equilibrio biológicamente sostenible, por lo que esto implica que  $1 \leq \sum_{i=1, k+} \beta_i \frac{\omega_i}{\omega_1}$ , con  $\beta_i = \text{Sup}_t \alpha_{i,t} \delta_{i,t}$ .

La Ecuación Fundamental es una ecuación teórica sobre la cual no puede verificarse su validez en forma empírica a menos que se puedan estimar  $\alpha_i; \delta_i$ ,  $i=1, k+$ , parámetros en el estado de equilibrio. En la práctica, es factible que los  $\beta_i = \text{Sup}_t \alpha_{i,t} \delta_{i,t}$ ,  $i=1, k+$  puedan ser estimados, y que se desconozca el estado de equilibrio al cual la población tiende.

**Teorema 2.3** (existencia y unicidad de la solución del PEE)

Sea  $\varphi(x) = \beta_1 + \sum_{i=2, k-1} \beta_i x^{i-1} + \beta_{k+} \frac{x^{k-1}}{1-x}$ ,  $x \in [0;1]$ ;  $\beta_1 < 1$ ;  $\beta_2 > 0$ . Entonces existe  $p_m$  tal que  $\varphi(\|p_m\|_\infty) = 1 = \phi(p_m)$ . Si  $x = \|p_m\|$ , entonces el vector  $p = (x, x, \dots, x)$  es la única solución al PEE.

Prueba/

Si  $p = (x, x, \dots, x)$ , resulta  $\phi(p) = \varphi(x)$ .

La condición  $\beta_2 > 0$ , asegura:  $\forall x \in [0;1]: \varphi'(x) > 0$ .

Por ser  $\varphi$  una función continua estricta-monótona creciente en  $[0;1]$ , y  $\varphi(0) = \beta_1 < 1$  y  $\lim_{x \rightarrow 1} \varphi(x) = +\infty$  (pues  $\beta_{k+} > 0$ ), resulta que existe un único  $x_* \in [0;1]$  tal que  $\varphi(x_*) = 1$ . Si  $p_m = (x_*, x_*, \dots, x_*)$ ,  $\phi(p_m) = \varphi(x_*) = 1$ .

Debemos ver que este vector  $p_m$  es solución del PEE.

Supongamos que existe  $p$  tal que  $\|p\|_\infty < x_*$  y  $\phi(p) = 1$ .

Como  $\phi(p) \leq \varphi(\|p\|_\infty)$ , resulta  $1 \leq \varphi(\|p\|_\infty)$ , pero por ser  $\varphi$  una función estricta-monótona creciente,  $\varphi(\|p\|_\infty) < \varphi(x_*)$ . Esto es una contradicción.

Para la unicidad, debido a que  $\beta_i > 0$ ,  $i=1, k+$ , resulta que si  $p_-$  es un vector de probabilidades de supervivencia por edad tal que  $\|p_-\|_\infty = \|p_m\|_\infty$ , y el mismo tiene una componente menor a  $x_*$  (mayor no puede tener), necesariamente es  $\phi(p_-) < \phi(p_m)$ . Entonces  $p_-$  no es el óptimo.

Así  $p_m = (x_*, x_*, \dots, x_*)$ , es solución del PEE y es única. ♦

**Teorema 2.4** (Máxima asimetría de la estructura estable de edades)

$\omega_1(p_m) = 1 - \|p_m\|_\infty$  es el máximo  $\omega_1(p)$ , con  $p : \phi(p) = 1$ .

Prueba/

$\frac{1}{\omega_1(p)} = 1 + p_1 + p_1 p_2 + \dots + \prod_{j=1, k-2} p_j + \frac{\prod_{j=1, k-1} p_j}{1 - p_{k+}}$ , con  $p_i \geq 0$ , para  $i = 1, k +$ , y se sigue que el vector  $p_m$  maximiza  $\omega_1(p)$  con  $p : \phi(p) \geq 1$ .

Es fácil probar que  $\omega_1(p_m) = 1 - \|p_m\|_\infty$ .

Esto es, para cualquier  $p$  “biológicamente sostenible” ( $\phi(p) = \sum_{i=1, k+} \beta_i \frac{\omega_i}{\omega_1} \geq 1$ ) se cumple

$\omega_1(p) \leq \omega_1(p_m)$  (o equivalentemente: si  $\omega_1(p) > \omega_1(p_m)$ , entonces:  $\phi(p) < 1$ ).

Recordar que la sostenibilidad biológica no puede asegurarse, por lo que se trabaja con el indicador de productividad del reclutamiento  $\phi(p)$ , cuyo valor menor que la unidad asegura la no-sostenibilidad biológica. El indicador  $\phi(p)$  debe tomar un valor mayor o igual que 1, en un vector de probabilidades de supervivencia por edad, biológico sostenible. ♦

**Proposición 2.4**

Si  $\omega_1(p) \leq \omega_1(p_m)$  entonces  $\|p\|_\infty \geq \|p_m\|_\infty$ .

Prueba/

Como  $\omega_1(p_m) = 1 - \|p_m\|_\infty$ , entonces se tiene que  $\|p_m\|_\infty \leq 1 - \omega_1(p) \leq \text{Max}_i p_i = \|p\|_\infty$ . ♦

**Proposición 2.5**

Sea  $p = (p_1, p_2, \dots, p_{k+})$  un vector de probabilidades de supervivencia por edad. Sea  $p_- = \text{Min}_i p_i$ .

Son equivalentes:

1.  $\text{Min}_i p_i \geq \|p_m\|_\infty$
2.  $\phi(p_-) \geq 1$ , con  $p_- = (p_-, p_-, \dots, p_-)$  (y entonces  $\phi(p) \geq 1$ )
3.  $\omega_1(p_-) \leq \omega_1(p_m)$

Prueba/

1.  $\Rightarrow$  2. :  $\phi(p) \geq \phi(p_-) \geq \phi(\|p_m\|_\infty) = 1$

Observar que 1. implica que para el vector original  $p$ , se verifica  $\phi(p) \geq 1$ .

2.  $\Rightarrow$  1. :  $\phi(p_{\pm}) \geq \phi(p_m)$ , pero  $\phi(p_{\pm}) = \phi(p_{-})$  y  $\phi(p_m) = \phi(\|p_m\|_{\infty})$ , luego  $\phi(p_{-}) \geq \phi(\|p_m\|_{\infty})$  y por ser  $\phi$  una función estricta-monótona creciente es  $p_{-} \geq \|p_m\|_{\infty}$ .

1.  $\Leftrightarrow$  3. : sea  $p_m = \|p_m\|_{\infty}$  (por abuso de notación; se aclarará cuando se preste a confusión si es

un vector o un número).  $p_{-} > p_m$  sii  $1 + p_{-} + p_{-}^2 + \dots + \frac{p_{-}^{k-1}}{1 - p_{-}} \geq 1 + p_m + p_m^2 + \dots + \frac{p_m^{k-1}}{1 - p_m}$  ( $\Leftarrow$

sale porque la función  $g(p) = 1 + p + p^2 + \dots + \frac{p^{k-1}}{1 - p}$  es estricta-monótona creciente en  $[0,1)$ ) sii

$$(1 + p_{-} + p_{-}^2 + \dots + \frac{p_{-}^{k-1}}{1 - p_{-}})^{-1} \leq (1 + p_m + p_m^2 + \dots + \frac{p_m^{k-1}}{1 - p_m})^{-1} \text{ esto es } \omega_1(p_{\pm}) \leq \omega_1(p_m) \cdot \blacklozenge$$

**Nota:** Observar que la Proposición anterior brinda una equivalencia entre estas desigualdades siempre que el vector de probabilidades de supervivencia por edad verifique  $\text{Min}_i p_i \geq \|p_m\|_{\infty}$ . La falta de equivalencia entre estas desigualdades es lo que permite considerar a  $\phi(p)$ ,  $\omega_1(p)$  y a  $\|p\|_{\infty}$  como indicadores de “no sostenibilidad biológica”, más o menos independientes (están ligados por  $p$ ).  $\phi(p)$  puede considerarse un indicador de la productividad poblacional (a partir del reclutamiento),  $\omega_1(p)$  es un indicador de la estructura poblacional adecuada para mantener la población con biomasa no nula y  $\|p\|_{\infty}$  es un indicador de probabilidad de supervivencia máxima.

Notar también que cuanto menor sea  $\|p_m\|_{\infty}$ , mayor será  $\omega_1(p_m)$  y más pronunciado serán las diferencias entre las componentes del vector estructura estable de edades, con mayor aporte de ejemplares de temprana edad a la población.

Se puede obtener el siguiente resultado:

### Proposición 2.6

Si  $\omega_1^*(p) = \frac{\text{Min}_{i>l} \beta_i}{1 + \sum_{i \leq l} (\text{Min}_{j>l} \beta_j - \beta_i) \frac{\omega_i(p)}{\omega_1(p)}}$ , entonces  $\omega_1(p) < \omega_1^*(p) \Rightarrow \phi(p) \geq 1$

Prueba/

$$\begin{aligned} \phi(p) &= \sum_{i=1, k+} \beta_i \frac{\omega_i(p)}{\omega_1(p)} \geq \text{Min}_{j>l} \beta_j \sum_{i>l} \frac{\omega_i(p)}{\omega_1(p)} + \sum_{i \leq l} \beta_i \frac{\omega_i(p)}{\omega_1(p)} = \\ &= \text{Min}_{i>l} \beta_i \frac{1}{\omega_1(p)} + \sum_{i \leq l} (\beta_i - \text{Min}_{j>l} \beta_j) \frac{\omega_i(p)}{\omega_1(p)} \end{aligned}$$

$$\text{Min}_{i>l} \beta_i \frac{1}{\omega_1(p)} + \sum_{i \leq l} (\beta_i - \text{Min}_{j>l} \beta_j) \frac{\omega_i(p)}{\omega_1(p)} \geq 1, \text{ resulta equivalente a}$$

$$\frac{\text{Min}_{i>l} \beta_i}{1 + \sum_{i \leq l} (\text{Min}_{j>l} \beta_j - \beta_i) \frac{\omega_i(p)}{\omega_1(p)}} \geq \omega_1(p) . \blacklozenge$$

**Observación:** si  $\omega_1(p) > \omega_1^*(p)$  no implica que  $\phi(p) < 1$  (ver Capítulo 5), ¿qué relación hay entre  $\omega_1^*(p)$  y  $\omega_1(p_m)$ ?

**Corolario**

$$\omega_1^*(p) \leq \omega_1(p_m)$$

Prueba/

Se ha demostrado que  $\omega_1(p) < \omega_1^*(p) \Rightarrow \phi(p) \geq 1$ , y que  $\phi(p) \geq 1 \Rightarrow \omega_1(p) \leq \omega_1(p_m)$ , luego  $\omega_1^*(p) \leq \omega_1(p_m)$ .  $\blacklozenge$

**Observación**

La Proposición anterior muestra un resultado más fino que el de Aubone (2004 b), donde se obtenía un valor denominado  $\omega_1^*(p)$ , para el cual  $\omega_1(p) > \omega_1^*(p) \Rightarrow \phi(p) < 1$ . El valor de  $\omega_1(p_m) = 1 - \|p_m\|_\infty$  es un umbral absoluto (notar que  $\omega_1(p_m)$  no depende de  $p$ , a diferencia de  $\omega_1^*(p)$ ) para el aporte de la edad uno a una población en equilibrio biológicamente sostenible. En este trabajo se ha definido un  $\omega_1^*(p)$  (que se nota igual al de Aubone (2004 b)) y cuya fórmula es:

$$\omega_1^*(p) = \frac{\text{Min}_{i>l} \beta_i}{1 + \sum_{i \leq l} (\text{Min}_{j>l} \beta_j - \beta_i) \frac{\omega_i(p)}{\omega_1(p)}} , \text{ para el cual } \omega_1(p) < \omega_1^*(p) \Rightarrow \phi(p) \geq 1 .$$

**Proposición 2.7**

Si  $p \geq p_m$  entonces  $\phi(p) \geq 1$ .

Prueba/

Si  $p_{\min} = \text{Min}_i p_i$ ,  $p_{\min} \geq \|p_m\|_\infty$ , luego  $\phi(p) \geq \phi(\text{Min}_i p_i) \geq 1$ .  $\blacklozenge$

Los resultados obtenidos se pueden sintetizar:

1.  $p_m$  es el vector de mínima norma infinito que cumple  $\phi(p) \geq 1$ .  
Este vector  $p_m$  tiene todas sus componentes constantes con el valor  $\|p_m\|_\infty$ .
2.  $\omega_1(p) > \omega_1(p_m) \Rightarrow \phi(p) < 1$

3.  $\omega_1(p_m) = 1 - \|p_m\|_\infty$
4.  $\omega_1(p_m)$  es el máximo  $\omega_1(p)$  en situación de esperada sostenibilidad biológica.
5.  $\omega_1(p) \leq \omega_1^*(p) \Rightarrow \phi(p) \geq 1$ ,

$$\omega_1^*(p) = \frac{\text{Min}_{i>l} \beta_i}{1 + \sum_{i \leq l} (\text{Min}_{j>l} \beta_j - \beta_i) \frac{\omega_i(p)}{\omega_1(p)}}$$

6.  $\omega_1^*(p) \leq \omega_1(p_m)$
7.  $\omega_1(p) > \omega_1^*(p)$  no implica que  $\phi(p) < 1$
8.  $\text{Min}_i p_i \geq \|p_m\|_\infty \Rightarrow \phi(p) \geq 1$

**Nota:** Observar que en general  $\phi(p) \geq 1$  implica que  $\omega_1(p) \leq \omega_1(p_m)$  (Teorema 2.4) pero no puede asegurarse que  $\omega_1(p) \leq \omega_1(p_m) \Rightarrow \phi(p) \geq 1$  (ver Capítulo 5). Tampoco es cierto que si  $\|p\|_\infty \geq \|p_m\|_\infty$  necesariamente es válido  $\phi(p) \geq 1$ .

Los resultados que se tienen:

$$\omega_1(p) \leq \omega_1^*(p) \Rightarrow \phi(p) \geq 1 \Rightarrow \omega_1(p) \leq \omega_1(p_m) \Rightarrow \|p\|_\infty \geq \|p_m\|_\infty$$

$$\text{Min}_i p_i \geq \|p_m\|_\infty \Rightarrow \phi(p) \geq 1$$

### 2.5.2 Criterio de rechazo-aceptación de $p$ como biológicamente sostenible

Sea  $N_{1,\infty} = \sum_{i=1,k+} m_i N_{i,\infty}$  y  $\beta_i = \text{Sup } m_i$ , donde este supremo se toma sobre todas las situaciones de equilibrio biológicamente sostenibles.

Una vez resuelto el problema que se denominará Problema de Equilibrio Extremo:

**Problema de Equilibrio Extremo (PEE):** Buscar  $p_m$  ( $0 \leq p_{m,i} < 1$ ;  $i=1,k+$ ) tal que minimice  $\|p\|_\infty$ , con la restricción:

1)  $\sum_{i=1,k+} \beta_i \frac{\omega_i}{\omega_1} = 1$  (esto es,  $\phi(p) = 1$ ) siendo  $\beta_1 < 1$ ;  $\beta_2 > 0$

se obtiene  $p_m$ , vector constante, con componentes  $\|p_m\|_\infty$ . A partir de esto se calcula  $\omega_1(p_m) = 1 - \|p_m\|_\infty$ .

A un vector  $p$  de probabilidades de supervivencia por edad, se lo rechaza como biológicamente sostenible, si se cumple alguna de las siguientes desigualdades:

1.  $\|p\|_\infty < \|p_m\|_\infty$  (la probabilidad máxima de supervivencia por edad es menor a la mínima admitida)

2.  $\phi(p) < 1$  (el reclutamiento esperado en la mejor situación biológica no alcanza para mantener dicho número de reclutas con el paso del tiempo)
3.  $\omega_1(p) > \omega_1(p_m)$  (el aporte de individuos de edad 1 en la estructura estable de edades es mayor que el máximo admitido para este aporte en un estado biológico sostenible de equilibrio)
4.  $\omega_1(p) > \omega_1^*(p)$  (alerta por balance posiblemente inadecuado de la estructura estable de edades poblacional)

Se acepta a  $p$  como vector de probabilidades de supervivencia potencialmente biológicamente sostenible si se cumple la siguiente condición:

5.  $\omega_1(p) \leq \omega_1^*(p)$  (se asegura que los reclutas en la mejor situación biológica pueden reponer en su historia de vida el mismo número de reclutas; se asegura un correcto balance de la estructura estable de edades poblacional)

Una vez obtenidos estos indicadores de sostenibilidad, surgen varias aplicaciones a metodologías tradicionales de la Biología Pesquera. Ya se ha tocado el tema del análisis de biomasa desovante por recluta. En el punto siguiente se retoma el tema con el agregado de los resultados obtenidos.

## **2.6 Los resultados obtenidos y el clásico análisis de biomasa desovante por recluta. Determinación de una biomasa desovante mínima, en equilibrio biológicamente sostenible.**

Es común que en evaluación de recursos pesqueros se asuma un estado virgen (considerado un equilibrio estable) antes de comenzar la explotación pesquera. La explotación produce una perturbación en la población, que a medida que aumenta afecta a la biomasa y a la biomasa desovante, produciendo una disminución de las mismas, y además la estructura de edades se ve afectada con menor representación de individuos más grandes. Para muchas especies de peces, el cambio en la estructura poblacional tiene consecuencias importantes en la productividad. En esta situación, la población puede compensar la perturbación para buscar alcanzar un entorno de un nuevo estado de equilibrio estable. La factibilidad real de una población para compensar los individuos que mueren es la base de cualquier planteo de explotación posible. Por ello el factor de compensación en cualquier situación de equilibrio, debe ser mayor o igual que la unidad. Pero la explotación no debe dañar la capacidad de recuperación poblacional. Cuando la perturbación es excesiva y se mantiene en el tiempo la población puede no persistir.

Hay una larga historia de recursos pesqueros sobre-explotados en el mundo. Esto ha generado mucha experiencia, que se usa para mejorar la evaluación y manejo.

La idea de buscar indicadores de compensación o puntos biológicos de referencia que permitan deducir una estrategia de mortalidad sostenible viene de hace tiempo.

Goodyear (1977) fue el primero en desarrollar un índice de compensación basado en la biomasa desovante por recluta y el estado virgen. Shepherd (1982) tiene el crédito de imponer el interés en el desarrollo de puntos biológicos de referencia relacionados con la biomasa desovante por recluta.

Shepherd propuso el 90 percentil de la distribución de valores de las proporciones de supervivencia observadas como un umbral poblacional para dichas proporciones. La mortalidad por pesca asociada fue sugerida como un límite a la explotación. Sissenwine y Shepherd (1987) notaron que el 90 percentil puede sub-estimar el verdadero umbral. Ellos propusieron una tasa instantánea de mortalidad por pesca llamada  $F_{med}$ , correspondiente a la mediana de las proporciones de supervivencia observadas (análisis de biomasa desovante por recluta).

Gabriel et al. (1989) y Gabriel (1985) estudiaron la biomasa desovante por recluta relativa a la biomasa desovante por recluta virgen,  $SPR$  ( $SPR = \frac{SBR_{\infty}^1}{SBR_{\infty}}$ ), llamado *Spawning Potencial Ratio*,

para varios recursos pesqueros del Océano Atlántico norte y observaron que un valor menor de 0,20 en peces produjeron un fuerte decrecimiento del nivel de reclutamiento. Ellos advirtieron sobre los niveles mínimos de conservación, para  $SPR$ : 0,20 para el bacalao, 0,28-0,30 para el *haddock*, y 0,25-0,30 para *yellowtail*.

Notar que buscar un menor valor de  $SPR$  es equivalente a buscar un menor valor para  $SBR_{\infty}$  y es equivalente a buscar un mayor valor para  $a(p)$ , en las situaciones posibles de sostenibilidad biológica.

Notar también, que siendo necesario que se cumpla:

$$\text{Min}_{i:\alpha_i \neq 0} \delta_i \leq a(p) \leq \text{Max}_{i:\alpha_i \neq 0} \delta_i, \text{ debe ser}$$

$$\frac{1}{\text{Max}_{i:\alpha_i \neq 0} \delta_i} \leq SBR_{\infty}^1$$

$$\text{Por lo tanto } \frac{1}{\text{Max}_{i:\alpha_i \neq 0} \delta_i} \leq SBR_{\min}^{\infty} \text{ y } \frac{1}{\text{Max}_{i:\alpha_i \neq 0} \delta_i} \frac{1}{SBR_{\infty}} \leq SPR_{\min}$$

Sin embargo, dado que  $a(p) \leq \text{Max}_{i:\alpha_i \neq 0} \delta_i$  y en realidad  $a(p)$  debe validar la Ecuación

Fundamental:  $\sum_{i=1, k+} (\delta_i - a(p)) \alpha_i \omega_i = 0$ , la cota inferior  $\frac{1}{\text{Max}_{i:\alpha_i \neq 0} \delta_i} \frac{1}{SBR_{\infty}}$  no necesariamente es el

ínfimo para los valores de  $SPR(p)$ , y podría producir una subestimación de  $SPR_{\min}$  si se usara como este valor. Por ello debemos seguir investigando...

Mace y Sissenwine (1993) estudiaron 91 recursos pesqueros sobre 27 especies y obtuvieron una media de  $SPR$  de 0,19, con variaciones acordes a la afinidad taxonómica y similares características de historia de vida. Cuanto más resiliente a la pesca es una especie, menor es el límite (este es el caso del bacalao y de algunos peces planos) con un valor cercano a 0,20 y, para algunos pequeños gádidos y especies pelágicas el límite es mayor (0,40-0,60) (Mace y Sissenwine, 1993).

Goodyear (1993) concluyo, teniendo en cuenta los trabajos de Gabriel (1985) y Mace y Sissenwine (1993), que 0,20 como umbral para  $SPR$  es un valor considerado crítico, donde la relación entre reclutas y biomasa desovante no puede ser evaluada con los datos existentes. Goodyear explica que lo adecuado del límite para cada especie es un problema de investigación. Thompson (1993) usando consideraciones teóricas, y usando una función de reclutamiento de Beverton y Holt

generalizada, concluye que 0,30 es un valor precautorio como límite inferior para  $SPR$ . Goodyear (1993) mostró que un límite basado en una población en particular puede ser peligroso y propuso el 20 percentil de la distribución de los límites estimados para especies con similar historia de vida. Pero similar historia de vida con diferente explotación sobre la estructura de edades, puede producir un límite diferente, simplemente porque el impacto de la explotación sobre la biomasa desovante es diferente. Este hecho debiera considerarse.

En un estado de equilibrio, la biomasa desovante  $SB_{\infty}^1$  puede ser comparada con el valor virgen,

generando la proporción  $r(p) = \frac{SB_{\infty}^1(p)}{SB_{\infty}}$ . Se puede buscar un valor mínimo para esta proporción y

usarlo como punto biológico de referencia límite.

En la formulación tradicional los límites para  $SPR$  y  $r$  no contemplan ni la estrategia de explotación ni la productividad biológica. Los límites se encuentran usando la mediana de las proporciones de supervivencia históricas, para la nube de puntos correspondiente a los menores valores de biomasa desovante estimados por el modelo de diagnóstico. Los límites inferiores de  $SPR$  y  $r$  usados tradicionalmente se basan así, en la experiencia, muchas veces no de la especie en estudio cuando no se disponen de datos suficientes. Sin embargo, además cada límite que pueda calcularse depende de la historia de la explotación, ya que los puntos de biomasa desovante y reclutamiento estimados para cada tiempo pasado dependen de la misma. Esto es, han requerido estudios sobre poblaciones, que han colapsado o han llegado a tener reducida biomasa desovante.

Mace (1994) sugiere dos posibilidades para obtener un umbral de  $r(p)$ : uno es el uso de  $SB$  correspondiente al 50% del máximo reclutamiento basado en una particular función de reclutamiento, o igualar el mínimo de  $r(p)$  al mínimo de  $SPR(p)$ . Esto último tiene sentido especialmente cuando los reclutamientos virgen y en el nuevo equilibrio, no difieren significativamente.

Beverton *et al.* (1994) consideraron sobrepesca cuando la biomasa disminuye a valores menores de 50% de la biomasa virgen.

Field (2002) revisó varios trabajos sobre puntos biológicos de referencia basados en diferentes metodologías, pero especialmente analizó cuando el objetivo fue de mantener la biomasa desovante mayor o igual a de un  $100r\%$  del valor virgen. El concluyó, que un enfoque precautorio debería en general, contemplar mantener un nivel medio de biomasa desovante mayor del 40% del valor de biomasa desovante de equilibrio. Clark (2002) sugiere la adopción de estrategias de explotación basadas en  $r = 0,50$  o  $r = 0,60$  para poblaciones con poca productividad (con poca compensación), y disminuir el  $r$  para poblaciones con productividad media o mayor. Recientemente, las aplicaciones van siendo más conservativas ( $r = 0,45$ ;  $r = 0,50$ ;  $r = 0,75$ ) y se incrementa su aplicación en muchas pesquerías, para determinar capturas biológicamente aceptables.

Ralston (1998) sugirió un límite de  $r = 0,40$  para especies de larga vida y crecimiento lento.

Dorn (2002) concluyó para peces de roca en el Océano Pacífico norte (Norte America), que un  $r = 0,40 - 0,60$  es necesario dependiendo del modelo de reclutamiento y de la variabilidad del reclutamiento considerada. Más aún, la perca del Océano Pacífico este y el "Canary rockfish" podrían producir su máximo rendimiento con capturas adecuadas a un  $r = 0,70$  como límite mínimo. El análisis de Dorn fue usado para adoptar un valor de  $r$  neutral al riesgo de  $r = 0,50$  para

especies de roca en la costa oeste de Norte América. La captura de algunos peces planos mantienen un  $r = 0,40$  como umbral. Otro ejemplo de aplicación conservativa de un límite inferior para  $r$  es para la pesquería del krill antártico, donde un mínimo de  $r = 0,75$  fue implementado como punto biológico de referencia límite (Parkes, 1999).

### 2.6.1 Límite $SPR_{\min}$ basado en la sostenibilidad biológica

El objetivo de este punto es analizar la máxima perturbación admitida (disminución) de biomasa desovante manteniendo la sostenibilidad biológica, a partir de un estado de equilibrio conocido. Esto extiende el tradicional análisis de biomasa desovante por recluta que se realiza a partir del estado de equilibrio virgen, considerando un estado de equilibrio cualquiera, no nulo. Aunque al comienzo de este trabajo se fijó como hipótesis que los estados de equilibrios no eran en general conocidos, estudiaremos esta metodología tradicional que está muy relacionada con los umbrales de sostenibilidad biológica desde una perspectiva tradicional. Supondremos aquí que el estado de equilibrio inicial se mantiene vigente en el tiempo futuro.

Sea  $SB_{\infty}^1 = \sum_{i=1, k+} \alpha_i \omega_i N_{\infty}$  la biomasa desovante en un nuevo estado de equilibrio asintótico, (esencialmente resultante de mantener constantes las probabilidades de supervivencia por edad,  $p = (p_1, p_2, \dots, p_{k+})$ ).

Resulta:

$$SPR(p) = \frac{SB_{\infty}^1}{N_{1,\infty}} = \frac{a(p_M)}{a(p)}$$

Donde  $p_M$  es el vector de probabilidades de supervivencia que determina el estado de equilibrio conocido (involucra poder calcular  $a(p_M)$ ).

Para poder estimar  $SPR(p)$  es necesario estimar  $(\alpha_i, i=1, k+)$  en el nuevo estado de equilibrio. Pero esta estimación no suele ser posible en general, a menos que la población esté muy próxima a ese nuevo estado de equilibrio. Para evitar este problema, consideremos el hecho de que la explotación a partir de un estado de equilibrio inicial produce un posible decrecimiento de los  $\alpha_j$  para cada edad, debido principalmente a que los individuos más grandes de cada edad tienen mayor probabilidad de ser pescados, y además en muchas especies de peces, éstos resultan ser los mayores contribuyentes a la producción de huevos y al reclutamiento. Sean entonces  $\alpha_i^V$ , los valores de los  $\alpha_i$  en el estado de equilibrio conocido,  $i = 1, k+$ . Entonces,

$$SPR_{\min} = \text{Inf}_p \text{ } SPR(p) = \frac{a(p_M)}{\text{Sup}_p a(p)} \leq \frac{a(p_M)}{\text{Sup}_p \frac{\omega_1}{\sum_{i=1, k+} \alpha_i^V \omega_i}} = SPR_{\min}^*$$

Aquí, el ínfimo  $SPR_{\min}$  y  $SPR_{\min}^*$  se buscan condicionados a que los indicadores de sostenibilidad biológica den valores adecuados.

El valor de  $SPR_{\min}$  es un valor extremo mínimo global de  $SPR(p)$  bajo condiciones de sostenibilidad biológica.

$SPR_{\min}^*$  es un valor extremo práctico para  $SPR(p)$ , resultante en una estrategia de mortalidad más conservativa de si fuera posible estimar  $SPR_{\min}$ . Este es el “costo” de desconocer el nuevo estado de equilibrio.

La condición práctica de sostenibilidad biológica será: cualquier vector de probabilidades de supervivencia por edad  $p$ , con viso de sostenibilidad biológica debe cumplir con  $SPR(p) \geq SPR_{\min}^*$ .

### 2.6.2 $SB_{\infty}^{\min}$ o $r_{\min}$ basado en la sostenibilidad biológica

Para definir un límite inferior de  $SB_{\infty}$ , sea  $SB_{\infty} = \sum_{i=1, k+} \alpha_i^V \omega_i^V N_{\infty}^V$ , la biomasa desovante en el estado de equilibrio conocido.

Teniendo en cuenta que  $SBR_{\infty} = \frac{SB_{\infty}}{N_{1, \infty}}$  en el estado de equilibrio conocido, y

$$SBR_{\infty}^1(p) = SPR(p) SBR_{\infty}$$

Resulta,  $\text{Inf}_p SBR_{\infty}^1(p) = \text{Inf}_p SPR(p) SBR_{\infty}$

Notar que cuando se conoce que la función de reclutamiento media es la función de Beverton y Holt o la función de Ricker, y sabiendo que para ambas funciones  $SPR$  es función monótona creciente de la biomasa desovante  $SB$  (para la función de Beverton y Holt en toda biomasa desovante no nula, y para la función de Ricker, en un entorno del cero), se tiene:

a) si se considera una función de reclutamiento de Beverton y Holt

$$r_{\min} = \text{Inf}_p SB(p) = \alpha SPR_{\min} SBR_{\infty} - \beta$$

y

b) si se considera una función de reclutamiento de Ricker,

$$r_{\min} = \text{Inf}_p SB(p) = \frac{1}{\beta} \ln(\alpha SPR_{\min} SBR_{\infty})$$

Por lo tanto conocida la función de reclutamiento media (de Beverton y Holt o de Ricker) y el estado virgen, estimar  $SPR_{\min}$  es equivalente a estimar  $SB_{\min}$ .

Al usar  $SPR_{\min}^*$ , en reemplazo de  $SPR_{\min}$ , y ser  $SPR_{\min}^* \geq SPR_{\min}$ , se obtiene un  $r_{\min}^* : r_{\min}^* > r_{\min}$ , y esto conduce a una estrategia de explotación por edad más conservativa en ambos casos. Si las

funciones de reclutamiento nombradas fueran usadas para estimar los  $\beta_i$ ,  $i=1, k+$ , este último comentario sigue siendo válido: un  $r_{\min}^* > r_{\min}$ , permitirá obtener un  $SPR_{\min}^* : SPR_{\min}^* > SPR_{\min}$ .

### 2.6.3 La Ecuación de Balance: $N_{\infty}(p) + C_{\infty}(p) = N_{\infty}(p_M)$

Si  $p$  es un vector de probabilidades de supervivencia por edad, tal que  $\|p\|_{\infty} \equiv \|p_M\|_{\infty}$  (se perturba poco el estado de equilibrio alcanzado bajo  $p_M$ ), entonces puede suponerse válida la ecuación de balance:

$$N_{\infty}(p) + C_{\infty}(p) = N_{\infty}(p_M),$$

donde  $N_{\infty}(p)$  es el número total de individuos en la población en equilibrio que determina el vector  $p$  y  $C_{\infty}(p)$  es la captura o rendimiento en el mismo estado.  $p_M$  es el vector de probabilidades de supervivencia en el equilibrio sin pesca. En una situación de equilibrio, el reclutamiento en cada tiempo, debe reponer el número de individuos que mueren, en dicho tiempo. La ecuación de balance expresa que las muertes incrementadas por la pesca producen una disminución del número total de individuos en la población estable, justamente en esa cantidad de individuos pescados, y que la eliminación de la captura reestablece el número de individuos a la situación de no pesca. Debe tenerse en cuenta que una perturbación extrema puede provocar que la población no pueda responder de esta forma compensatoria. A partir de la ecuación de balance,

$$N_{1,\infty}(p) \left( \frac{1}{\omega_1(p)} + \frac{C_{\infty}(p)}{N_{1,\infty}(p)} \right) = N_{\infty}(p_M)$$

$$\text{Sea } \gamma(p) = \frac{1}{\omega_1(p)} + Y/R(p) \quad (Y/R(p) = \frac{C_{\infty}(p)}{N_{1,\infty}(p)})$$

Así, podría usarse la ecuación de balance para estimar  $SB_{\min}$ , ya que

$$\text{Inf}_{p:\phi(p)=1} SB(p) = N_{1,\infty}(p_m) \text{ Inf}_{p:\phi(p)=1} SBR(p),$$

$$\text{y entonces } SB_{\min}^* = \frac{N_{\infty}(p_M)}{\gamma(p_m)} SPR_{\min}^* SBR(p_M)$$

donde  $p_m$  es el vector solución del PEE. La última fórmula es una alternativa para la estimación del límite inferior de biomasa desovante en equilibrio estable cuando no se posee información de la función de reclutamiento medio, y se pudo estimar  $SPR_{\min}^*$ .

### Comentario importante

La estimación de los  $\beta_i$ ,  $i=1, k+$ , es crucial para la solución completa del PEE y la posible estimación de  $SPR_{\min}^*$  y  $SB_{\min}^*$ . Tener en cuenta que cuando se conocen únicamente las funciones de reclutamiento medio se puede estimar  $SPR_{\min}^*$  condicionado al conocimiento de  $r_{\min}^*$ . Esto requiere de un supuesto justamente sobre el valor de un umbral de sostenibilidad ( $r_{\min}$ ) para la biomasa desovante. Como se dijo, es conveniente que  $r_{\min}^* > r_{\min}$ , por seguridad biológica.



## Capítulo 3

### Sobre las funciones de reclutamiento y el *steepness* $h$

---

Las funciones de reclutamiento de Beverton y Holt y la de Ricker suelen ser bastante usadas para describir el reclutamiento en función de la biomasa desovante en peces. En algunos modelos estructurados por edades como el ASPM (*Age Structured Production Model*) (Aubone, 2010) pueden considerarse dentro del modelo para una estimación de los parámetros que la definen, incorporando los mismos al proceso de estimación de parámetros del modelo de dinámica poblacional. En estos casos, suelen ser impuestas la familia de funciones (por ejemplo Beverton y Holt o Ricker) sin mucho conocimiento previo. En otras situaciones, luego del diagnóstico de estado se busca modelar los resultados de reclutamiento versus biomasa desovante que les dio origen, mediante estas funciones. El objetivo final es contar con una función que permita proyectar el reclutamiento en el tiempo. En este Capítulo se analizará el problema de los datos necesarios y condiciones para lograr una estimación de los parámetros que la definen.

Cuando la función de reclutamiento es la de Beverton y Holt o la función de Ricker, puede ponerse de manera general  $N_{1,t+1} = \sum_{i=1,k+} m_{i,t} N_{i,t}$ ; donde los coeficientes  $m_{i,t}$  quedan dependiendo no sólo de la estructura de edades sino de la abundancia de desovantes. Veamos esto:

La biomasa desovante es  $SB_t = \sum_{i=1,k+} \alpha_{i,t} N_{i,t}$ .

1.  $N_{1,t+1} = \sum_{i=1,k+} \frac{\alpha \alpha_{i,t}}{\beta + SB_t} N_{i,t}$ , con  $m_{i,t} = \frac{\alpha \alpha_{i,t}}{\beta + SB_t}$  para la función de reclutamiento de Beverton y

Holt. En este caso,  $\delta_{i,t} = \frac{\alpha}{\beta + SB_t}$  y no depende de la edad.

2.  $N_{1,t+1} = \sum_{i=1,k+} \alpha e^{-\beta SB_t} \alpha_{i,t} N_{i,t}$ , con  $m_{i,t} = \alpha e^{-\beta SB_t} \alpha_{i,t}$ , para la función de Ricker. En este caso

$\delta_{i,t} = \alpha e^{-\beta SB_t}$ , y no depende de la edad.

**Observación:** observar que los  $\delta_{i,t}$  ( $i=1,k+$ ) para estas dos funciones de reclutamiento, además de no depender de la edad, son funciones estrictamente monótonas decrecientes en la variable biomasa desovante. Recordamos (Capítulo 2) que:  $\alpha_{i,t}$  es el producto de la proporción de hembras maduras por el peso medio de dichas hembras, para la edad  $i$ ; y  $\delta_{i,t}$  es el resultado de multiplicar la fecundidad relativa por el número de puestas por la probabilidad de supervivencia de un ovocito a la edad 1, todo para las hembras de edad  $i$ , ambos en el tiempo  $t$ .

### 3.1 El factor compensatorio máximo $\phi(p)$ cuando se conoce la función de reclutamiento

Notar que el factor compensatorio máximo  $\phi(p) = \sum_{i=1, k+} \beta_i \frac{\omega_i(p)}{\omega_1(p)}$  requiere de la estimación de cada

$\beta_i$ ,  $i = 1, k +$  para ser calculado. Esto representa una dificultad, especialmente para la estimación en ambientes de gran incertidumbre. El conocimiento de los parámetros de la biología reproductiva, facilita la estimación de los  $\beta_i = \text{Sup}_t m_{i,t}$ ,  $i = 1, k +$ .

Pero en muchas situaciones no existen los estudios necesarios para poder estimar los  $\beta_i$ , a partir de la biología reproductiva, particularmente son difíciles de estimar los parámetros que definen los  $\delta_i$ , y por ende también estimar cotas superiores de los mismos.

Sin embargo, muchas veces la función de reclutamiento se introduce en el modelo de dinámica de poblaciones para reducir la cantidad de parámetros a estimar, o se cuenta con suficientes puntos  $(SB, N_1)$  para ajustar a una curva media. En este caso, asumiendo que la biomasa desovante  $SB_\infty^1$  en cualquier situación de equilibrio estable, debe cumplir con  $SB_\infty^1 \geq r_{\min} SB_\infty^V$ , y considerando (es fácil probar) que los valores  $\delta_{i,t}$ , tanto para la función de reclutamiento de Beverton y Holt como la de Ricker son decrecientes, se tiene:

1. para la función de reclutamiento de Beverton y Holt

$$N_{1,t+1} = \sum_{i=1, k+} \frac{\alpha \alpha_{i,t}}{\beta + SB_t} N_{i,t}, \text{ con } m_{i,t} = \frac{\alpha \alpha_{i,t}}{\beta + SB_t}$$

Luego,  $m_{i,t} = \frac{\alpha \alpha_{i,t}}{\beta + SB_t} = \frac{\alpha}{\beta + SB_t} \alpha_{i,t} \leq \frac{\alpha}{\beta + r_{\min} SB_\infty^V} \text{Sup}_t \alpha_{i,t}$

y

$$\beta_i = \frac{\alpha}{\beta + r_{\min} SB_\infty^V} \text{Sup}_t \alpha_{i,t}, \text{ podría ser considerada una cota superior de } m_{i,t} \text{ si } r_{\min} \text{ es}$$

suficientemente pequeño. Si  $r_{\min}$  es el ínfimo de los  $r = \frac{SB_\infty}{SB_\infty^V}$  bajo sostenibilidad biológica,  $\beta_i$

puede ser considerado el  $\text{Sup } m_{i,t}$ .

2. Análogo para la función de reclutamiento de Ricker,

$$N_{1,t+1} = \sum_{i=1, k+} \alpha e^{-\beta SB_t} \alpha_{i,t} N_{i,t}, \text{ con } m_{i,t} = \alpha e^{-\beta SB_t} \alpha_{i,t},$$

Luego  $m_{i,t} = \alpha e^{-\beta SB_t} \alpha_{i,t} \leq \alpha e^{-\beta r_{\min} SB_\infty^V} \text{Sup}_t \alpha_{i,t}$ , y

$\beta_i = \alpha e^{-\beta r_{\min} SB_{\infty}^V} \text{Sup}_t \alpha_{i,t}$  podría ser considerada una cota superior de  $m_{i,t}$  si  $r_{\min}$  es suficientemente pequeño. Si  $r_{\min}$  es el ínfimo de los  $r = \frac{SB_{\infty}}{SB_{\infty}^V}$  bajo sostenibilidad biológica,  $\beta_i$  puede ser considerado el  $\text{Sup } m_{i,t}$ .

Para elegir  $r_{\min}$ , de manera adecuada, debe constar que en teoría  $\beta_i$  es el supremo (la menor de las cotas superiores) de los  $m_{i,t}$ , y una sobreestimación de los  $\beta_i$  provoca una sub-valoración de los cocientes  $\frac{\omega_i(p)}{\omega_1(p)}$  (y por lo tanto de las probabilidades de supervivencia) en el umbral de sostenibilidad biológica ( $\phi(p) = \sum_{i=1, k+} \beta_i \frac{\omega_i(p)}{\omega_1(p)} = 1$ ).

Por lo tanto, de no poder realizar una estimación insesgada de los  $\beta_i$ , preferentemente con investigaciones biológicas, tal vez es conveniente sub-estimarlos un poco (ser más conservativo), especialmente cuando se usa una función de reclutamiento determinada. Esto se lograría eligiendo un  $r_{\min} > 0$  mayor que el mínimo real, si el mismo existiera.

Observar que condicionado a este valor  $r_{\min}$  queda la función  $\phi(p)$ , y por ende todos los resultados del análisis de estabilidad.

### 3.2 ¿Es posible estimar el *steepness* $h$ ? ¿Es posible estimar una función de reclutamiento?

Una importante medida para conocer en evaluación de recursos pesqueros es  $h$ , (denominado en inglés *steepness*) que denota la proporción de reclutas a la población en el equilibrio que resultaría de reducir la biomasa desovante virgen  $SB_{\infty}$  a un  $r \times 100\%$ , respecto del reclutamiento virgen  $N_{1,\infty}$  (Mace y Doonan, 1988). Esto es,  $N_1 = h N_{1,\infty}$ , cuando  $SB = r SB_{\infty}$ . La biomasa desovante virgen es la biomasa desovante en un asumido estado de equilibrio (estado de equilibrio virgen) antes de que comenzara la explotación.

Como se verá, el conocimiento del par  $(r, h)$  y del estado de equilibrio virgen  $(SB_{\infty}, N_{1,\infty})$ , conjuntamente con el conocimiento de la familia de funciones de reclutamiento (Beverton y Holt o Ricker) permiten determinar una específica función de reclutamiento. Esta función de reclutamiento suele usarse en proyecciones del estado poblacional y puede afectar notablemente las conclusiones sobre la evolución del mismo si se estima erróneamente. La estimación de la función de reclutamiento es un problema fundamental en ecología de poblaciones de peces y de difícil solución.

El parámetro  $h$  es indicador de la productividad media de reclutas de la población respecto de variaciones en la biomasa desovante, especialmente cuando la misma es pequeña. Un valor de  $h$  cercano a 1 indica gran resiliencia del reclutamiento virgen a cambios en la biomasa desovante y un valor cercano a  $r$  (debe ser  $h > r$ ), indica poca resiliencia del reclutamiento virgen. En algunos casos el reclutamiento puede asumirse independiente de la biomasa desovante; en este caso se puede asumir  $h = 1$ .

Sin embargo, para estimar este parámetro (como para estimar la función de reclutamiento) se debe contar con información suficiente del estado de equilibrio virgen o en su defecto, con registros de biomasa desovantes en un amplio rango y reclutamientos afectados por pequeñas biomasa desovantes. Pero aún en casos donde se cuente con suficientes datos, puede ocurrir que exista una variación del reclutamiento que no permita definir claramente la función de reclutamiento. La dificultad o imposibilidad de estimar  $h$  es la misma que la de estimación de la función de reclutamiento.

La existencia de una determinada función de reclutamiento depende de la historia de explotación. Es por ello que un valor de  $h$  basado en datos, sólo puede obtenerse (si esto fuera posible) después de un tiempo largo de explotación y distintas maneras de explotar el recurso pueden terminar produciendo distintas funciones de reclutamiento (distintos valores de  $h$ ).

Por otro lado, la explotación severa puede llevar a un cambio en la relación media entre reclutas y biomasa desovante, por lo que una misma relación puede no ser válida para todo tiempo futuro.

La “paradoja de la predicción del reclutamiento”: *cuando es posible estimar la función de reclutamiento con confiabilidad, es posible que la misma ya no sea válida en tiempos futuros.*

Podemos distinguir dos maneras más usuales con las que se busca estimar  $h$ : una es considerando los valores estimados por el modelo de dinámica poblacional de biomasa desovante y reclutamiento, en cuyo caso habrá que estimar los parámetros de la función de reclutamiento que se proponga (luego se estima  $h$ ), y otra es incorporando en el modelo de dinámica poblacional una familia de funciones de reclutamiento y considerar a  $h$  como parámetro del modelo. En este último caso, la familia de funciones introducida oficia como restricción en el modelo de dinámica poblacional. En general cuando se hace esto, se cuenta con pocos datos y el supuesto sobre la familia de funciones de reclutamiento puede afectar a la descripción de la dinámica poblacional.

Es posible, en este último caso, que además, el estado virgen también se introduzca para estimar. El estado de equilibrio virgen identificado por  $(SB_{\infty}, N_{1,\infty})$  agrega un punto que pertenece a la gráfica de la función de reclutamiento. Otro punto que pertenece a la gráfica de dicha función es el estado de equilibrio  $(SB, N_1)$  (cuyo conocimiento depende del conocimiento de  $(SB_{\infty}, N_{1,\infty})$  y del par  $(r, h)$ ). Por dos puntos conocidos (que además deben verificar una condición básica) pasa una única función de reclutamiento (de Beverton y Holt o de Ricker) (ver Apéndice). Si el estado de equilibrio virgen fuera conocido, basta fijar un valor de  $r$  y luego estimar  $h$ , para obtener una estimación de los parámetros de la función de reclutamiento.

Si fuera necesario estimar el estado de equilibrio virgen conjuntamente con  $h$  dentro del modelo de dinámica poblacional, se agrega incertidumbre y la posibilidad de estimación dependerá de la validez del supuesto de equilibrio virgen (que se impone en general para el primer tiempo), de la consistencia del modelo con los datos y de los datos disponibles y además de la validez de la familia de funciones de reclutamiento utilizada. Dada la dependencia de la relación reclutas-biomasa desovante (función de reclutamiento) de la historia de explotación del recurso y su efecto sobre la estructura poblacional y los parámetros de vida, la estimación conjunta del estado de equilibrio virgen y de  $h$ , a la que se suma el supuesto de una familia determinada de funciones de reclutamiento, puede resultar en estimaciones erróneas del estado virgen que en realidad es independiente de la historia de explotación. Este problema debiera tenerse en cuenta si se usan puntos biológicos de referencia derivados del estado virgen.

Otra instancia, que es bastante común en la práctica, es fijar el valor del par  $(r, h)$  y estimar el estado de equilibrio virgen dentro del modelo. En este último caso debiera realizarse un análisis de sensibilidad de los resultados del modelo ante variaciones en  $h$ . En este caso también existe el problema de estimación conjunta antes mencionado. También se suma el supuesto sobre la familia de funciones de reclutamiento.

Para todos los casos donde se supone una familia de funciones de reclutamiento es importante realizar un análisis de sensibilidad a cambios en dicha familia, para evitar errores estructurales. Sin embargo, hay situaciones donde esto no es posible por lo escaso de datos.

Zhu *et al.* (2012) estudiaron el efecto de errores en la definición del valor predefinido de  $h$ , sobre las estimaciones de un modelo de dinámica poblacional estructurado por edades para el atún *Thunnus obesus*, con la familia de funciones de Beverton y Holt. Concluyen que las estimaciones de rendimiento máximo sostenible son sensitivas al valor de  $h$ , como también la evaluación del estado del recurso. Así el valor de  $h$  no debería ser arbitrario.

Asumir una determinada familia de funciones de reclutamiento implica asumir una restricción importante en la evolución biológica de la población bajo explotación, como se ha mostrado al inicio de este Capítulo. Enberg *et al.* (2010) estudiaron evolutivamente los cambios en el parámetro  $h$  para el bacalao del Atlántico y concluyen que cuando se usa una función de reclutamiento para proyectar los reclutas y se ignora por lo tanto los cambios en  $h$  (cambios en la función de reclutamiento), pueden sobreestimarse los reclutamientos y por lo tanto las capturas recomendadas pueden sobrepasar los límites de seguridad biológica.

El estado de equilibrio virgen queda descrito por  $(SB_{\infty}, N_{1,\infty})$  y el nuevo estado de equilibrio por  $(SB, N_1)$ . Entonces  $SB = r SB_{\infty}$  y  $N_1 = h N_{1,\infty}$ .

Un supuesto fundamental para definir  $h$  es que la población en estudio puede estabilizarse en un estado de equilibrio no nulo de biomasa desovante, habiéndose reducido la misma desde un estado de equilibrio anterior (el equilibrio virgen) en un  $(1-r) \times 100\%$ . Otro supuesto fundamental es que la relación entre reclutas y biomasa desovante no ha variado en el tiempo, por lo menos en el periodo de evaluación.

### Lema 3.1

Si se asume conocido el estado de equilibrio virgen  $(SB_{\infty}, N_{1,\infty})$ , y una función de reclutamiento como la de Beverton y Holt o la de Ricker, entonces dado el par  $(r, h)$ , con  $h > r$ , pueden determinarse los parámetros de dicha función  $(\alpha, \beta)$ :  $N_1 = \frac{\alpha SB}{\beta + SB}$  en el caso de la función de Beverton y Holt y  $N_1 = \alpha SB e^{-\beta SB}$ , en el caso de la función de Ricker. Para ambos casos  $\alpha, \beta > 0$ . Las fórmulas que quedan son:

$$\alpha = \left(r \frac{1-h}{h-r} + 1\right) N_{1,\infty} \text{ y } \beta = r \frac{1-h}{h-r} SB_{\infty} \text{ para la función de Beverton y Holt, (1.1)}$$

y

$$\alpha = \frac{N_{1,\infty}}{SB_\infty} \left(\frac{h}{r}\right)^{\frac{1}{1-r}} \quad \text{y} \quad \beta = \frac{\ln\left(\frac{h}{r}\right)}{SB_\infty(1-r)} \quad \text{para la función de Ricker (1.2).}$$

Prueba/

Es fácil obtener estas fórmulas a partir de las definiciones de  $r$  y  $h$ . ♦

Notar que la función  $(r, h) \rightarrow (\alpha, \beta)$  no es biyectiva (no es inyectiva) para  $h > r$ ,  $0 < r < 1$ , pero sí es suryectiva (para ambas funciones de reclutamiento),  $\alpha, \beta > 0$ .

### Corolario

$0 < r < h \leq 1$  para la función de Beverton y Holt, y  $h : 0 < r < h$  para la función de Ricker, pudiendo ser en este último caso  $h > 1$ .

Prueba/

Sea  $r$  un valor determinado ( $0 < r < 1$ )

a) caso función de Beverton y Holt

$$h = \frac{r(SB_\infty + \beta)}{\beta + r SB_\infty}, \quad \text{despejando de } \beta = r \frac{1-h}{h-r} SB_\infty$$

$$\text{Este } h \text{ verifica, } r < h \text{ y } h = \frac{r(SB_\infty + \beta)}{\beta + r SB_\infty} = 1 - \frac{\beta(1-r)}{\beta + r SB_\infty} < 1$$

b) caso función de Ricker  $h = r \left(\frac{\alpha}{a(p_M)}\right)^{1-r}$

Este  $h$  verifica,  $r < h$ , ya que  $\frac{\alpha}{a(p_M)} > 1$ . Por otro lado, la función  $g(r) = r \delta^{1-r}$ , con  $\delta > 0$ , verifica  $g(0) = 0; g(1) = 1$  y tiene un máximo relativo en el intervalo  $(0;1)$  cuando se cumple  $r = \frac{1}{\ln(\delta)}$ , y en este caso el valor de éste máximo es  $g\left(\frac{1}{\ln(\delta)}\right) = \frac{\delta}{\ln(\delta)} \delta^{1-\frac{1}{\ln(\delta)}}$ . Este valor es mayor que 1 si y sólo si  $\frac{\ln(\delta)}{\delta} < e^{-1}$ . ♦

La idea de trabajar con  $(r, h)$  en vez de  $(\alpha, \beta)$  permite cambiar la escala de búsqueda de los parámetros  $(\alpha, \beta)$ , cuando los mismos se estiman en conjunto con los parámetros del modelo de dinámica poblacional estructurado por edades: fijado  $r$ , se busca  $h$  tal que  $h > r$ . En este caso

cualquiera de los valores  $N_\infty, N_{1,\infty}, SB_\infty, B_\infty$  puede ser también parámetro del modelo (si se desconoce el estado de equilibrio virgen).

### 3.2.1 Relación entre $h$ y la derivada en la biomasa desovante virgen de la función de reclutamiento

El Lema A1 (Apéndice) muestra la dependencia de los parámetros de las funciones de reclutamiento de Beverton y Holt y de Ricker, del estado de equilibrio virgen. Conociendo la biomasa desovante virgen  $SB_\infty$ ,  $a(p_M)$  y la derivada de la función de reclutamiento en el estado virgen  $SB_\infty: \frac{dN_1}{dSB}(SB_\infty)$ , y postulando una función de reclutamiento, pueden calcularse los parámetros que la definen.

La  $\frac{dN_1}{dSB}(SB_\infty)$  podría ser usada como parámetro del modelo de dinámica poblacional. La conveniencia de esto dependerá de los datos disponibles a partir del estado virgen.

Notar la importancia que reviste el estudio de la biología reproductiva y reclutamiento antes de comenzar la explotación del recurso pesquero. Lamentablemente estas investigaciones son muy difíciles que ocurran, por lo tanto es posible que se carezca de la información necesaria para estimar la función de reclutamiento por esta vía. Comenzada la pesca es probable que la población sea perturbada y alejada de su estado de equilibrio virgen, se pierda la oportunidad de dichas investigaciones, y se requieran datos de varios tiempos y de situaciones adversas a la dinámica del reclutamiento para poder finalmente estimar una función de reclutamiento basada en datos. Notar que este último sería el único caso para el cual la familia de funciones de reclutamiento no sería postulada a priori.

El Lema A2 (Apéndice) muestra que bajo mínimos supuestos, dos puntos de pares  $(SB, N_1)$  pertenecen a la grafica de una única función de Ricker o de una única función de Beverton y Holt. El siguiente Lema permite determinar los parámetros de dichas funciones en función de  $(r, h)$  y el estado de equilibrio virgen.

#### Observación

En realidad se necesita partir de un estado de equilibrio conocido, que puede no ser el estado de equilibrio virgen. Todos los resultados de este trabajo valen considerando un estado de equilibrio cualquiera de referencia notado  $(SB_\infty, N_{1,\infty})$  (no nulo y tampoco extremo de mínima biomasa desovante) y el nuevo estado de equilibrio  $(SB, N_1)$ , como se definió anteriormente. El uso del estado de equilibrio virgen es común en la biología pesquera, y se mantendrá la nomenclatura en este trabajo.

### 3.2.2 Relación entre $h$ y la derivada en el origen de la función de reclutamiento

Sea  $p \in R^k$ ,  $p > 0$ , el vector de probabilidades de supervivencia por edad, en un estado de equilibrio simbolizado por  $(SB, N_1)$ , de manera que  $SB = rSB_\infty$  y  $N_1 = hN_{1,\infty}$ . Aquí  $0 < r < 1$  y  $r < h$ .

Teniendo en cuenta que existe  $a(p)$  tal que  $N_1 = a(p)SB$  y que para el equilibrio virgen  $N_{1,\infty} = a(p_M)SB_\infty$ , y que así  $h = \frac{a(p)}{a(p_M)}r$ , con  $p$  el vector de probabilidades de supervivencia por edad en el equilibrio  $(SB, N_1)$  (en general desconocido), se obtiene:

### Lema 3.2

Fijado  $0 < r < 1$  y conocido  $a(p_M)$ , es equivalente conocer  $h$  a conocer la derivada en el origen de la función media de reclutamiento.

Prueba/

1) Para la función de Beverton y Holt:  $N_1 = \frac{\alpha SB}{\beta + SB}$ ,  $\alpha, \beta > 0$

$$a(p) = \frac{\alpha}{\beta + SB} \rightarrow SB = \frac{\alpha}{a(p)} - \beta \quad \text{y} \quad r\left(\frac{\alpha}{a(p_M)} - \beta\right) = \frac{\alpha}{a(p)} - \beta, \text{ luego haciendo cuentas se}$$

$$\text{obtiene } \frac{a(p)}{a(p_M)} = \frac{1}{r + (1-r)\frac{\beta}{\alpha}a(p_M)} \text{ y entonces}$$

$$h = \frac{r}{r + (1-r)\frac{\beta}{\alpha}a(p_M)} \quad (\text{B\&H}) \quad (2.1)$$

2) Para la función de Ricker:  $N_1 = \alpha SB e^{-\beta SB}$ ,  $\alpha, \beta > 0$

$$a(p) = \alpha e^{-\beta SB} \rightarrow SB = \frac{1}{\beta} \ln\left(\frac{\alpha}{a(p)}\right) \quad \text{y} \quad r \frac{1}{\beta} \ln\left(\frac{\alpha}{a(p_M)}\right) = \frac{1}{\beta} \ln\left(\frac{\alpha}{a(p)}\right), \text{ de donde}$$

$$a(p) = \alpha^{1-r} a(p_M)^r \quad \text{y}$$

$$h = \alpha^{1-r} a(p_M)^{r-1} r \quad (\text{R}) \quad (2.2). \blacklozenge$$

Para la función de Beverton y Holt,  $\frac{dN_1}{dSB}(0) = \frac{\alpha}{\beta}$  y para la función de Ricker  $\frac{dN_1}{dSB}(0) = \alpha$ . Por lo tanto observamos que para ambas funciones (de (2.1) y (2.2)),  $h$  depende de  $a(p_M)$ , depende también de  $r$  y finalmente depende también de  $\frac{dN_1}{dSB}(0)$ .

## Observaciones

Observar que  $a(p_M) = \frac{\omega_1(p_M)}{\sum_{i=1, k+} \alpha_i \omega_i(p_M)} = \frac{N_{1,\infty}}{SB_\infty}$ ,  $p_M = (p_{M,1}, p_{M,2}, \dots, p_{M, k+})$  (vector de probabilidades

de supervivencia en el estado virgen) y por lo tanto se estima conociendo únicamente las probabilidades de supervivencia por edad en el estado virgen  $p_{M,i}$  (conociendo las tasas instantáneas de mortalidad natural por edad virgen) y los pesos medios de hembras maduras  $w_i$  y proporción de hembras maduras por edad  $mad_i$ , en el estado virgen ( $\alpha_i = w_i mad_i$ ,  $i = 1, k+$ ).  $k+$  indica el grupo de edades mayores o iguales a  $k$ . Otra posibilidad para estimar  $a(p_M)$  es a partir del conocimiento o estimación de  $(SB_\infty, N_{1,\infty})$ , calculando directamente  $a(p_M) = \frac{N_{1,\infty}}{SB_\infty}$ .

Se ha obtenido: dada una función de reclutamiento (Beverton y Holt o Ricker) y dado  $0 < r < 1$ , existe un único  $h: r < h$  que permite calcular los parámetros que definen la función de reclutamiento.

De esto se obtiene un resultado muy importante: cuando se conoce el estado de equilibrio virgen y se fija el valor de  $r$ , es equivalente conocer  $h$  a conocer  $\frac{dN_1}{dSB}(0)$ . Pero por otro lado, el conocimiento de las derivadas en el estado virgen, del

Notar que  $\frac{dN_1}{dSB}(0)$  tiene connotaciones de sostenibilidad biológica ya que en principio (en el

Capítulo 2 se ha demostrado que existe para  $a(p)$  una cota superior menor que  $\frac{dN_1}{dSB}(0)$ , que depende de parámetros de la biología reproductiva y reclutamiento) debe ser  $a(p) < \frac{dN_1}{dSB}(0)$  para cualquier vector  $p$  biológicamente sostenible. Por lo que pre-establecer un valor de  $h$ , significa asumir un cierto conocimiento sobre la sostenibilidad biológica.

Puede reescribirse  $h$  en función de la derivada  $\frac{dN_1}{dSB}(0)$ :

$$h = \frac{r}{r + (1-r)\frac{\beta}{\alpha} a(p_M)} = \frac{r}{r + (1-r)\frac{dN_1}{dSB}(0)^{-1} a(p_M)}, \text{ para la función de Beverton y Holt}$$

$$\text{Que a su vez puede ponerse como } h = \frac{\gamma}{\gamma + \frac{dN_1}{dSB}(0)^{-1}}, \text{ con } \gamma = \frac{r}{(1-r)a(p_M)}.$$

$$h = \alpha^{1-r} a(p_M)^{r-1} r = \frac{dN_1}{dSB}(0)^{1-r} a(p_M)^{r-1} r, \text{ para la función de Ricker, que puede}$$

ponerse como  $h = \gamma \frac{dN_1}{dSB}(0)^{1-r}$ , con  $\gamma = a(p_M)^{r-1} r$ .

Se puede observar que la relación funcional entre  $h$  y la derivada en el origen  $\frac{dN_1}{dSB}(0)$  es estrictamente monótona creciente, para ambas funciones de reclutamiento.

### 3.2.3 El valor de $h$ como resultado de un proceso de explotación y respuesta biológica

$h = \frac{a(p)}{a(p_M)} r$ , con  $a(p) = \frac{\omega_1(p)}{\sum_{i=1, k+} \alpha_i \omega_i(p)}$ , donde  $p$  es el vector de probabilidades de supervivencia por

edad (constante en el equilibrio) que mantenido constante en el tiempo permite a la población evolucionar al estado de equilibrio identificado por  $(SB, N_1)$ ;  $\omega = (\omega_1, \omega_2, \dots, \omega_{k+})$  es el vector estructura estable de edades en dicho estado de equilibrio (depende de  $p$ ); y los pesos medios de hembras maduras  $w_i$  y proporción de hembras maduras por edad  $mad_i$ , en el estado de equilibrio forman  $\alpha_i = w_i mad_i$ ,  $i = 1, k+$ .

Notar como  $h$  depende de la biología reproductiva y de las probabilidades de supervivencia por edad (constantes). Esta es una forma de representar al parámetro  $h$ . Pueden existir probabilidades de supervivencia por edad variables para aproximarse al estado de equilibrio  $(SB, N_1)$ . Sin embargo, esta visión de probabilidades de supervivencia constantes en el largo plazo permite comprender efectos sobre  $h$ , al tener en cuenta como depende  $a(p)$  de características reproductivas y de las probabilidades de supervivencia por edad.

Por ejemplo si los  $\alpha_i$ ,  $i = 1, k+$ , no se ven afectados por la explotación, unas pequeñas probabilidades de supervivencia por edad, producirán una gran proporción de juveniles en la población y el valor de  $h$  será grande. Una manera de explotar con probabilidades de supervivencia mayores produciría (en este contexto) un valor de  $h$  menor.

Si como respuesta a las probabilidades de supervivencia pequeñas, con consecuencia de desaparición de individuos grandes hubiera una reducción en la edad de primera madurez en el proceso de atracción hacia el estado de equilibrio  $(SB, N_1)$ , el efecto sería de disminución de  $h$  a medida que cambia la primera madurez. En este caso se produciría un cambio en la función de reclutamiento.

El efecto sobre las proyecciones de mediano plazo, considerando que se produce este cambio, puede ser perjudicial para los pescadores o para el recurso, si no se tiene en cuenta adecuadamente. Si se usara la ojiva de madurez estimada luego del cambio de edad de primera madurez, como constante en el proceso de proyección, se podrían estimar reclutamientos inferiores a los reales, teniendo una visión pesimista de la evolución del recurso. Hay que considerar que una recuperación de la abundancia puede revertir la disminución de la edad de primera madurez. Si, por otro lado, se usara la ojiva de madurez del periodo anterior al cambio de edad de primera madurez, podrían estimarse reclutamientos excesivos y recomendar capturas que perjudiquen al recurso. Enberg *et al.* (2010) comentan este mismo efecto.

Estos últimos autores citados también comentan que cuanto mayor tiempo sea explotada una población, mayor será la evolución de la historia de vida y mayor será el efecto sobre el parámetro  $h$ . Resulta evidente la necesidad de realizar estudios de la biología reproductiva y reclutamiento y un monitoreo constante.

### 3.2.4 Discusión

Como se ha visto, la función de reclutamiento queda determinada con suficiente información en el estado de equilibrio virgen y postulando una familia de funciones de reclutamiento determinada. En el caso de se carezca de dicha información, se requieren datos históricos suficientes y en calidad adecuada.

El parámetro  $h$  queda unívocamente determinado por la derivada de la función de reclutamiento en el origen (conocido  $a(p_M)$  y  $r$ ). La estimación de  $h$  queda supeditada a la posible estimación de esta derivada. Pero para poder hacerlo se requiere buena cantidad de datos con pequeñas biomasa desovantes y reclutamientos. Esto no siempre es posible, pues depende del estado pasado del recurso y de las investigaciones históricas realizadas. Además, en un recurso sobreexplotado que ha llegado a tener biomasa desovantes muy pequeñas con afectación del reclutamiento, es posible que el reclutamiento estimado del modelo de dinámica poblacional este subestimado debido a descartes y posible subdeclaración del mismo. En este caso la estimación de la derivada en el origen de la función de reclutamiento puede resultar en una subestimación (subestimación de  $h$ ), y podría generar una visión pesimista del recurso.

Por otro lado, la estimación directa de  $h$ , considerando su definición, es posible únicamente si es posible estimar el nuevo estado de equilibrio en términos de reclutas y biomasa desovante, y esto sólo es factible cuando la población se encuentre en el nuevo estado de equilibrio. Por lo tanto en general no es factible obtener una estimación a priori del modelo de dinámica poblacional del valor de  $h$ .

En el caso de la función de reclutamiento de Beverton y Holt, la dependencia del reclutamiento de  $h$  no sería relevante para biomasa desovante grandes (cuando el reclutamiento varía independientemente de la biomasa desovante). En el caso de la función de Ricker esto no es así y podría haber un efecto notable. Inclusive el reclutamiento en el nuevo estado de equilibrio puede ser mayor que el reclutamiento en el estado de equilibrio virgen ( $h > 1$ ).

Es usual considerar el reclutamiento con media la función de reclutamiento y errores aleatorios. La definición a priori de la varianza de estos errores suficientemente grandes, puede enmascarar el efecto negativo de la función de reclutamiento mal definida ( $h$  erróneo), pero en este caso el reclutamiento sería aleatorio, posiblemente sin dependencia de la biomasa desovante.

Lejos del estado de equilibrio virgen, la falta de información para definir la derivada  $\frac{dN_1}{dSB}(0)$  debiera considerarse como falta de información para definir  $h$ . Esto puede detectarse antes de desarrollar el modelo de dinámica poblacional. En este caso puede ser imposible que el modelo pueda reconstruir una función de reclutamiento a partir de  $h$  como parámetro del mismo.

Aún con estos problemas, para muchos modelos de dinámica poblacional es importante poder introducir una función de reclutamiento que de cierta previsibilidad del mismo. Esto es así

comúnmente en el marco de pocos datos. En estos casos la definición de un valor de  $h$  es fundamental, pues la función de reclutamiento actúa como penalidad en el modelo de dinámica poblacional, en conjunto con la variabilidad que se introduzca en los reclutamientos alrededor de la función media. En estos casos de pocos datos, varios autores determinan a priori un valor de  $h$ , o lo acotan entre valores dados arbitrarios. Esto resulta en asumir a priori un grado de dependencia del reclutamiento de la biomasa desovante, que muchas veces es desconocido. Más adelante veremos como acotar los posibles valores del parámetro  $h$ , utilizando resultados obtenidos en este trabajo.

Se han desarrollado estudios con múltiples *stocks* con patrones comunes por especie o grupos de especies de similar historia de vida (meta-análisis) en la búsqueda de distribuciones a priori de  $h$ , para introducirlas en un enfoque bayesiano de estimación de los parámetros del modelo de dinámica poblacional (SEDAR 24-AW-06, 2006; Mangel *et al.*, 2010; Dorn *et al.*, 2008; Myers *et al.*, 1999). Sin embargo, la relación entre reclutas y biomasa desovante de una población depende de la historia de explotación de dicha población como también de muchos otros factores que afectan a la misma específicamente, luego pareciera arriesgado realizar inferencias a partir de otras especies. Los resultados basados en el parámetro  $h$  se han desarrollado basándose en el supuesto de la existencia de una función de reclutamiento que contenga en su gráfica al equilibrio virgen y al nuevo equilibrio que resulta de reducir la biomasa desovante virgen a un  $r \times 100\%$  de la misma. Sin embargo, la pesca puede afectar evolutivamente a los peces (Aubone, 2004 a; Enberg *et al.*, 2010) pudiendo producir un cambio de la función de reclutamiento. Puede ocurrir una bifurcación de la dinámica poblacional con atracción de un nuevo estado de equilibrio que no puede ubicarse en la gráfica de la antigua función de reclutamiento. El estado de equilibrio virgen como punto de partida, en este caso, puede dejar de tener sentido. Una nueva función de reclutamiento puede no contener en su gráfica al punto virgen. Para poder seguir trabajando con el parámetro  $h$  debiera poderse estimar un estado de equilibrio en la nueva relación entre reclutas y biomasa desovante (reemplazante del estado de equilibrio virgen). Este estado de equilibrio (que debería conocerse) es el que servirá como referencia y de acuerdo a la magnitud de la biomasa desovante deberá definirse  $r$ , que podría ser mayor que 1. De no ser posible esto, las proyecciones carecerían de confiabilidad. Sin embargo, desde la perspectiva asumida en este trabajo, de en general desconocimiento de los estados de equilibrio, esto no es posible. Además si hubo un cambio en la función de reclutamiento, deberá pasar el tiempo y se deberán dar las condiciones, para que la población se estabilice. Es poco probable poder conocer un estado de equilibrio en el corto plazo.

Cuando existe información científica de la biología reproductiva, en términos de cotas superiores de ciertos parámetros biológicos, es posible acotar el valor de  $h$ . Vista la dificultad para estimar puntualmente el parámetro  $h$ , lograr una acotación del mismo resulta ser interesante al momento de restringir su variabilidad en el proceso de estimación dentro del modelo de dinámica poblacional (por ejemplo considerando una estimación bayesiana de parámetros).

### 3.2.5 Acotación de $h$

Dado  $r$ , el valor de  $h$  verifica  $r < h$ . Sin embargo teniendo en cuenta que debe verificarse que  $a(p) \leq \text{Max}_{\alpha_i \neq 0} \delta_i < \frac{dN_1}{dSB}(0)$ , donde  $\delta_i = \text{fecrel}_i \cdot n^\circ \text{puestas}_i \cdot \text{prob}_i$  (fecundidad relativa por el número de puestas por la probabilidad de supervivencia de un ovocito a la edad 1, todo para hembras de la edad  $i$ ) y poniendo  $\Delta = \text{Max}_{\alpha_i \neq 0} \delta_i$  y usando la monotonía de  $h$  en función de  $\frac{dN_1}{dSB}(0)$ , se obtiene:

$$\frac{\gamma}{\gamma + \Delta^{-1}} \leq h \text{ en el caso de la función de reclutamiento de Beverton y Holt, con } \gamma = \frac{r}{(1-r)a(p_M)} \text{ y}$$

$$\gamma \Delta^{1-r} \leq h \text{ en el caso de la función de reclutamiento de Ricker, con } \gamma = a(p_M)^{r-1} r.$$

Tener en cuenta que la función de reclutamiento media podría no ser la de Beverton y Holt o la de Ricker. En este caso, las cotas inferiores debieran ser calculadas específicamente.

Por otro lado,  $h = \frac{a(p)}{a(p_M)} r$ , por lo tanto  $h \leq \frac{\Delta}{a(p_M)} r$ , y esta cota vale para cualquier función de reclutamiento.

Notar que estimando  $a(p_M)$  y  $\Delta$ , se puede acotar  $h$ . Notar que  $\Delta = \text{Max}_{\alpha_i \neq 0} \delta_i$  es un valor extremo y que para su estimación se requiere de estimar la mejor situación de productividad posible de reclutas para la especie (número de puestas, fecundidad relativa y probabilidad de supervivencia de ovocitos a la edad 1, por edad). Las cotas de  $h$  dependen con monotonía creciente de  $\Delta$ .

Notar que las cotas dependen de  $a(p_M)$ , que se estima sobre el estado de equilibrio virgen de no pesca.

**Ejemplo:** acotación del *steepness*  $h$  para la merluza argentina (*Merluccius hubbsi*) al sur de los 41°S

Aubone y Rodríguez (2012) desarrollaron para la merluza argentina (*Merluccius hubbsi*) al sur de los 41°S, en el Océano Atlántico Sur, un modelo de dinámica poblacional basado en el Análisis de Cohortes Modificado (ACM) (Hernández y Perrotta, 2008; Aubone, 2010), y utilizaron el enfoque bayesiano para la estimación de los parámetros. Las tasas instantáneas de mortalidad natural se consideraron parámetros del modelo y fueron estimadas sus distribuciones de probabilidades a posteriori.

En la Figura 1 puede observarse la nube de puntos biomasa desovante y reclutamientos estimados por el modelo de evaluación. Se observan dos grandes núcleos de puntos sin definir claramente una función de reclutamiento. En las Tablas 1 y 2 pueden verse los datos básicos necesarios y parámetros estimados para acotar  $h$ .

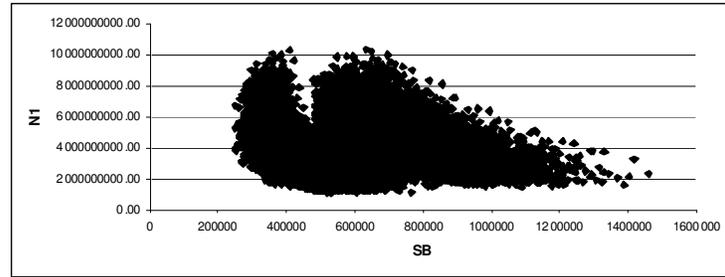


Figura 1. Reclutas y biomasa desovante que les dio origen. Periodo 1990-2010. Datos simulados, del proceso de estimación bayesiana de los parámetros del modelo ACM (Figura extraída de Aubone y Rodríguez, 2012).

Tabla 1. Datos básicos y parámetros estimados. *Merluccius hubbsi*, sur 41°S

Edad	M	EEE	$\alpha_i$
1	0,39472	0,32968	0,00027
2	0,23168	0,22216	0,01649
3	0,42862	0,17622	0,13890
4	0,47058	0,11479	0,35368
5	0,45976	0,07170	0,62025
6	0,75485	0,04528	0,85803
7+	0,75485	0,04016	1,33923

*EEE: estructura estable de edades estimada en el equilibrio virgen*

$r$	0,2
$\gamma_{B\&H}$	0,11106
$\gamma_R$	0,13726
$a(p_M)$	1,60089
$\Delta$	7,48410

Tabla 2. Cotas estimadas

$\frac{\gamma_{B\&H}}{\gamma_{B\&H} + \Delta^{-1}}$	$\gamma_R \Delta^{1-r}$	$\frac{\Delta}{a(p_M)} r$
0,45390	0,68684	0,93499

Donde  $\gamma_{B\&H} = \frac{r}{(1-r)a(p_M)}$  y  $\gamma_R = a(p_M)^{r-1} r$ . Se usó la siguiente fórmula

$$a(p_M) = \frac{\omega_1(p_M)}{\sum_{i=1, k+} \alpha_i \omega_i(p_M)},$$

donde la estimación media obtenida de las tasas instantáneas de mortalidad

natural en el periodo 1996-2010, fueron consideradas como las del estado de equilibrio virgen. Notar que para estimar  $a(p_M)$  no se utilizó una estimación de  $(SB_\infty, N_{1,\infty})$ .

Luego, si la función de reclutamiento fuera la función de Beverton y Holt, se esperaría que  $0,45390 \leq h \leq 0,93499$ . Si la función de reclutamiento fuera la función de Ricker se esperaría que  $0,68684 \leq h \leq 0,93499$ .

Este resultado puede indicar poca sensibilidad del reclutamiento a cambios en la biomasa desovante. La explotación a la que ha sido sometida la merluza al sur de los 41°S en los últimos años y la capacidad de recuperarse que se ha observado (Aubone y Rodríguez, 2012), son consistentes con este comentario.

## Apéndice

El siguiente Lema A1 muestra la dependencia de los parámetros de la función de reclutamiento del estado de equilibrio virgen.

### Lema A1

Para el estado de equilibrio virgen  $(SB_\infty, N_{1,\infty})$ ,  $a(p_M) = \frac{N_{1,\infty}}{SB_\infty}$ , se tiene que para la función de Beverton y

Holt,  $N_1 = \frac{\alpha SB}{\beta + SB}$ , con  $\alpha, \beta > 0$ :

$$\beta = SB_\infty \frac{dN_1}{dSB}(SB_\infty) \frac{1}{a(p_M) - \frac{dN_1}{dSB}(SB_\infty)} \text{ y } \alpha = \frac{(\beta + SB_\infty)^2}{\beta} \frac{dN_1}{dSB}(SB_\infty)$$

Y para la función de Ricker, dada por  $N_1 = \alpha SB e^{-\beta SB}$ , con  $\alpha, \beta > 0$ , se tiene que:

$$\beta = \frac{a(p_M) - \frac{dN_1}{dSB}(SB_\infty)}{a(p_M) SB_\infty} \text{ y } \alpha = a(p_M) e^{\frac{a(p_M) \frac{dN_1}{dSB}(SB_\infty)}{a(p_M)}}$$

Prueba/

Es fácil probar esto.♦

El siguiente Lema A2 permite comprender porque el conocimiento del estado de equilibrio virgen  $(SB_\infty, N_{1,\infty})$  y del estado de equilibrio dado por  $(SB, N_1)$  (dos puntos en el espacio  $SB - N_1$ ), permite calcular los parámetros de la única función de reclutamiento dentro de una familia de funciones como la de Beverton y Holt:  $N_1 = \frac{\alpha SB}{\beta + SB}$  o la de Ricker:  $N_1 = \alpha SB e^{-\beta SB}$ , con  $\alpha, \beta > 0$ .

### Lema A2

Dados dos puntos  $(SB^1, N_1^1)$  y  $(SB^2, N_1^2)$ , tal que  $SB^1 < SB^2$  y  $-SB^1 N_1^2 + SB^2 N_1^1 > 0$ . Existe una única función de Ricker que pasa por dichos puntos. Si  $N_1^1 < N_1^2$ , entonces existe una única función de Beverton y Holt que pasa por dichos puntos.

Prueba/

Para la función de Ricker:

$$\frac{N_1^1}{SB^1} e^{\beta SB^1} = \alpha \quad \text{y} \quad \frac{N_1^2}{SB^2} e^{\beta SB^2} = \alpha,$$

luego  $\frac{N_1^1 SB^2}{N_1^2 SB^1} = e^{\beta(SB^2 - SB^1)}$ , y de aquí se despeja  $\beta$  (pues  $SB^1 \neq SB^2$ ):  $\frac{1}{SB^2 - SB^1} \ln\left(\frac{N_1^1 SB^2}{N_1^2 SB^1}\right) = \beta$ , y

$$\frac{N_1^1 SB^2}{N_1^2 SB^1} > 1 \quad \text{pues} \quad -SB^1 N_1^2 + SB^2 N_1^1 > 0, \quad \text{luego} \quad \beta > 0. \quad \text{También resulta} \quad \alpha > 0 \quad \text{por ser} \quad \frac{N_1^1}{SB^1} e^{\beta SB^1} = \alpha.$$

Para la función de Beverton y Holt se tiene que:

$$N_1^1 SB^1 = \alpha SB^1 - \beta N_1^1 \quad \text{y} \quad N_1^2 SB^2 = \alpha SB^2 - \beta N_1^2$$

Y este sistema de dos ecuaciones lineales con dos incógnitas tiene única solución si y sólo si  $SB^1 N_1^2 - SB^2 N_1^1 \neq 0$  (por hipótesis  $SB^1 N_1^2 - SB^2 N_1^1 < 0$ ). Las soluciones:

$$\alpha = \frac{N_1^1 N_1^2 (SB^2 - SB^1)}{SB^2 N_1^1 - SB^1 N_1^2} \quad \text{y} \quad \beta = \frac{SB^1 SB^2 (N_1^2 - N_1^1)}{SB^2 N_1^1 - SB^1 N_1^2}$$

Y de acuerdo a las hipótesis  $\alpha, \beta > 0$ . ♦

Notar que si  $(r, h)$  fuera conocido y también  $(SB_\infty, N_{1,\infty})$ , también lo es  $SB = r SB_\infty$  y  $N_1 = h N_{1,\infty}$ , con  $0 < r < 1$  y  $h > r$ . Y aquí se tienen los dos puntos distintos para aplicar el Lema A2. En este caso si  $SB^1 = SB = r SB_\infty$ ,  $SB^2 = SB_\infty$ ,  $N_1^1 = N_1 = h N_{1,\infty}$  y  $N_1^2 = N_{1,\infty}$ , se tiene que  $-SB^1 N_1^2 + SB^2 N_1^1 = -r SB_\infty N_{1,\infty} + SB_\infty h N_{1,\infty} = SB_\infty N_{1,\infty} (h - r) > 0$ .

Notar que si  $h > 1$  solo puede existir una función de Ricker que pasa por dichos puntos, mientras si  $h < 1$  existen únicas funciones de Beverton y Holt y de Ricker que pasan por dichos puntos.



## Capítulo 4

### ***M*-efecto en la estimación de los parámetros de modelos estructurados por edades para peces. Puntos de anclaje para las estimaciones de los parámetros**

---

#### **4.1 Introducción**

Atendiendo a las “condiciones de partida” de esta Tesis, se consideró necesario estudiar como errores de estimación en un parámetro clave “la tasa instantánea de mortalidad natural”, que aparece en las ecuaciones de la dinámica poblacional tradicional, y requiere (tradicionalmente) de una estimación previa, afecta las estimaciones de la dinámica poblacional. Modelos de dinámica poblacional de peces tradicionales, como el Análisis de Poblaciones Virtuales (APV) o el Análisis de Cohortes (AC), y el Modelo de Producción Estructurado por Edades (ASPM, por sus siglas en inglés) las tienen como datos de entrada (Aubone, 2010). Todos los resultados con dichos modelos dependerán de los valores que se introduzcan de dichas tasas, que sin embargo son muy difíciles o imposible de estimar. Aunque las tasas instantáneas de mortalidad natural pueden ser tratadas como parámetros del modelo e inclusive como variables aleatorias (Aubone y Rodríguez, 2012), no deja de ser un problema las numerosas ecuaciones no-lineales a resolver. Pero si aceptamos la gran incertidumbre subyacente, resultará no sólo es importante evaluar los posibles efectos de errores cometidos en las tasas instantáneas de mortalidad natural, sino contar con alguna alternativa de modelo que no las contemple y se enmarque en las condiciones de partida de esta Tesis.

La magnitud de la mortalidad natural se relaciona directamente con la productividad de la población, los rendimientos que se pueden obtener, las tasas óptimas de explotación, capturas que se pueden obtener y los puntos biológicos de referencia. La misma puede variar por edades y en el tiempo. Lamentablemente, la mortalidad natural es también una de las cantidades más difíciles de estimar en investigación biológica pesquera. Comúnmente se utilizan métodos, basados en relaciones empíricas de crecimiento, teoría de la historia de la vida, y la edad máxima, para estimarla. Los métodos directos son prácticamente imposibles de aplicarlos en especies marinas. Pero además de existir muchos métodos indirectos, los mismos son notoriamente problemáticos en diferentes aspectos. Pero como veremos a continuación, cuando la población se encuentra explotada, es muy difícil separar el efecto de la mortalidad por pesca de la mortalidad por razones naturales. Por lo tanto, salvo en el estado virgen de no pesca, es prácticamente imposible realizar una estimación “confiable”, cuando se trata de poblaciones de peces salvajes marinas.

Los valores introducidos como tasas instantáneas de mortalidad natural permiten obtener las tasas instantáneas de mortalidad por pesca de manera única y afectan en la definición de los niveles de biomasa. Como veremos, la necesidad de fijar las tasas instantáneas de mortalidad natural radica en la necesidad de estimar las correspondientes por pesca. Se pierde la unicidad en la estimación de las tasas instantáneas de mortalidad por pesca por edad si no se pre-determinan las tasas instantáneas de mortalidad natural por edad.

Para salir de este problema, se propone trabajar con una ecuación general de captura y datos convenientes. En este Capítulo se estudian condiciones para que los datos utilizados determinen

adecuadamente la dinámica poblacional estructurada. La idea básica es que las probabilidades de supervivencia por edad y el reclutamiento, son los factores que fundamentalmente definen la dinámica poblacional.

Se define la noción de punto de anclaje, que favorece la unicidad en la estimación de los parámetros del modelo de dinámica poblacional estructurado por edades. Los puntos de anclaje resultan fundamentales para asegurar la objetividad y resultados basados en datos, del modelo de dinámica poblacional. La sobre-parametrización (exceso de parámetros a estimar respecto de la cantidad de datos utilizados para dicha estimación) produce la incapacidad de definir unívocamente los parámetros del modelo. Esta indefinición, además de posibles problemas numéricos por muchos parámetros, genera grandes problemas al momento de estimar los mismos. Muchas veces el proceso termina con alguna subjetividad para elegir un posible vector de parámetros dentro de los que se logran estimar. Se busca evitar en lo posible este proceder. El problema de la sobre-parametrización puede limitarse con puntos de anclaje adecuados, que en otras palabras quiere decir que se debe contar con suficientes datos por edad y tiempo, convenientes. Esto marca una necesidad para el desarrollo de investigaciones y toma de datos.

En este Capítulo se plantea el Modelo Secuencial Simplificado (MSSIM). Este modelo estructurado por edades, esta basado en las probabilidades de supervivencia por edad, y en las denominadas tasas de explotación (o intensidad de explotación), y se libera el uso de tasas instantáneas de mortalidad natural y por pesca, y por lo tanto es un modelo libre de la ecuación de captura de Baranov y de la necesidad de resolverla numéricamente. Además de simplificar el cálculo, se evitan así problemas adicionales de los métodos numéricos por tener que resolver tantas ecuaciones no-lineales en forma simultánea en un contexto general de sobre-parametrización. Sin embargo, la simplicidad del cálculo que resulta con estos modelos se paga con mayor sobre-parametrización. Por ello la importancia de determinar puntos de anclaje que tiendan a definir una única solución. El MSSIM puede ser aplicado a describir la dinámica poblacional en contextos diferentes de captura, y depende mayormente de datos para la estimación de los parámetros y otras estimaciones.

## 4.2 Tasas instantáneas de mortalidad y la ecuación de captura

Las ecuaciones básicas de la dinámica poblacional son:

$$N_{i+1,t+1} = N_{i,t} p_{i,t}, \quad i = 1, k-2$$

$$N_{k+,t+1} = N_{k-1,t} p_{k-1,t} + N_{k+,t} P_{k+,t}$$

donde  $N_{i,t}$  es el número de individuos de edad  $i$  en el tiempo  $t$ , y  $p_{i,t}$  es la probabilidad de supervivencia de la edad  $i$  a la edad  $i+1$  en el tiempo  $t$ .  $k+$  es el grupo de edades  $k, k+1, k+2, \dots, k_{\max}$ .

Supongamos que la captura del tiempo  $t$  al tiempo  $t+\Delta$  se da por  $C_{[t,t+\Delta]} = \gamma(1-p^\Delta)N$ , donde  $N$  es el número de individuos de una cierta edad en el tiempo  $t$ .  $\gamma \geq 0; 0 \leq \Delta \leq 1$ . Supongamos que  $\gamma$  no depende de  $\Delta$  (caso Baranov). Entonces

$$\frac{dC_{[t,t]}}{dt} = \lim_{\Delta \rightarrow 0} \frac{C_{[t,t+\Delta]} - C_{[t,t]}}{\Delta} = \lim_{\Delta \rightarrow 0} \gamma \frac{1-p^\Delta}{\Delta} N$$

En términos clásicos planteando la Ecuación de Captura de Baranov:

$$\frac{dC_{[t,t]}}{dt} = \lim_{\Delta \rightarrow 0} \gamma \frac{1-p^\Delta}{\Delta} N = \lim_{\Delta \rightarrow 0} \gamma \frac{(1-e^{-Z\Delta})}{\Delta} N = \gamma Z N, \quad \text{poniendo } p = e^{-Z} \quad (\text{dinámica}$$

malthusiana). Sea  $F = \gamma Z$  (Baranov), entonces  $\gamma = \frac{F}{Z}$  y la ecuación de captura queda

$$C_{[t,t+\Delta]} = \frac{F}{Z}(1-e^{-Z\Delta})N, \quad 0 \leq \Delta \leq 1 \quad (\text{Ecuación de Captura de Baranov}). \quad \frac{dC_t}{dt} = F N_t \quad (C_t = C_{[t,t]}), \text{ con}$$

$F$  constante en la unidad de tiempo  $t$ , es la ecuación diferencial, que conjuntamente con la ecuación de Malthus  $\frac{dN_t}{dt} = -Z N_t$ , con  $N_{t_0}$  condición inicial, permite concluir la ecuación de captura de Baranov.

Para cada edad y tiempo,  $F_{i,t}$  se denomina *tasa instantánea de mortalidad por pesca* de individuos de edad  $i$  en el tiempo  $t$ , y se define  $M_{i,t} = Z_{i,t} - F_{i,t}$  como la *tasa instantánea de mortalidad natural* de individuos de edad  $i$  en el tiempo  $t$ .

Notar la fuerte dependencia de esta última definición de la propuesta de Baranov:  $\frac{dC_t}{dt} = F N_t$ .

Resulta así que  $Z_{i,t} = F_{i,t} + M_{i,t}$  para cada edad y unidad de tiempo tiempo.

Notar que la ecuación diferencial  $\frac{dC_t}{dt} = F N_t$  suele considerarse válida en una unidad de tiempo, y

por lo tanto asume que  $F$  es constante dentro de dicha unidad de tiempo y que existe una relación de proporcionalidad directa entre la velocidad de captura y la abundancia en cada instante. Esto último, por ejemplo, en pesquerías estacionales o con captura por pulso no es así. Por lo tanto pueden haber otras ecuaciones de captura válidas. Notar también que con la propuesta de Baranov se pretende separar el efecto de mortalidad debido a la pesca del efecto de mortalidad debido a factores naturales. Sin embargo, la explotación puede afectar la mortalidad natural (por ejemplo reduciendo el canibalismo de los ejemplares más grandes sobre los más pequeños). Esto en general es difícil de conocer en poblaciones de peces salvajes marinas.

Dada la ecuación de captura de Baranov:  $C = \frac{F}{F+M}(1-e^{-(F+M)})N$  y suponiendo conocidos  $N, C$ ,

observar que dada la tasa instantánea de mortalidad natural  $M$ , queda una ecuación no-lineal en  $F$ . Una vez resuelta (como se ve a continuación con unicidad), se calcula la probabilidad de supervivencia  $p = e^{-(F+M)}$ .

Lo que facilita este cálculo es la pre-determinación de la tasa instantánea de mortalidad natural.

Nos preguntamos porqué es necesario fijar un valor de  $M$ . Sea  $\varphi(F, M) = \frac{F}{F+M}(1-e^{-F-M})$ . Esta

función verifica:  $\varphi(0, M) = 0$ ,  $0 \leq \varphi(F, M) < 1$  y si  $M$  se fija en un valor determinado,  $\forall u \in [0,1)$  existe un único  $F \geq 0$  tal que  $\varphi(F, M) = u$  (esto es porque  $\varphi$  como función de  $F$  es una función estrictamente monótona creciente). Por otro lado existen infinitos pares  $(F, M)$  tal que  $\varphi(F, M) = u$ . Esto quiere decir que el hecho de pre-determinar  $M$  sirve para determinar una única

$F$  si se conociera la proporción de extracción,  $\varphi(F, M)$ . Si no se pre-determina  $M$ , entonces existen infinitas soluciones  $(F, M)$  y el problema queda indeterminado.

#### Lema 4.1

Dada la probabilidad de supervivencia  $p$  constante, se cumple:

- 1) si  $M$  aumenta, resulta que  $F$  disminuye y viceversa.
- 2) si  $M$  aumenta, resulta que  $N$  aumenta y viceversa.

Prueba/

1) es muy sencillo de probar teniendo en cuenta que  $\ln(p) = -F - M$

2) de la ecuación de captura se obtiene  $C = F \frac{p-1}{\ln(p)} N$ , y por lo tanto:  $\frac{1}{F} \frac{C}{p-1} = N$ , por lo

tanto si  $M$  aumenta, al disminuir  $F$ , resulta que  $N$  aumenta. ♦

#### Lema 4.2

Consideremos una cohorte. Dada la probabilidad de supervivencia  $p_t$  del tiempo  $t$  al tiempo  $t+1$ :  $N_t p_t = N_{t+1}$ , y un índice de los mismos tiempos, esto es  $I_{t+1} = q I_t$ , y  $N_{t+1} = E(I_{t+1}) = q E(I_t) = q N_t$ , entonces es equivalente conocer la tasa instantánea de mortalidad natural  $M_t$  a conocer  $N_t$ . Aquí se supone  $p_t = e^{-F_t - M_t}$ .

Prueba/

Resulta  $p_t = q$ , luego dada  $M_t$ , se calcula  $F_t = -\ln(q) - M_t$ , y luego se calcula  $\frac{C_t}{\frac{F_t}{F_t + M_t} (1 - e^{-F_t - M_t})} = N_t$ . Análogo si se conoce  $N_t$ , como  $\frac{1}{F_t} \frac{C_t}{p_t - 1} = N_t$  se despeja  $F_t$  y luego se

calcula  $M_t$  de  $F_t = -\ln(q) - M_t$ . ♦

#### Lema 4.3

Un índice de edad  $i+1$  combinado con la estimación de la proporción de individuos de edad  $i$  en la población, genera la estimación de la probabilidad de supervivencia. Por Lema 4.1, si además se conoce  $M_{i,t}$ , se estima unívocamente  $N_{i,t}$ .

Prueba/

$N_{i+1,t+1} = q N_{i,t}$  y  $\omega_{i+1,t} = \rho_t \omega_{i,t}$ , entonces  $p_{i,t} = \frac{N_{i+1,t+1}}{N_{i,t}} = q \rho_t$ . ♦

**Lema 4.4**

Supongamos que se tienen índices de abundancia por edad del tiempo  $t$  al tiempo  $t+1$ , entonces conocer el vector de probabilidades de supervivencia por edad del tiempo  $t$  es equivalente a conocer el vector estructura de edades del tiempo  $t$ .

Prueba/

$$N_{i,t+1} = q_i N_{i,t}, \quad i = 1, k +$$

Supongamos que se conoce el vector de probabilidades de supervivencia por edad  $P(t) = (p_{1,t}, p_{2,t}, \dots, p_{k+,t})$ .

$$N_{i+1,t+1} = p_{i,t} N_{i,t}, \quad i = 1, k - 2 \quad \text{y} \quad N_{k+,t+1} = N_{k-1,t} p_{k-1,t} + N_{k+,t} p_{k+,t}, \quad p_{k-1,t} = p_{k+,t}.$$

Observando que  $\omega_{i,t} \frac{p_{i,t}}{q_{i+1}} = \omega_{i+1,t}$ ,  $i = 1, k - 2$  y  $\omega_{k-1,t} \frac{p_{k+,t}}{q_{k+} - p_{k+,t}} = \omega_{k+,t}$

se obtiene  $\omega_{1,t}$  de  $1 = \sum_{i=1, k+} \omega_{i,t} = \omega_{1,t} (1 + \sum_{i=2, k-1} \frac{\prod_{j=1, i} p_{j,t}}{\prod_{j=2, i+1} q_j} + \frac{\prod_{j=1, k+} p_{j,t}}{\prod_{j=2, k} q_{j,t}} \frac{1}{q_{k+} - p_{k+,t}})$  y luego los  $\omega_{i,t}$ ,

$i = 2, k +$  de las fórmulas anteriores.

Recíprocamente, si se conoce el vector estructura de edades en el tiempo  $t$ , de las últimas fórmulas se despejan los  $p_{i,t}$ , con  $i = 1, k +$ . ♦

**Corolario 4.1**

Supongamos que se tienen índices de abundancia por edad del tiempo  $t$  al tiempo  $t+1$ . Es equivalente conocer el vector de estado de un tiempo a conocer el vector estructura de edades y el vector de tasas de mortalidad natural de dicho tiempo.

Prueba/

Si se conoce el vector estructura de edades de dicho tiempo  $t$ , por Lema 4.4 se conoce el vector de probabilidades de supervivencia por edad y por Lema 4.1 se conoce el vector de estado en el tiempo  $t$ .

Si se conoce el vector de estado de un tiempo, se conoce el vector estructura de edades de dicho tiempo. ♦

**Corolario 4.2**

Supongamos que se tienen índices de abundancia para todas las edades en un periodo de tiempo. Supongamos que se conoce un vector estructura de edades en un tiempo intermedio. Entonces se conocen los vectores estructura de edades en todo el periodo de tiempo. Si además se conoce un vector de probabilidades de supervivencia por edad en un tiempo intermedio, entonces se conocen todos los vectores de probabilidades de supervivencia por edad en el periodo de tiempo.

Prueba/

$$\text{Sea } Q = \begin{bmatrix} q_1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & q_2 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & 0 \\ 0 & \dots & 0 & q_{k+} \end{bmatrix}, \quad Q \omega_{(t)} = \omega_{(t+1)} \text{ y } \omega_{(t)} = Q^{-1} \omega_{(t+1)}, \text{ por lo que si se conoce un vector}$$

estructura de edades en un tiempo intermedio, pueden calcularse los anteriores y posteriores. Por el Lema 4.4 se conocen todos los vectores de probabilidades de supervivencia por edad en dicho periodo. ♦

### Comentarios

Para los resultados anteriores se asumió que se busca determinar una probabilidad de supervivencia por edad. Notar como los valores de las tasas instantáneas de mortalidad natural por edad, combinadas con índices adecuados definen el vector de estado poblacional. Es así que los Lemas anteriores permiten tener una idea de los datos necesarios para obtener una solución bien definida al problema de estimación de parámetros en un modelo estructurado por edades.

Índices de abundancia en número de individuos por edad, combinados con estructuras poblacionales permiten estimar vectores de probabilidades de supervivencia por edad. Índices de abundancia en número de individuos por edad y la estructura poblacional en un cierto tiempo, permiten estimar el vector de probabilidades de supervivencia por edad en dicho tiempo. El efecto de estimación se propaga al periodo de tiempo donde se disponga de datos de los índices. Esto tiende a producir la determinación unívoca de los resultados, por lo menos en el periodo donde se tienen datos de los índices por edad.

Cuando los datos que ingresan al modelo son estimaciones o se considera que contienen errores, es necesario obtener estimaciones de los parámetros contemplando esto. Entonces ya no se habla de unicidad de los parámetros sino de la buena estimación de los mismos: esto es, *una distribución de probabilidades* de los estimadores (en el caso frecuentista) *que sea bien informativa*, esto es, una distribución de probabilidad con coeficiente de variación convenientemente pequeño. En el caso bayesiano para obtener una distribución bien informativa a posteriori, se requiere que la misma refleje buena información respecto de la distribución de probabilidades a priori. Por ejemplo, una distribución de probabilidades uniforme a priori y una distribución de probabilidades normal, a posteriori.

### 4.3 Definición de punto de anclaje

Diremos que un punto  $(i,t)$  (edad-tiempo) es un *punto de anclaje* de los parámetros del modelo si los datos con que se cuenta para dicha edad-tiempo contribuyen significativamente a estimar  $p_{i,t}$ , y  $N_{i,t}$ , con distribuciones de probabilidades bien informativas.

Mayor o menor cantidad, calidad y distribución en la tabla edad/tiempo de los puntos de anclaje permiten lograr con mayor o menor facilidad una distribución de probabilidades bien informativa de los parámetros, que se traducirá en distribuciones de probabilidades bien informativas de variables asociadas (como las biomásas, número de individuos, etc.). Estas variables asociadas suelen ser continuas en los parámetros del modelo.

Notar que además de puntos de anclaje se requiere de una abundancia inicial para “informar” al modelo de la magnitud de las abundancias a estimar.

En muchos modelos estructurados por edades tradicionales, no existen o existen pocos puntos de anclaje y esto genera incertidumbre y falta de unicidad e indefinición de las estimaciones. Es en estos casos cuando las dificultades se incrementan para la convergencia de algoritmos de optimización (caso frecuentista de estimación de parámetros) o la imposibilidad de obtener distribuciones de probabilidades a posteriori informativas, ambos hechos muchas veces observado en la práctica. Esta falta de puntos de anclaje suele suplirse muchas veces con supuestos matemáticos, penalidades o restricciones varias, pero esto suele cargar en el modelo lo que los datos debieran producir. Los puntos de anclaje generan información valiosa para facilitar la estimación de los parámetros del modelo. Tener en cuenta que los puntos de anclaje deben ser puntos basados en buenos datos, ya que la influencia de los mismos juntamente a errores podría generar inconsistencias en el proceso de estimación y entorpecerlo o directamente producir errores muy difíciles de detectar o corregir.

### 4.4 El Modelo Secuencial Simplificado (MSSIM)

Atendiendo al problema de estimación adecuada de las tasas instantáneas de mortalidad natural, se presenta en este punto un modelo estructurado por edades que trabaja con la ecuación general de captura  $C = \gamma(1-p)N$ , por lo que no depende de las tasas instantáneas de mortalidad natural y por pesca, que provienen de la ecuación de captura de Baranov. La ventaja es que no es necesario resolver ecuaciones no-lineales de captura y no existen posibles sesgos debido a la predeterminación de las tasas instantáneas de mortalidad natural por edad, ni problemas de convergencia, muchas veces provocados por la sobre-parametrización. Este modelo es aplicado en el Capítulo 5 de esta Tesis, a la merluza argentina.

Las ecuaciones básicas de la dinámica poblacional son (como anteriormente):

$$N_{i+1,t+1} = N_{i,t} p_{i,t}, \quad i = 1, k-2$$

$$N_{k+,t+1} = N_{k-1,t} p_{k-1,t} + N_{k+,t} p_{k+,t}$$

donde  $N_{i,t}$  es el número de individuos de edad  $i$  en el tiempo  $t$ , y  $p_{i,t}$  es la probabilidad de supervivencia de la edad  $i$  a la edad  $i+1$  en el tiempo  $t$ .  $k+$  es el grupo de edades  $k, k+1, k+2, \dots, k_{\max}$ .

Se plantea el uso de la ecuación general de captura  $C_{i,t} = \gamma_{i,t}(1-p_{i,t})N_{i,t}$  para cada edad y tiempo.

Supongamos que se conocen las proporciones de individuos muertos naturalmente  $\delta_{i,t}$ ,  $i=1, k+$ ,  $t=t_1, t_m$  (pueden ser datos o ser parámetros del modelo (con valores iniciales)).

Supongamos además conocidas las capturas por edad  $C_{i,t}$ ,  $i=1, k+$ ,  $t=t_1, t_m$  (datos).

Recordemos:

$$C_{i,t} = \gamma_{i,t}(1-p_{i,t})N_{i,t}, \quad M_{N_{i,t}} = (1-\gamma_{i,t})(1-p_{i,t})N_{i,t}$$

$$\text{y } \delta_{i,t} = (1-\gamma_{i,t})(1-p_{i,t}), \text{ para } i=1, k+, t=t_1, t_m.$$

Veamos que con el conocimiento de  $\delta_{i,t}$  y  $C_{i,t}$ ,  $i=1, k+$ ,  $t=t_1, t_m$ , y de  $p_{i,t_m}$ ,  $i=1, k-1$  (estos últimos parámetros del modelo) y asumiendo adicionalmente que  $p_{k-1,t} = p_{k,t}$  y  $\delta_{k-1,t} = \delta_{k+,t}$ , para cada  $t=t_1, t_m$  (esto no es una restricción significativa), se pueden determinar todos los vectores de estado poblacional y todas las probabilidades de supervivencia por edad y tiempo, sin resolver ecuaciones no lineales.

Tener en cuenta que  $\gamma_{i,t}(1-p_{i,t}) = 1-p_{i,t} - \delta_{i,t}$ . También resulta que  $C_{i,t} = \gamma_{i,t}(1-p_{i,t})N_{i,t}$  para  $i=1, k+$  y que  $N_{i+1,t+1} = N_{i,t} p_{i,t}$ ,  $i=1, k-2$ , luego se tiene que

$$C_{i,t} = \gamma_{i,t}(1-p_{i,t})N_{i,t} = \gamma_{i,t}(1-p_{i,t}) \frac{1}{p_{i,t}} N_{i+1,t+1}.$$

#### 4.4.1 Procedimiento de cálculo

Para todo tiempo  $t$ :

- 1) El número de ejemplares para el último tiempo  $t_m$  se calcula con la fórmula:

$$N_{i,t_m} = C_{i,t_m} \frac{1}{\gamma_{i,t_m}(1-p_{i,t_m})} = C_{i,t_m} \frac{1}{1-p_{i,t_m} - \delta_{i,t_m}}, \text{ para } i=1, k+$$

Sea  $t=t_m-1$

- 2) se calcula  $p_{i,t} = \frac{1-\delta_{i,t}}{\frac{C_{i,t}}{N_{i+1,t+1}} + 1}$  para  $i=1, k-2$ .

Luego se calcula  $N_{i,t} = \frac{N_{i+1,t+1}}{p_{i,t}}$ ,  $i=1, k-2$ .

- 3) para la edad  $k-1$  y el grupo  $k+$ , teniendo en cuenta las ecuaciones de captura y de la dinámica poblacional se obtiene:

$$p_{k-1,t} = N_{k+,t+1} \frac{1 - \delta_{k-1,t,t}}{C_{k-1,t} + C_{k+,t} + N_{k+,t+1}}$$

Luego se calculan:

$$N_{k-1,t} = \frac{C_{k-1,t}}{1 - p_{k-1,t} - \delta_{k-1,t}} \text{ y } N_{k+,t} = \frac{C_{k+,t}}{1 - p_{k-1,t} - \delta_{k-1,t}}$$

- 4) El procedimiento 2) y 3) se repite retrocediendo en el tiempo.

Este procedimiento permite para calcular los números de ejemplares por edad al comienzo de cada tiempo, para todas las edades. Además quedan calculadas las probabilidades de supervivencia por edad.

### Comentario

Notar que con el MSSIM se cambia la visión clásica de modelos estructurados basados en tasas instantáneas de mortalidad por pesca y naturales por edad, a modelos basados en las probabilidades de supervivencia por edad y probabilidades de morir naturalmente, donde estas últimas son posibles de estimar por trabajos de campo. Las tasas instantáneas de mortalidad natural son muy difíciles de ser estimadas a partir de muestreos en el mar y frecuentemente se utilizan estimadores indirectos basados en diferentes supuestos, en general sin posibilidad de ser validados. De no ser posible estimar las probabilidades de morir naturalmente se puede optar por considerar las mismas como parámetros del modelo, pero esto requiere de considerar datos convenientes (puntos de anclaje) para definir la solución (índices por edad, estructuras de edades y biomasa inicial).

La simplicidad de cálculo seguramente será un punto a favor de este tipo de modelos, aún cuando se encuentre sobre-parametrizado.

Aunque algún lector podría preguntarse sobre porqué no se plantearon directamente a las tasas instantáneas de mortalidad natural como parámetros del modelo, en vez de utilizar las probabilidades de morir por razones naturales, esto tiene una razón importante que es la simplicidad del planteo MSSIM, donde los  $\delta_{i,t}$  intervienen con relaciones sencillas en las fórmulas y especialmente en relación a las probabilidades de supervivencia, a diferencia de las tasas instantáneas de mortalidad natural que aparecen no linealmente (en funciones exponenciales) en varias fórmulas de la dinámica poblacional; otra razón es la acotación de los  $\delta_{i,t}$  en valores conocidos (entre cero y uno) a diferencia de las tasas instantáneas de mortalidad cuyos valores dependen entre otras cosas, del nivel de abundancia.

### 4.5 Cálculo a posteriori de las tasas instantáneas de mortalidad

Adicionalmente, si se deseara calcular las tasas instantáneas de mortalidad por pesca y naturales (asumiendo la validez de la ecuación de captura de Baranov), se procede a posteriori de todo el cálculo, de la siguiente manera:

Se calcula  $PE_{i,t} = \frac{C_{i,t}}{N_{i,t}}$  (la proporción de extracción) y luego

$$F_{i,t} = PE_{i,t} \frac{\ln(p_{i,t})}{p_{i,t} - 1} \quad \text{y} \quad M_{i,t} = \ln\left(\frac{1}{p_{i,t}}\right) \left[1 + \frac{PE_{i,t}}{p_{i,t} - 1}\right]$$

para  $i = 1, k +$  y  $t = t_1, t_m$ . ♦

Notar que cada tasa instantánea de mortalidad depende de la probabilidad de supervivencia y de la proporción de extracción correspondiente a la edad y tiempo.

#### 4.6 Cambios en el patrón de extracción

Las probabilidades de supervivencia por edad pueden cambiarse para producir un cambio en patrón de extracción, hacia el futuro: si las proporciones de extracción por edad fueron  $PE_{i,t_m} = 1 - p_{i,t_m} - \delta_{i,t_m}$ , y la propuesta de nueva proporción de extracción fuera

$$PE'_{i,t_m} = 1 - \gamma_i p_{i,t_m} - \delta_{i,t_m}, \text{ de aquí se despeja } \gamma_i = \frac{1 - \delta_{i,t_m} - PE'_{i,t_m}}{p_{i,t_m}}, \quad i = 1, k +.$$

Las nuevas probabilidades de supervivencia por edad son:  $p'_{i,t} = \gamma_i p_{i,t_m}$ ,  $i = 1, k +$ . Las probabilidades de morir por razones naturales no se cambian y se asumen iguales a  $\delta_{i,t_m}$ . Se ha puesto un subíndice  $t$  en  $p'_{i,t}$  para indicar que la misma se aplicará en un tiempo futuro al tiempo  $t_m$ . ♦

## Capítulo 5

### Un modelo bayesiano MSSIM y conclusiones sobre la sostenibilidad biológica, para la merluza (*Merluccius hubbsi*) al Sur de los 41°S, periodo 1998-2007

---

Se ha desarrollado una aplicación considerando varios resultados de esta Tesis. El lector interesado en estudiar el tema expuesto en esta Tesis desde un punto de vista de las aplicaciones puede leer esta aplicación primero, antes de leer las fundamentaciones formales escritas en los Capítulos anteriores. También puede leerse el trabajo de Aubone y Rodríguez (2012) en el cual aplican un modelo bayesiano, donde se estiman las tasas instantáneas de mortalidad natural variables por edad pero constantes en el tiempo, como una contribución inicial a la liberación de las tasas instantáneas de mortalidad. Por otro lado, la aplicación con datos reales para la merluza argentina (*Merluccius hubbsi*) es en sí un aporte interesante de esta Tesis, para evaluar este recurso pesquero con una nueva perspectiva metodológica; modelo de dinámica poblacional: MSSIM, estimación bayesiana de parámetros, liberación de restricciones sobre las tasas instantáneas de mortalidad natural por edad, liberación de la ecuación de captura de Baranov, utilización de puntos de anclaje, utilización de los indicadores ergódicos de sostenibilidad biológica para concluir sobre la explotación, etc.

#### 5.1 Introducción

Santos y Villarino (2011) desarrollaron para la merluza (*Merluccius hubbsi*) del stock al Sur de los 41°S, un Análisis de Cohortes (AC) (Pope, 1972), con el enfoque frecuentista de estimación de parámetros. Para el AC es necesario asumir que las tasas instantáneas de mortalidad natural por edad son menores o iguales a 0,3 y las tasas instantáneas de mortalidad por pesca se mantienen menores o iguales a 1,2 para mantener acotado el error relativo porcentual respecto de la fórmula de decrecimiento exponencial de Malthus en un 4% (Pope, 1972). Para la evaluación de merluza, las autoras antes mencionadas utilizan una  $M = 0,3$  constante para todas las edades, y tiempos. Por otro lado, Milessi (2009) estimó, una tasa instantánea de mortalidad natural de 0,843 para los adultos y de 1,226 para los juveniles de merluza del Golfo San Matías. Ocampo (2010), también para la merluza del Golfo San Matías, estimó una  $M = 0,6506$  promedio para todas las edades. Sánchez *et al.* (2008), estimaron para la merluza adulta un valor de tasa instantánea de mortalidad natural de 1,076 y de 1,339 para la merluza juvenil, del Golfo San Jorge.

Considerando la posibilidad de que las tasas instantáneas de mortalidad natural fueran diferentes por edad, Aubone y Rodríguez (2012) desarrollaron un Análisis de Cohortes Modificado (ACM) (Hernández y Perrotta, 2008) con estimación de parámetros por el enfoque bayesiano, definiendo un vector de tasas instantáneas de mortalidad natural por edad como parámetros del modelo, vector usado en todos los tiempos. El ACM permite obtener fórmulas para diferentes dominios de variación de las tasas instantáneas de mortalidad natural y por pesca, manteniendo el error respecto de la fórmula de Malthus, convenientemente acotado. En dicho trabajo se consideraron las fórmulas correspondientes a  $0 < M \leq 1$ ;  $0 \leq F \leq 2$  (Aubone, 2010). Las tasas instantáneas de mortalidad natural estimadas por este ACM promediaron para todas las edades un valor de 0,52.

Las estimaciones de biomasa poblaciones de merluza con  $M = 0,3$  mostraron históricamente valores considerablemente menores a los estimados en cruceros de investigación. Sin embargo, los resultados obtenidos en Aubone y Rodríguez (2012) permitieron estimar biomasa consistente con las estimadas en cruceros de investigación. Subestimaciones de las tasas instantáneas de mortalidad natural que se introducen en los modelos producen subestimaciones de biomasa y distorsión de las estructuras de edades poblacionales estimadas.

En vista de estos antecedentes se consideró importante realizar nuevas pruebas con un modelo estructurado por edades, sin prefijar las tasas instantáneas de mortalidad natural por edad y tiempo. Para ello se desarrolló un Modelo Secuencial Simplificado, un modelo estructurado por edades que no utiliza explícitamente tasas instantáneas de mortalidad natural pre-estimadas ni requiere resolver ecuaciones no lineales de captura. Aunque el MSSIM en general se encuentra sobre-parametrizado, con información de estructura de edades, índices por edad y una biomasa total de referencia (puntos de anclaje), puede lograrse una estimación de la dinámica poblacional.

La estimación de tasas instantáneas de mortalidad natural reviste suma dificultad en el ambiente marino. Sin embargo, mediante numerosos estimadores indirectos (muchos de los cuales utilizan los parámetros de crecimiento, por ejemplo y sólo para nombrar algunos: Pauly (1980); Taylor (1959); Jensen (1996); Cubillos (2003)) históricamente se han realizado estimaciones que permitieron el aporte de un dato esencial para los modelos estructurados por edades de dinámica de una población de peces explotada: una tasa instantánea de mortalidad natural pre-estimada. La notable variedad de estimadores y la incertidumbre real en los valores de mortalidad natural, su variabilidad temporal y causas, permiten sospechar el forzamiento de la estimación por estos métodos a un valor “más o menos confiable”.

Más actualmente, y con el advenimiento de mayor poder de cálculo por el avance tecnológico, algunos investigadores, por ejemplo Cook (2004), He *et al.* (2011), Lee *et al.* (2011), Lee *et al.* (2012), Aubone y Rodríguez (2012), proponen la estimación de las tasas instantáneas de mortalidad natural conjuntamente con la estimación de los parámetros del modelo estructurado. Aunque existe cierta controversia por este último proceder (Francis, 2012; Lee *et al.*, 2012), el no uso de la ecuación de captura de Baranov es la clave para no utilizar las tasas instantáneas de mortalidad tanto natural como por pesca. Esta es la propuesta que se trata a continuación. Las tasas instantáneas de mortalidad natural dadas por conocidas permiten resolver las ecuaciones de captura y determinar así las tasas instantáneas de mortalidad por pesca por edad, y de allí las probabilidades de supervivencia por edad y los reclutamientos. En este trabajo se calculan las tasas instantáneas de mortalidad natural a posteriori porque interesa su registro en el contexto de la innovación del modelo MSSIM y el interés por compararlas con los valores históricos, aunque provengan de diferentes metodologías. Pero no es objetivo obtener estimaciones de las tasas instantáneas de mortalidad natural. Aunque las tasas instantáneas de mortalidad por pesca también pueden calcularse a posteriori, se decidió obviar esto en todo el trabajo.

## **5.2 Programas desarrollados**

Para realizar el análisis se desarrolló el programa MSSIM v2012 (en lenguaje FORTRAN) que realiza el diagnóstico con un MSSIM, con estimación de parámetros con el enfoque bayesiano. También se desarrolló el programa ANERGSUST v2012 (en lenguaje FORTRAN) que resuelve el

Problema de Equilibrio Extremo (PEE) y evalúa los indicadores ergódicos de sostenibilidad biológica en los valores simulados de las probabilidades de supervivencia por edad de cada tiempo del periodo de evaluación. Este programa además estima la probabilidad de que cada indicador, en cada tiempo, pase el límite establecido (por el PEE) correspondiente (riesgo de no sostenibilidad).

### 5.3 Caso de estudio: la merluza (*Merluccius hubbsi*) stock al Sur de los 41°S

Se considera el periodo 1998-2007, años con datos de índices por edad, estructura de edades poblacional y biomasa de referencia para la merluza estudiada. Los datos utilizados son los mismos que se utilizaron para el trabajo de Aubone y Rodríguez (2012). En la Tabla 1 pueden verse los datos de la biología reproductiva y reclutamiento necesarios para el Análisis Ergódico de Sostenibilidad Biológica (AESB).

Tabla 1. Datos de la biología reproductiva. *Merluccius hubbsi*, Sur 41°S

Edad	Proporción hembras maduras	Fecundidad relativa (oocitos/kg)	Pesos medios (kg)	Número desoves parciales
1	0,007687	533.000	0,035	14
2	0,113730	533.000	0,145	14
3	0,441456	533.000	0,315	14
4	0,651086	533.000	0,543	14
5	0,749512	533.000	0,828	14
6	0,736687	533.000	1,165	14
7+	0,862824	533.000	1,552	14

$$prob = 1,5088 \times 10^{-6}$$

Edad	$\beta_i$
1	0,00305
2	0,18755
3	1,57943
4	4,02180
5	7,05298
6	9,75688
7+	15,22872

Tabla 2. Puntos de referencia límite para los indicadores ergódicos de sostenibilidad biológica. Merluza *Merluccius hubbsi*, Sur 41°S

Indicador	Límite
$\omega_1(p_m)$	0,59550
$\omega_1^*(p_m)$	0,57707
$\ p_m\ _\infty$	0,40450
$\phi(p)$	1
% máx(n°) edades 1+2	83,64

En la Tabla 2 pueden verse los valores límites de los indicadores ergódicos de sostenibilidad biológica y el porcentaje máximo de juveniles (edades 1 más 2), en número de individuos, admitido en la población en una situación de sostenibilidad biológica. La edad de primera madurez es de aproximadamente 2,62 años de edad (machos y hembras combinados). Los valores límites se obtienen de resolver el Problema de Equilibrio Extremo.

La merluza del *stock* al Sur de los 41°S se reproduce con regularidad en una temporada reproductiva que va de octubre a marzo del siguiente año. Con mayor intensidad la actividad reproductiva se realiza a comienzos de enero de cada año, determinándose nacimiento de cada cohorte el 1 de enero de cada año.

Se consideraron los años 1998 a 2007 con datos de capturas por edad y valores del índice de biomasa total en peso de campañas de investigación e índices de abundancia en número de individuos por edad, también de campañas de investigación. Los cruceros de investigación fueron realizados en el mes de agosto de cada año.

Las ecuaciones básicas de la dinámica poblacional son:

$$N_{i+1,t+1} = N_{i,t} p_{i,t}, \quad i = 1, k-2$$

$$N_{k+,t+1} = N_{k-1,t} p_{k-1,t} + N_{k+,t} p_{k+,t}$$

donde  $N_{i,t}$  es el número de individuos de edad  $i$  en el tiempo  $t$ , y  $p_{i,t}$  es la probabilidad de supervivencia de la edad  $i$  a la edad  $i+1$  en el tiempo  $t$ .

El número de clases de edad para la merluza es  $k = 7$ .  $7+$  es el grupo de edades mayores o iguales a 7.

Para estimar los parámetros del modelo se utilizaron índices por edad (para todas las edades) y un índice de biomasa total, todos provenientes de cruceros de investigación. El índice de biomasa total se relacionó con la biomasa estimada por el modelo de acuerdo a:

$$B_{camp,t+\Delta} = q B_{t+\Delta} + \varepsilon_{t+\Delta}, \quad \text{con } \varepsilon_{t+\Delta} \approx N(0, \sigma^2), \quad \text{donde } \Delta \text{ es la fracción del año transcurrida al momento del crucero de investigación, } q > 0.$$

Los índices por edad en número de individuos:  $I_{i,t+\Delta} = q_i N_{i+\Delta,t+\Delta} \eta_{i+\Delta,t+\Delta}$ , con  $\ln(\eta_{i+\Delta,t+\Delta}) \approx N(0, \sigma_{i,t+\Delta}^2)$ ,  $q_i > 0$ ,  $i = 1, k+$ .

Se consideró a la biomasa estimada en la campaña de investigación de 1998 (1.344.068 t,  $\Delta = 0,65$ ) como la biomasa inicial de referencia  $B_{ref}$ .

Se consideró la estructura de edades poblacional estimada en la campaña de 1998 como una estructura de edades poblacional de referencia  $\omega_{ref}$  (define puntos de anclaje).

Los parámetros del modelo son: el vector de probabilidades de supervivencia por edad del último año (2007); la matriz de  $\delta_{i,t}$ ,  $i=1,7+$  y  $t=1998,2007$ ;  $q$  y  $q_i$ ,  $i=1,7+$ . Se asumieron:

$p_{k-1,t} = p_{k,t}$  y  $\delta_{k-1,t} = \delta_{k,t}$  para todo  $t$ . El número total de parámetros es 44.

Se asumieron las siguientes distribuciones de probabilidades a priori:

Para las probabilidades de supervivencia por edad  $p_{i,t}$ : distribuciones de probabilidades uniformes en el intervalo  $[0,12; 1]$ .

Para los  $\delta_{i,t}$ : distribuciones de probabilidades uniformes en el intervalo  $[0,15; 0,8]$ .

Para  $q$  y  $q_i$ ,  $i=1,7+$ : distribuciones de probabilidades uniformes en el intervalo  $[10^{-8}; 10^{-4}]$ .

Se utilizó el algoritmo SIR (*Sampling Importance Resampling*) para obtener la muestra de parámetros.

#### 5.4 Criterios de aceptación de los vectores de parámetros

Para aceptar los vectores de parámetros en el proceso de simulación del algoritmo SIR se consideraron los siguientes criterios, los cuales se deben cumplir simultáneamente:

$$\begin{array}{lll}
 1) \frac{|B_{ref} - B_{1998}|}{B_{ref}} < 0,15 & 3) \forall t : 0,1B_{ref} \leq B_t \leq 4B_{ref} & 5) \forall t : C_{i,t} < N_{i,t} \\
 2) \|\omega_{ref} - \omega_{(1998)}\|_2 < 0,04 & 4) \forall t : N_{1,t} \leq 10^{12} &
 \end{array}$$

$B_t$  es la biomasa estimada por el modelo en el tiempo  $t$  al momento del crucero de investigación.  $\omega_{(1998)}$  es el vector estructura de edades poblacional estimado por el modelo para el año 1998 al momento del crucero de investigación.  $B_{ref}, \omega_{ref}$  son la biomasa y la estructura de edades del año 1998 estimadas con datos del crucero de investigación.

#### 5.5 Resultados obtenidos

Este ejemplo de aplicación para la merluza argentina se orienta a mostrar los resultados de un MSSIM con datos reales en un periodo corto de tiempo, para evitar cualquier superposición con la evaluación del recurso.

Los resultados pueden verse en las Figuras 1 a 6 y Tablas 3 a 11.

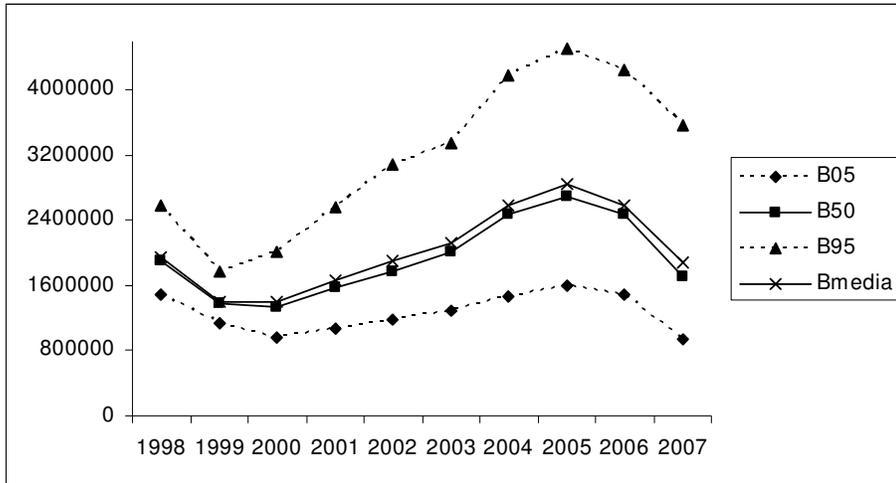


Figura 1. Percentiles de la biomasa estimada. *Merluccius hubbsi*, Sur 41°S

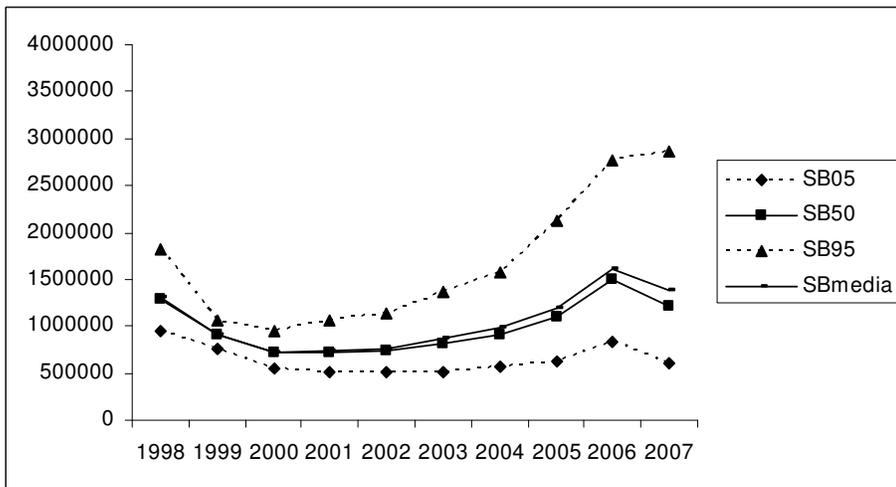


Figura 2. Percentiles de la biomasa desovante estimada. *Merluccius hubbsi*, Sur 41°S

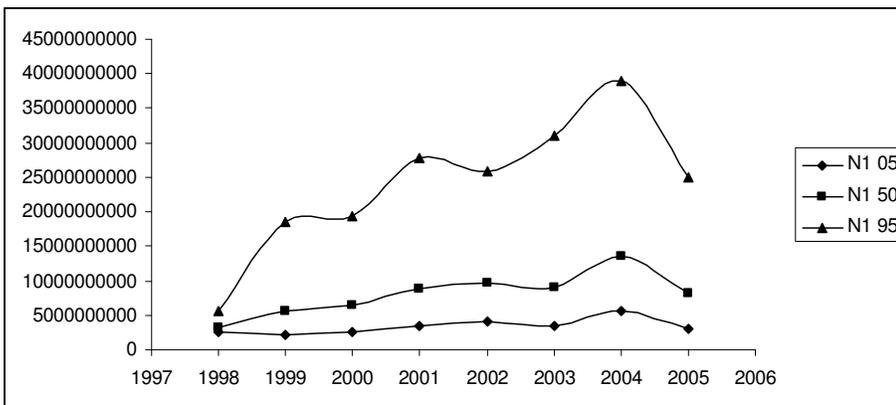


Figura 3. Percentiles del reclutamiento ( $N_1$ ) estimado. *Merluccius hubbsi*, Sur 41°S

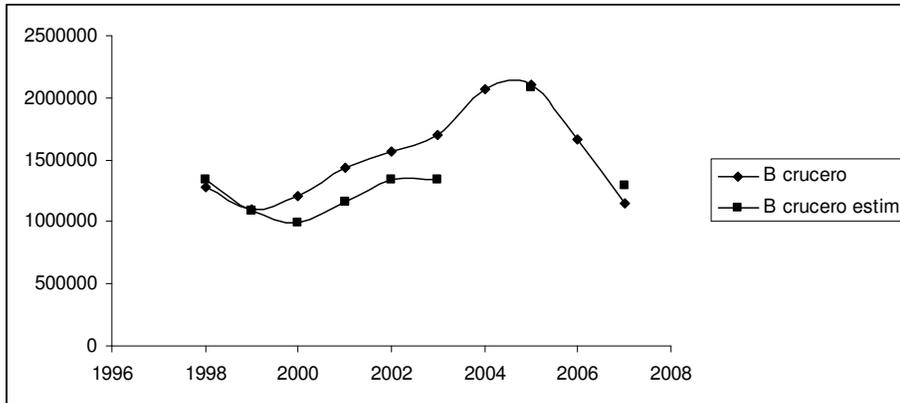


Figura 4. Biomasa estimada en cruceros de investigación y media de las biomásas estimadas por el modelo (al momento del crucero). *Merluccius hubbsi*, Sur 41°S

Las biomásas estimadas, biomasa desovante y reclutamientos muestran gran incertidumbre en el periodo de tiempo analizado (Figuras 1, 2 y 3). La biomasa poblacional media a comienzo de año se estimó con tendencia similar a del índice de biomasa total (Figura 4).

Por otro lado, los niveles de biomásas estimadas como de reclutamiento son notablemente superiores a las estimadas por Santos y Villarino (2011).

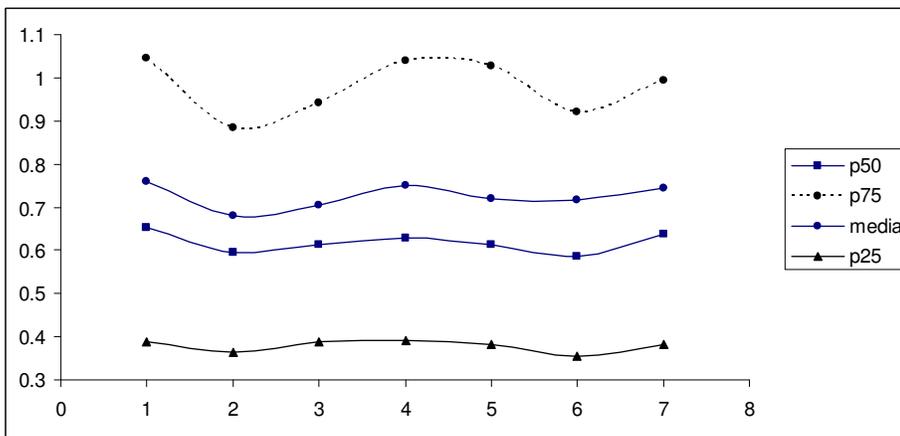


Figura 5. Tasas instantáneas de mortalidad natural. Percentiles y medias. *Merluccius hubbsi*, Sur 41°S

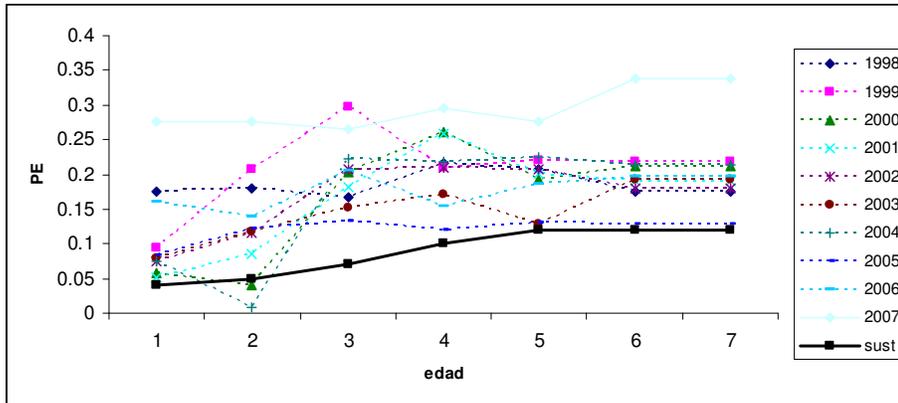


Figura 6. Patrones de extracción por año y propuesta de patrón de extracción aceptado como biológicamente sostenible. *Merluccius hubbsi*, Sur 41°S

**Nota:** Los valores de fertilidades se relacionan con variables de la biología reproductiva, si  $N_{1,t+1} = \sum_{i=1,k+} m_i N_{i,t}$  y  $m_i = fecrel_i pesom_i puestas_i mad_i$ , donde  $mad_i$  es la proporción de hembras maduras de la edad  $i$ ,  $puestas_i$  es el número de puestas de una hembra de edad  $i$ ,  $fecrel_i pesom_i$  es la fecundidad media de las hembras maduras de la edad  $i$ , entonces finalmente  $m_i = prob m_i'$  donde  $prob$  es la probabilidad de supervivencia de un ovocito a la edad 1. La estimación de  $prob$  se realizó considerando los reclutamientos estimados por el MSSIM y la producción de huevos estimada a partir de  $PH_t = \sum_{i=1,k+} m_i' N_{i,t}$ , y donde para cada tiempo se obtiene una estimación  $prob_t = \frac{N_{1,t+1}}{PH_t}$ . Para definir un valor de  $prob$ , se consideró como cota superior de los valores posibles  $prob_t$ , al valor del 75 percentil de la distribución de valores  $prob_t$ , para todos los tiempos (Tabla 1).

Tabla 3. Percentiles y promedio de las tasas instantáneas de mortalidad natural estimadas. MSSIM. *Merluccius hubbsi*, Sur 41°S, 1998-2007

Edad	p25	p50	p75	prom
1	0,38895	0,65395	1,04414	0,75889
2	0,36295	0,59372	0,88486	0,67955
3	0,38924	0,61190	0,94054	0,70517
4	0,39090	0,62968	1,03864	0,75138
5	0,38252	0,61393	1,02703	0,72002
6	0,35582	0,58708	0,92057	0,71685
7+	0,38193	0,63649	0,99214	0,74445

Promedio general: 0,72519

Tabla 4. Valores medios de  $M$  estimados para diferentes stocks de merluza (*Merluccius hubbsi*)

Aplicación/stock	MSSIM Sur 41°S	Sánchez <i>et al.</i> (2008) Golfo San Jorge	Milessi (2009) Golfo San Matias	Ocampo (2010) Golfo San Matias	Aubone y Rodríguez (2012) Sur 41°S	Santos y Villarino (2011) Sur 41°S
$M$ media estimada	0,7252	1,076 adultos 1,339 juveniles	0,843 adultos 1,226 juveniles	0,6506	0,52	0,3000

Es de destacar que el valor de  $M = 0,3$  comúnmente usado en evaluación de merluza (incluyendo el *stock* Norte de los 41°S), es menor que los valores de los percentiles 25 estimados para cada edad (Tabla 3). Los valores estimados por el MSSIM de tasas instantáneas de mortalidad natural se aproximan a las estimaciones obtenidas para la merluza del Golfo San Matías (Tabla 4). Recordar que en el MSSIM no es objetivo estimar tasas instantáneas de mortalidad. Aunque las poblaciones de merluza son diferentes, el estado de explotación también, y la metodología de estimación de las tasas instantáneas de mortalidad natural también, pareció interesante mostrar las estimaciones comparativamente.

Tabla 5. Riesgos\* asociados a los indicadores ergódicos de sostenibilidad biológica. *Merluccius hubbsi*, Sur 41°S, 1998-2007

Año\indicador	$\phi(p)$	$\omega_1(p)$	$\omega_1^*(p)$	$\ p\ _\infty$	Resultado de sostenibilidad
1998	0,712	0,466	0,818	0,052	NO SOSTENIBLE
1999	0,452	0,456	0,590	0,018	NO SOSTENIBLE
2000	0,352	0,334	0,472	0,012	NO SOSTENIBLE
2001	0,520	0,382	0,662	0,016	NO SOSTENIBLE
2002	0,662	0,498	0,762	0,032	NO SOSTENIBLE
2003	0,598	0,438	0,728	0,018	NO SOSTENIBLE
2004	0,542	0,382	0,622	0,038	NO SOSTENIBLE
2005	0,550	0,484	0,714	0,012	NO SOSTENIBLE
2006	0,834	0,738	0,918	0,086	NO SOSTENIBLE
2007	0,858	0,718	0,896	0,116	NO SOSTENIBLE
<b>interpretación</b>	productividad	estructura	estructura	supervivencia	
<b>Máximo admisible</b>	0,05	0,1	0,15	0,1	

$$* r(\phi(p)) = \Pr(\phi(p) < 1)$$

$$r(\omega_1(p)) = \Pr(\omega_1(p) > \omega_1(p_m)) \quad r(\omega_1^*(p)) = \Pr(\omega_1^*(p) > \omega_1^*(p_m))$$

$$r(\|p\|_\infty) = \Pr(\|p\|_\infty < \|p_m\|_\infty) \quad \text{Nota: } l = 3 \text{ para } \omega_1^*(p)$$

En la Tabla 5 pueden verse los resultados de estimar las probabilidades de superar los valores límites de los indicadores ergódicos de sostenibilidad (riesgos). El criterio de riesgo máximo aceptable fue de un valor igual a 0,1 para los indicadores  $\|p\|_\infty$ ;  $\omega_1(p)$ ; para el factor compensatorio máximo  $\phi(p)$  se consideró un riesgo máximo de 0,05 y para  $\omega_1^*(p)$  se consideró un riesgo máximo de 0,15. A partir de los resultados de la Tabla 5 se concluye sobre la no sostenibilidad biológica en ese periodo de años 1998-2007 debido a problemas de estructura poblacional y productividad principalmente en el largo plazo.

Tabla 6. Vectores estructura de edades medios estimados para cada año. *Merluccius hubbsi*, Sur 41°S, 1998-2007

1998	0,37851	0,28804	0,22283	0,06650	0,02930	0,00904	0,00577
1999	<b>0,69066</b>	0,13148	0,09348	0,05725	0,01612	0,00705	0,00397
2000	<b>0,66567</b>	0,21786	0,05844	0,03305	0,01632	0,00488	0,00379
2001	<b>0,68600</b>	0,20733	0,07073	0,02078	0,00931	0,00337	0,00248

2002	<b>0,64149</b>	0,25533	0,07222	0,01923	0,00685	0,00300	0,00188
2003	<b>0,63871</b>	0,23873	0,09229	0,02086	0,00509	0,00247	0,00184
2004	<b>0,69340</b>	0,20717	0,06685	0,02477	0,00506	0,00135	0,00141
2005	<b>0,50493</b>	<b>0,33615</b>	0,12408	0,02405	0,00797	0,00160	0,00121
2006	0,44430	0,28779	0,18158	0,06762	0,01296	0,00407	0,00168
2007	0,36183	0,28182	0,19724	0,10194	0,04638	0,00720	0,00361

En negrita: se supera  $\omega_1(p_m)$  o el aporte de individuos de 1 y 2 en porcentaje es mayor o igual 83,64%.

En la Tabla 6 pueden verse las estructuras de edades poblaciones medias en los años considerados y se observan desbalances hacia los juveniles en casi todos los años indicando esto un deterioro de la estructura poblacional en dichos años (juvenilización poblacional) que no se corrige con las probabilidades de supervivencia estimadas mantenidas en el tiempo (los indicadores de estructura indican no sostenibilidad en el largo plazo).

Tabla 7. Puntos de anclaje de los parámetros del MSSIM. *Merluccius hubbsi*, Sur 41°S, 1998-2007

Edad\Año	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007
1	X	X	X	X	X	X				
2	X	X	X	X	X	X				
3	X	X	X	X	X	X				
4	X	X	X	X	X	X				
5	X	X	X	X	X	X				
6	X	X	X	X	X	X				
7+	X	X	X	X	X	X				

En la Tabla 7 pueden observarse los puntos de anclaje de los parámetros utilizados. Notar la buena cantidad de puntos de anclaje. Los puntos de anclaje sirven para forzar la definición de los resultados y definirlos. En el caso bayesiano lo que se contempla son las distribuciones suficientemente informativas a posteriori de los parámetros. Cuanto más lo sean, mejor acondicionado se dirá el modelo planteado.

Tabla 8. Estadística básica de las probabilidades de supervivencia por edad del año 2007 (distribuciones a posteriori). *Merluccius hubbsi*, Sur 41°S, 1998-2007

Estadístico \Edad	1	2	3	4	5	6	7+
p05	0,13539	0,13895	0,14109	0,13329	0,14005	0,13156	0,13156
p10	0,15870	0,15540	0,15510	0,14829	0,15238	0,14895	0,14895
p25	0,21503	0,22725	0,21513	0,20243	0,20893	0,19225	0,19225
p50	0,32580	0,32980	0,31625	0,30640	0,31610	0,30375	0,30375
p75	0,46463	0,45883	0,45775	0,43483	0,46748	0,39953	0,39953
p90	0,58712	0,60725	0,57535	0,55238	0,61338	0,52653	0,52653
p95	0,65653	0,67998	0,63566	0,59131	0,66751	0,59087	0,59087
media	0,35126	0,35751	0,34418	0,33130	0,34953	0,31830	0,31830
varianza	0,02695	0,02769	0,02451	0,02308	0,02835	0,02080	0,02080
CV	0,46739	0,46546	0,45487	0,45860	0,48169	0,45313	0,45313

Tabla 9. Estadística básica de las probabilidades de morir por razones naturales del año 2007 (distribuciones a posteriori). *Merluccius hubbsi*, Sur 41°S, 1998-2007

Estadístico \ Edad	1	2	3	4	5	6	7+
p05	0,17091	0,16789	0,17469	0,16685	0,16689	0,16514	0,16514
p10	0,18694	0,18089	0,19907	0,18681	0,18239	0,17630	0,17630
p25	0,24578	0,23080	0,26015	0,23863	0,23500	0,22230	0,22230
p50	0,35900	0,33975	0,37140	0,34480	0,34820	0,32165	0,32165
p75	0,49695	0,49083	0,50050	0,48030	0,49423	0,44600	0,44600
p90	0,61712	0,62293	0,62732	0,62010	0,63082	0,55301	0,55301
p95	0,69216	0,68822	0,68582	0,68292	0,68270	0,64237	0,64237
media	0,38156	0,37533	0,39300	0,37336	0,37863	0,34904	0,34904
varianza	0,02535	0,02699	0,02591	0,02628	0,02727	0,02202	0,02202
CV	0,41729	0,43772	0,40961	0,43421	0,43614	0,42517	0,42517

En las Tablas 8 y 9 se observan las estadísticas básicas de las distribuciones a posteriori de los parámetros (probabilidades de supervivencia por edad y probabilidades de morir por razones naturales) para el año 2007. Estas distribuciones muestran buena información.

Tabla 10. Probabilidades de morir por la pesca (C/N) medios. *Merluccius hubbsi*, Sur 41°S, 1998-2007

1998	0,17558	0,18028	0,16648	0,21625	0,20731	0,17489	0,17489
1999	0,09396	0,20834	0,29659	0,20894	0,22026	0,21863	0,21863
2000	0,05827	0,04051	0,20379	0,26101	0,19326	0,21112	0,21112
2001	0,05090	0,08581	0,18239	0,58070	0,20186	0,19092	0,19092
2002	0,07452	0,11648	0,20648	0,20864	0,20731	0,18074	0,18074
2003	0,07849	0,11774	0,15206	0,17123	0,12826	0,19290	0,19290
2004	0,07548	0,00933	0,22344	0,21807	0,22454	0,21327	0,21327
2005	0,08238	0,12137	0,13173	0,11975	0,13068	0,12748	0,12748
2006	0,16010	0,13881	0,20603	0,15507	0,18556	0,19777	0,19777
2007	0,27573	0,27524	0,26525	0,29607	0,27513	0,33814	0,33814

Tabla 11. Propuesta de patrón de extracción y su análisis de sostenibilidad biológica

Edad	1	2	3	4	5	6	7+
PE	0,04	0,05	0,07	0,10	0,12	0,12	0,12

indicador	$\phi(p)$	$\omega_1(p)$	$\omega_1^*(p)$	$\ p\ _\infty$	Resultado de sostenibilidad
riesgo	0,040	0,078	0,122	0,000	SE ACEPTA LA SOSTENIBILIDAD
Máximo admisible	0,05	0,1	0,15	0,1	

En la Figura 6 pueden observarse los patrones de extracción para los años del periodo analizado. Los mismos corresponden a probabilidades de supervivencia por edad considerados como no sostenibles. Para proponer un patrón de extracción que aceptara los criterios de riesgo asumidos, se consideró el  $PE = (0,04; 0,05; 0,07; 0,10; 0,12; 0,12; 0,12)$ . Este patrón de extracción tiene un promedio de reducción del 70% de los valores del patrón de extracción medio del año 2007 (Tabla 10). El mismo es aceptado como biológicamente sostenible (Tabla 11).

## 5.6 Conclusión

No debe sorprender el nivel de tasas instantáneas de mortalidad natural grande (promedio de 0,725), si se compara con el valor de 0,3 usualmente utilizado por los evaluadores. La visión de un nivel “adecuado” de tasa instantánea de mortalidad natural para una especie demersal, comparada con una pelágica (por ejemplo) viene de estimaciones clásicas de tasas instantáneas de mortalidad natural, en general con cierta arbitrariedad generada por el desconocimiento real de la misma. Los niveles de tasas de mortalidad natural estimados por este modelo producen unas estimaciones de biomasa, biomasa desovante y reclutamiento mayores, si se las compara con las estimaciones obtenidas por el AC frecuentista con 0,3 como tasa instantánea de mortalidad natural (Santos y Villarino, 2011), y por el ACM bayesiano con tasas instantáneas de mortalidad natural variables (Aubone y Rodríguez, 2012), para el mismo periodo. Sin embargo, aunque las estimaciones indican mayor biomasa, también es mayor la mortalidad, por ello los indicadores ergódicos de sostenibilidad biológica tienen la palabra. Los indicadores ergódicos de sostenibilidad biológica aplicados a este ejemplo permiten concluir con gran probabilidad (gran riesgo biológico) (Tabla 5), la no sostenibilidad bajo las probabilidades de supervivencia por edad correspondientes en el periodo de evaluación. La Tabla 6 muestra en términos medios el desbalance hacia los juveniles de la estructura de edades de cada año.

En la Tabla 11, se propone un patrón de extracción para el cual los indicadores ergódicos de sostenibilidad biológica permiten aceptar la sostenibilidad (se observan pequeños riesgos asociados).

Nota: esta aplicación fue realizada con el único objetivo de mostrar resultados concretos sobre datos reales. No es la evaluación del recurso ni se pretende discutir sobre el estado actual de la merluza al sur de los 41°S.

## Capítulo 6

### Manejo de la recuperación de recursos pesqueros

---

#### 6.1 Introducción

Como resultado de muchos colapsos experimentados en recursos explotados, el manejo pesquero se ha centrado últimamente en la recuperación de las poblaciones biológicas.

Los colapsos de poblaciones naturales pueden deberse a razones naturales por inestabilidad inherente a la dinámica poblacional, o inestabilidad en las interacciones con otras especies, e inclusive por cambios inducidos por la actividad humana. Independientemente de las causas del colapso, conocer las condiciones para el éxito en la recuperación o la posibilidad de fracaso de la misma, es muy importante especialmente si el esfuerzo se realiza en el manejo con la ayuda de la naturaleza.

El manejo para la recuperación es entonces de particular interés. Una pregunta básica que uno se hace es: ¿es la recuperación posible? Intuitivamente podríamos pensar que si se remueven las causas que llevaron a la declinación de la abundancia, por ejemplo la captura excesiva, la población podría recuperarse. Lamentablemente hay ejemplos donde esto no se cumple. Después de cinco centurias pescando bacalao canadiense, el mismo se extinguió en términos pesqueros, en 1992. La recuperación no se ha logrado aún cerrando la pesquería.

La pesca introduce cambios en las cadenas alimentarias, en la genética de las poblaciones sobre las que impacta y en la estructura de los ecosistemas, y afecta significativamente la probabilidad de recuperación. Aun removiendo las causas principales es probable que algunos cambios en la composición de la comunidad, sólo permitan alcanzar un estado de equilibrio alternativo. Con esto se debe entender que si una población biológica logra estabilizarse luego de una gran perturbación mantenida en el tiempo, puede hacerlo en un nuevo estado de equilibrio muy diferente del estado de partida de la explotación. Por lo tanto, la potencial capacidad de explotación en un equilibrio determinado puede variar respecto del virgen. Entonces cuando se hable de recuperación debe entenderse esto en términos de lograr un estado poblacional mejor al actual (en algunos aspectos) y siempre buscando la sostenibilidad biológica, que puede o no ser un estado de sostenibilidad económica en el nivel de actividad conocida.

La no sostenibilidad debida a sobre-explotación seguramente generará un daño ecológico y luego afectará a la actividad humana degradándola. Por eso es importante que el hombre busque los medios para explotar los recursos naturales pero preservando la biodiversidad y preservando los recursos para una explotación sostenible. Llegado al extremo de tener que desarrollar un plan de recuperación, para el éxito o fracaso de la misma, es esencial lo que ocurra en la población a pequeñas densidades, especialmente con el proceso reproductivo y reclutamiento. La metodología planteada en esta Tesis tiene en cuenta esto.

Si el proceso de reclutamiento es no compensatorio esto es, disminuye la velocidad de variación del reclutamiento al disminuir la biomasa desovante, entonces es posible tener dificultades para la recuperación. Por fortuna, Myers *et al.* (1995) estudiaron 128 *stocks* de peces explotados y solo encontraron 3 de ellos con un efecto no compensatorio del reclutamiento. A partir de esto tal vez es esperable que la recuperación sea posible para muchas poblaciones de peces, por lo menos a partir

de la compensación del reclutamiento. Sin embargo la interacción con otras especies puede inhibir el proceso de recuperación.

Por lo que se observa, para manejar exitosamente la recuperación, es que se requiere un adecuado conocimiento de la historia de vida, de la dinámica de las poblaciones y el rol de las interacciones inter-específicas de las especies relacionadas. Todo este conocimiento científico requiere de programas de investigación que dependiendo del tema necesitarán diferentes tiempos de desarrollo, por ello planificar la recuperación de un recurso pesquero y arbitrar los medios para la misma, necesita de investigación y previsión.

Las poblaciones naturales muestran fluctuaciones de biomasa en el tiempo. Para asegurar de alguna manera el éxito de un plan de manejo, es necesario establecer límites o umbrales a la captura. Estos límites están relacionados con los límites naturales que tiene una población para reponer individuos, supervivencia y consideraciones sobre las fluctuaciones naturales de la abundancia y los factores que la afectan.

Para incrementar la expectativa de capturas a largo plazo, la estrategia de captura debe ser de tal forma que reduzca el riesgo de una disminución de biomasa (total, desovante, reclutamiento) y en el caso de poblaciones estructuradas por edades, que mantenga una estructura de edades que favorezca el éxito reproductivo.

Las estrategias de captura deben entonces contemplar umbrales de captura que presuponen se obtienen de valores umbrales de ciertos indicadores de sostenibilidad biológica de la población (de productividad, de estructura de edades y de compensación).

Una estrategia de manejo pesquero que tienda a mantener constantes las probabilidades de supervivencia por edad es conveniente para la sostenibilidad biológica y necesaria para el enfoque ecosistémico.

Así, es necesario establecer condiciones para la factibilidad del manejo pesquero con probabilidades de supervivencia constantes. Se verá esto a continuación.

## 6.2 Captura con probabilidades de supervivencia constantes

Para una población estructurada por edades, una estrategia de captura posible es a probabilidades de supervivencia por edades constantes. También podría explotarse con captura constante, o lo que es más común, a proporciones de extracción por edad constantes, con probabilidades de supervivencia constantes. Esta última opción es usual en Biología Pesquera tradicional, donde se suponen las probabilidades de supervivencia constantes, y la denominada *tasa o intensidad de explotación* ( $\gamma = \frac{F}{Z}$ ) también constante. Aquí  $F$  es la tasa instantánea de mortalidad por pesca y

$Z$  es la tasa instantánea de mortalidad total, donde  $p = e^{-z}$ . Al asumir  $\gamma, Z$  constantes, se supone además que cada proporción de extracción por edad ( $PE_{i,t}$ ,  $i=1, k+$ ) (probabilidad de que un individuo de dicha edad muera por la pesca) es constante ( $k+$  es el grupo de edades mayores o iguales a  $k$ ).

Dado que el número de individuos capturados es  $C_{i,t} = \gamma_{i,t}(1 - p_{i,t})N_{i,t}$  ( $p_{i,t}$  es la probabilidad de supervivencia de un individuo de edad  $i$  en el tiempo  $t$ ;  $\gamma_{i,t}$  es la intensidad de explotación de la edad  $i$  en el tiempo  $t$ ) y el número de individuos que mueren por razones naturales es  $M_{N_{i,t}} = (1 - \gamma_{i,t})(1 - p_{i,t})N_{i,t}$ , se tiene que si  $\forall t : PE_i = PE_{i,t}$ , entonces  $1 - p_{i,t} - PE_i = (1 - \gamma_{i,t})(1 - p_{i,t})$ .

## Observaciones

Notar que  $C = \gamma(1-p)N$  es una ecuación de captura general que no depende de las tasas instantáneas de mortalidad (definidas considerando una ecuación de captura particular), ni supuesto alguno sobre una ecuación de captura que las contenga. Por ejemplo, en el modelo de dinámica estructurado por edades denominado MSSIM no se utilizan las tasas instantáneas de mortalidad ni ninguna ecuación de captura en particular, sino la general  $\frac{C}{N} = \gamma(1-p)$ . Este modelo, con buenos puntos de anclaje es una alternativa para desarrollar un diagnóstico robusto (ver Capítulo 4). Tener en cuenta que las definiciones de las tasas instantáneas de mortalidad por pesca y natural provienen del planteo de una ecuación diferencial de captura:  $\frac{dC_t}{dt} = F N_t$ , cuya validez en cada caso también es necesario considerar.

Notar que un patrón de extracción constante, sumado a probabilidades de supervivencia constantes por edades, necesariamente asume que las probabilidades de morir naturalmente son constantes por edades. Este supuesto podría ser válido en situaciones particulares de estabilidad del medio ambiente y poblacional, pero hay que ser cuidadoso para extrapolarlo. Debe notarse sin embargo, que estos supuestos son usados sin consideración alguna en evaluación de numerosos recursos pesqueros marinos, para realizar proyecciones del estado poblacional y recomendar acciones de manejo. Un ejemplo de este proceder ocurre en el Análisis de Rendimiento por Recluta de Thompson y Bell (1934) (Aubone, 2010), en el cual la proyección se realiza a largo plazo, por lo cual el supuesto de que la probabilidad de morir por razones naturales es constante se considera válido a largo plazo. Además estos supuestos se trasladan sobre los puntos biológicos de referencia asociados, por ejemplo a este análisis de rendimiento por recluta ( $F_{0.1}, F_{\max}$ ). Por ello, se deben contrastar los supuestos de una metodología, para su aplicación en el recurso pesquero estudiado.

### 6.3 Estrategia de manejo pesquero para mantener constantes las probabilidades de supervivencia por edad

Las medidas de manejo pesquero impactan directamente sobre las proporciones de extracción por edad  $PE_{i,t}$ :  $PE_{i,t} = S_{i,t} v_{i,t} \kappa_{i,t}$ , con  $\kappa_{i,t}$  la proporción de individuos que están accesibles a la pesca de la edad  $i$  en el tiempo  $t$  (asociada a un área de veda);  $v_{i,t}$ , es la proporción de individuos accesibles que puede ser encontrada (es vulnerable a la pesca) por los pescadores, de edad  $i$  en el tiempo  $t$  (asociada al esfuerzo pesquero, tecnología de búsqueda y experiencia de los pescadores, entre otros factores), y  $S_{i,t}$  es la proporción de individuos vulnerables a la pesca que son capturados, también de edad  $i$  en el tiempo  $t$  (asociada al arte de pesca) (Aubone, 2004 a, 2010).

Si  $\delta_{i,t} = (1-\gamma_{i,t})(1-p_{i,t})$ , se tiene que  $1-PE_{i,t} - \delta_{i,t} = p_{i,t}$ .

Como  $\delta_{i,t}$  es la probabilidad de morir por razones naturales, y ésta varía en el tiempo (no controlada por el hombre), si  $PE_{i,t}$  es constante en el tiempo, resulta que necesariamente las probabilidades de supervivencia por edad  $p_{i,t}$  deberían variar en el tiempo acompañando la variación en  $\delta_{i,t}$  (aumenta  $\delta_{i,t}$ , disminuye  $p_{i,t}$  y viceversa).

Sea  $1 - PE_{i,t} - \delta_{i,t} = p_{i,t}$ , ahora con  $PE_{i,t}$  variable en el tiempo. El factor  $PE_{i,t}$  podría modificarse en cada tiempo, de acuerdo al conocimiento de  $\delta_{i,t}$ , para mantener constante  $p_{i,t}$ . Notar también que deberá ser  $PE_{i,t} + \delta_{i,t} = u$  constante, por lo que un aumento de la probabilidad de morir por razones naturales en individuos de una determinada edad, debería llevar a reducir la proporción de extracción de dicha edad, y viceversa.

Es de destacar la importancia de tener capacidad científica de estimación de la probabilidad de que un individuo de edad  $i$  en el tiempo  $t$  muera por razones naturales (para cada edad).

En evaluación de recursos pesqueros tradicional, el término que juega el mismo rol que esta probabilidad de morir por razones naturales es la tasa instantánea de mortalidad natural, que debe ser estimada a priori de cualquier proyección del estado del recurso. Sin embargo, las tasas instantáneas de mortalidad natural por edad son muy difíciles de ser estimadas. Existen numerosas metodologías indirectas de estimación que se utilizan clásicamente para obtener un valor de tasa instantánea media de mortalidad natural, pero la incertidumbre de obtener un valor realmente representativo es muy grande. Esto se acrecienta cuando se pretende estimar tasas instantáneas de mortalidad natural por edad en vez de un valor medio para todas las edades. Pero además es bastante común suponer constantes las tasas instantáneas de mortalidad natural en diferentes tiempos y muchas veces se utiliza un solo valor para todas las edades y tiempos. Como ya se ha discutido en este trabajo, esto puede llevar a errores y distorsiones de la dinámica poblacional estimada.

#### 6.4 Manejo adaptativo. Area de veda móvil

La probabilidad de morir por la pesca  $\frac{C}{N} = \gamma(1-p)$  depende de los dos factores  $\gamma, p$  que no son totalmente independientes. Se requiere que la estimación de estos factores se realice conjuntamente. Así el manejo pesquero debe ser adaptativo pues el factor  $\gamma$  en general varía de un tiempo al siguiente. Una manera de operar en la práctica:

- a) proponer (y esto para cada edad) para un tiempo  $t$ :  $\frac{C_t}{N_t} = \gamma(1-p)$ , luego de transcurrida dicha unidad de tiempo,
- b) estimar  $\gamma_t, p_t$ :  $\frac{C_t}{N_t} = \gamma_t(1-p_t)$  y proponer para el tiempo  $t+1$ :  $\frac{C_{t+1}}{N_{t+1}} = \gamma_t(1-p)$  (para cada edad).

Nota: la estimación se realiza con el modelo de dinámica poblacional.

Para traducir esto a medidas concretas de manejo pesquero:

$$\frac{C_t}{N_t} = S v_t \kappa_t = \gamma_t (1 - p_t) \Rightarrow S v_t \kappa_t \frac{1 - p}{1 - p_t} = \gamma_t (1 - p)$$

Si se asume que  $\gamma_{t+1} = \gamma_t$  y  $v_{t+1} = v_t$  como predicción, puede definirse  $\kappa_{t+1} = \kappa_t \frac{1 - p}{1 - p_t} = \frac{\gamma_t}{v_t} \frac{1 - p}{S}$ .

Notar que si  $p_t < p$  resultará  $\kappa_{t+1} < \kappa_t$  (disminuye la accesibilidad) y si  $p_t > p$  resultará  $\kappa_{t+1} > \kappa_t$  (se aumenta la accesibilidad).

Este esquema de recálculo de las accesibilidades por edad requiere de actualización del diagnóstico en cada tiempo. Además se requiere de conocer en cada tiempo la distribución espacial del recurso, estructurada por edades para convertir las accesibilidades por edad en un área concreta de veda. Por otro lado, las estimaciones de las vulnerabilidades por edad  $v_t$  podrían correlacionarse con el esfuerzo pesquero realizado, lo que tal vez permitiría predecir las vulnerabilidades del tiempo  $t + 1$  en función del esfuerzo pesquero, y contar así con la posibilidad de una medida de regulación del mismo.

## 6.5 Incertidumbre

Observar que  $\gamma_t, v_t, p_t, S$  se estiman, y en un proceso iterativo la accesibilidad  $\kappa_t$  puede considerarse una variable aleatoria, siendo todos los factores variables aleatorias. Sin embargo es necesario en la práctica fijar un valor de  $\kappa_{t+1}$  por edad, que sea precautorio, para establecer así un área de veda determinada.

Se plantea el siguiente criterio para determinar  $\kappa_{t+1}$  atendiendo a la incertidumbre en los factores antes mencionados:

$$\text{Buscar } \kappa_{t+1} : \Pr(|S v_t \kappa_{t+1} - \gamma_t(1-p)| < \varepsilon) = \text{Max}_{\kappa} \Pr(|S v_t \kappa - \gamma_t(1-p)| < \varepsilon)$$

Para  $\varepsilon > 0$  pequeño. Por ejemplo  $\varepsilon = 0,01$ .

La estimación de  $\kappa_{t+1}$  puede hacerse por Simulación de Monte Carlo, una vez realizado el diagnóstico del recurso. En la simulación  $\gamma_t, v_t, S$  se consideran variables aleatorias, no así  $\kappa_{t+1}$ .

Considerada la selectividad media  $S$  aplicada en la pesquería, la generación de valores de  $v_t, \gamma_t$  por edad debe contemplar la correlación existente entre estas dos variables, por edad y por edades. Para poder estimar  $v_t$  es necesario que se respeten las dos medidas de manejo pesquero básicas:

área de veda y selectividad media en la pesquería:  $v_t = \gamma_t \frac{1-p_t}{S \kappa_t}$ , donde  $\gamma_t, p_t$  se estiman a partir del

modelo de dinámica poblacional. Notar que la estimación de  $S$  requiere de una investigación en el campo de selectividad de las artes de pesca, independiente del modelo de diagnóstico.

## 6.6 Conclusiones

Un manejo con probabilidades de supervivencia constante es factible pero no es compatible con la estrategia de captura proporcional a la abundancia (estrategia clásica para proyectar (definir capturas máximas permisibles)) a menos que la probabilidad de morir por razones naturales sea constante. Tampoco una captura constante por edad en el tiempo permite mantener constantes las probabilidades de supervivencia.

Es necesario desarrollar un plan de manejo adaptativo para adecuar las proporciones de extracción a los cambios naturales en las probabilidades de morir por razones naturales por edad. La importancia de mantener estables las probabilidades de supervivencia por edad, y en valores adecuados a la biología reproductiva y reclutamiento (condiciones para la posible sostenibilidad

biológica), radica en que, bajo condiciones mínimas, la población tendría capacidad de estabilizarse biológicamente sostenible. Por otro lado, en estas condiciones es posible utilizar los indicadores ergódicos de sostenibilidad biológica para evaluar la dinámica asintótica poblacional.

El manejo básico de un recurso pesquero estructurado por edades contempla como medidas técnicas, la selectividad media de las artes de pesca, las áreas de veda (accesibilidad) y adicionalmente limitaciones del esfuerzo de pesca (Aubone, 2010). Las artes de pesca selectivas y el control de la accesibilidad mediante un área de veda permiten distribuir la captura máxima total, por edad. Pero además, la captura máxima permisible se deduce de las dos medidas de manejo básicas: selectividad y accesibilidad. Las medidas técnicas de manejo deben ser consistentes entre sí. El arte de pesca no puede cambiarse frecuentemente por los costos que implicaría, sin embargo el área de veda podría adecuarse para el manejo adaptativo tiempo a tiempo. Debe estudiarse la relación entre el esfuerzo pesquero y la vulnerabilidad, para también tener la posibilidad de adaptar el esfuerzo pesquero. En este caso la simulación debería realizarse condicionando  $\nu_i$  a un valor determinado de esfuerzo pesquero.

Este manejo adaptativo requiere fundamentalmente de contar con buenas estimaciones de las probabilidades de supervivencia por edad y de las proporciones de extracción por edad, en el último tiempo. De esta manera, la proyección contará con información fundamental actualizada. Por otro lado, el modelo de dinámica poblacional desarrollado debiera poder estimar estos parámetros lo más libre posible de supuestos (invalidables), de manera insesgada, y con posibilidad de estimar la distribución de probabilidades de los estimadores. Esto fácilmente se logra con un enfoque bayesiano en la estimación de los parámetros.

## Posibles futuras investigaciones

---

Todo el desarrollo teórico fue hecho para modelos estructurados por edades. Sin embargo, la lectura de edad es un proceso costoso e involucra grandes muestreos y además requiere de un laboratorio para la lectura de los otolitos. Como datos básicos se necesita estimar la captura por edad y para ello debe muestrearse la captura (no el desembarque que puede estar sesgado por descarte). Esto puede requerir observadores a bordo de los buques pesqueros y un plan de muestreo de todas las flotas que capturan el recurso. Suele ser relativamente sencilla la toma de datos de longitudes de los individuos capturados. Entonces los modelos estructurados por estadios (ya no por edades, sino por ejemplo, por estadios de longitudes) pueden ser importantes de ser desarrollados. Además algunas poblaciones de peces pueden no presentar estructura de edades (por ejemplo, cuando la reproducción es continua, sin modas en la intensidad reproductiva o con modas pero no regularmente espaciadas en el tiempo). Entonces es importante obtener resultados similares de indicadores ergódicos de sostenibilidad biológica al caso de contar con estructura de estadios, por ejemplo estadios de longitudes. Sincronizar la dinámica poblacional con el crecimiento en longitud puede abrir nuevos horizontes de estudio, ya que muchos procesos biológicos se dan naturalmente en diferentes momentos del crecimiento y no necesariamente a una edad. Se pueden definir los estadios considerando estos procesos. Ya se discutió sobre la edad de primera madurez y la longitud de primera madurez, y sus variaciones, para tener un ejemplo.

Otras posibles investigaciones pueden dirigirse a estudiar resultados teóricos en función de considerar que los estados de equilibrio son muchas veces ideales formales y no se corresponden exactamente con situaciones reales. Por ejemplo, puede ser que ciertos parámetros biológicos reproductivos no se puedan considerar constantes nunca, sino variando de manera oscilante o inclusive aleatoria (tal vez con algún patrón medio), y tal vez sincronizados con ciclos biológicos/ambientales de grandes periodos. Por ejemplo, esto podría provocar ciclos en el reclutamiento. En este caso habría que estudiar lo que significa la estabilidad poblacional de una población estructurada, especialmente en la estructura de edades.

Otro tema importante es la posibilidad de una diferenciación en las probabilidades de supervivencia por edad entre machos y hembras. Esto podría ser provocado por la explotación (suelen pescarse los individuos mayores de cada edad) pero también por razones naturales. Si la diferenciación en estas probabilidades de supervivencia por edad es grande, el problema excede la teoría presentada en esta Tesis.

También la proporción de sexos puede ser un factor limitante al reclutamiento. Esta proporción de sexos por edad podría estar relacionada a la probabilidad de supervivencia por edad y sexo.

En estos casos, habrá que plantear un modelo de dinámica poblacional acorde a la consideración de sexos en la población, y desarrollar indicadores de sostenibilidad biológica adecuados.

También es importante complementar el análisis ergódico de sostenibilidad biológica con modelos de diagnóstico que sean robustos ante la incertidumbre, como el planteado MSSIM o MSM (Aubone, 2014 b). Los modelos de dinámica poblacional basados en las probabilidades de supervivencia por edad (sin tasas instantáneas de mortalidad) y en la ecuación de captura general,

con el uso de puntos de anclaje, facilitarán evaluaciones de recursos pesqueros, basadas principalmente en datos de campo. Por lo tanto el diagnóstico con el uso de estas metodologías y la evaluación de estabilidad con indicadores ergódicos de sostenibilidad biológica, forman un conjunto metodológico de gran poder para inferencia y desarrollo de planes de manejo pesquero. Este camino recién comienza.

Por último, aparece la posibilidad de muchas aplicaciones de los indicadores ergódicos de sostenibilidad biológica, a diferentes especies. Estos indicadores no solo facilitarían la toma de decisiones sino que permitirían detectar problemas para la sostenibilidad biológica (en la supervivencia, en la estructura poblacional, en la productividad) y buscar resolverlos. La factibilidad de aplicación depende de los estudios de la biología reproductiva y reclutamiento que se tengan. Pero los mismos pueden inclusive, programarse para estar en condiciones de aplicar la metodología en el mediano plazo.

## Bibliografía/Referencias

---

### Referencias

- Aubone, A. 2014 a. Metodología para evaluar el impacto sobre la sostenibilidad biológica de pequeños cambios en el esfuerzo pesquero actual sobre diferentes flotas pesqueras. Informe de Asesoramiento y Transferencia INIDEP N° /14, presentado a la Dirección Nacional de Investigación el 24/10/14.
- Aubone, A. 2014 b. Dinámica dicreta de poblaciones de peces estructuradas. En Serie *Lecturas en Biomatemática* Vol 2, 303pp. (*En revisión final*)
- Aubone, A. y Rodríguez, J. 2012. Un modelo estructurado por edades con enfoque bayesiano y tasas instantaneas de mortalidad natural variables para la merluza (*Merluccius hubbsi*) al sur de los 41°S. Informe de Investigación INIDEP N°82/12.
- Aubone, A., Cueto S. y Rodríguez, J. 2011. *M*-incertidumbre en la evaluación de recursos pesqueros. VII Congreso Latinoamericano de Biología Matemática, Armenia, Quindío, 8 al 12 de agosto de 2011. *Presentación oral*.
- Aubone, A. 2010. Modelos discretos de dinámica de poblaciones de peces explotadas. En Serie *Lecturas en Biomatemática* Vol. 1, Editorial Martín, 305 pp
- Aubone, A., Villarino, M.F., Santos, B. y Renzi, M. 2010. Simulación del efecto de áreas de veda, esfuerzo pesquero y selectividad de dos flotas (flota arrastrera merluquera y flota tangonera langostinera) sobre la merluza (*Merluccius hubbsi*) al sur del 41° S, e indicadores de sostenibilidad biológica. Informe Técnico Oficial INIDEP N°16/2010, del 20/05/2010, pp29.
- Aubone, A. 2010. *Planilla "SIMULDOSFLOTAS.xls v160510" para evaluar el impacto a corto plazo y la sostenibilidad biológica sobre un mismo recurso pesquero, de dos flotas, simulando áreas de veda, selectividad y esfuerzo pesquero. Aplicación a la merluza argentina (Merluccius hubbsi) al sur del 41°S.* Informe presentado a la Dirección de Pesquerías Demersales del INIDEP para su consideración, 18/05/10, pp 6. E-mail: [aubone@inidep.edu.ar](mailto:aubone@inidep.edu.ar); Gabinete de Biomatemática, Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP).
- Aubone, A. 2009 b. Límites de referencia para la sostenibilidad biológica de la merluza argentina (*Merluccius hubbsi*). Informe de Investigación INIDEP, presentado a la Dirección Nacional de Investigación INIDEP para su aprobación el 25/08/09.
- Aubone, A.; M. Renzi; B. Santos y M. F. Villarino. 2009 a. Opciones de selectividad para la sostenibilidad biológica de la merluza (*Merluccius hubbsi*), al sur de 41°S. Informe Técnico Oficial presentado a la Dirección Nacional de Investigación del INIDEP el 03/12/2009 para su aprobación, pp18.
- Aubone, A. 2004a. Threshold for sustainable exploitation of an age structured fishery stock. *Ecological Modelling* 173 1: 95-107.
- Aubone, A. 2004b. Loss of stability owing to a stable age structure skewed toward juveniles. *Ecological Modelling* 175: 55-64
- Aubone, A. 2003. Indicadores de sostenibilidad biológica para recursos pesqueros estructurados y la certificación de pesca sostenible. *Revista Puerto* N° 22, Enero 2003. Editores: K. Fernandez y G. Nahum. Web: [www.revistapuerto.com.ar](http://www.revistapuerto.com.ar)
- Aubone, A. 2001. Hacia la explotación sostenible de la merluza argentina (*Merluccius hubbsi*) con el uso obligatorio del DEJUPA. Poster presentado en la Conferencia de Reykjavik sobre Pesquerías Responsables en el Ecosistema Marino. Organizado por la FAO (Naciones Unidas) y los Gobiernos de Noruega e Islandia. Reykjavik, Islandia, Octubre 1-4 de 2001.
- Aubone, A. 2001. Acciones para la recuperación y explotación sostenible de la merluza argentina (*Merluccius hubbsi*). Informe Técnico Interno INIDEP presentado a la Coordinación de Pesquerías Demersales, N°09/01 del 12/02/01.
- Aubone, A. 2000a. Breve diagnóstico del estado de la merluza (*Merluccius hubbsi*) al Norte del 41°S y recomendación para el año 2000. Informe Técnico Interno INIDEP DNI N°089/00 del 12/07/00.

- Aubone, A. 2000b. El colapso de la merluza (*Merluccius hubbsi*) y su recuperación biológica. Informe Técnico Interno INIDEP N° 17/00 del 20/03/00.
- Aubone, A. 1997. Evaluación de riesgo en el Análisis de Poblaciones Virtuales y Puntos Biológicos de Referencia Precautorios para el manejo de la pesquería de merluza (*Merluccius hubbsi*) al norte de los 41°S. Evaluación 1997. Informe Técnico Interno INIDEP N° 108/97 del 03/10/97.
- Beisner, B.E., Haydon, D.T., Cuddington, K. 2003. Alternative stable states in ecology. *Ecological Environment*, 1(7): 176-382.
- Bezzi, S., M. Renzi, G. Irusta, B. Santos, L.S. Tringali, M.D. Ehrlich, F. Sánchez, S. B. García de la Rosa, M. Simonazzi y R. Castrucci. Caracterización biológica y pesquera de la merluza (*Merluccius hubbsi*). En: El Mar Argentino y sus recursos pesqueros. Tomo 4. Los peces marinos de interés pesquero. Caracterización biológica y evaluación del estado de explotación. R. Sánchez y S. Bezzi (Eds.) y E. Boschi, Editor General. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero. ISBN 987-20245-7-X (Tomo 4)
- Beverton, R. J. H. & S. J. Holt, 1957. On the Dynamics of Exploited Fish Populations. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, Fishery Investigations: Series II, Vol XIX. Her Majesty's Stationery Office.
- Beverton, R.J.H., Hylan, A., Østvedt, O.J. 1994. Growth, maturation, and longevity of maturation cohorts of Northeast Arctic cod. *ICES Marine Sciences Symposium* 198, 482-501.
- Beverton, R., J. Cooke, J. Csirke, R. Doyle, G. Hempel, S. Holt, A. Maccall, D. Policansky, J. Roughgarden, J. Shepherd, M. Sissenwine and P. Wiebe 1984, "Dynamics of Single Species – Group Report", in R. MAY (ed.), *Exploitation of Marine Communities Dahlem Konferenzen*, New York: Springer.
- Boreman, J; B.S. Nakashima; J.A. Wilson and R.L.Kendall (Editors). 1997. Northwest Atlantic Groundfish: Perspectives on a Fishery Collapse. American Fisheries Society.
- Box, G.E. P. & M.F. Muller. 1958. A note on the generation of random normal deviates. *Annals of Mathematical Statistics*, 29, 610-611.
- Bravington, M.V.; C. M. O'Brien and K. Stokes. 1999. Sustainable Recruitment: the bottom line. ICES: CM 1999/P:01 Sustainability Criteria.
- Caddy, J. F. & R. Mahon 1995. Reference points for fisheries management. *FAO Fisheries Technical Paper* 347.
- Caddy, J.F. 1995. Regime shifts and paradigm changes: is there still a place for equilibrium thinking? *Fisheries Research*, 25: 219-230.
- Chen, Y. & Paloheimo, J.E. 1995. A robust regression analysis of recruitment in fisheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52: 993-1006.
- Chiang, A. C. 1984. Métodos fundamentales de economía matemática. McGraw-Hill. 805 p.
- Clark, W.G. 2002. F35% revisited ten years later. *North American Journal of Fisheries Management* 22: 251-257.
- COMMITTEE ON FISH STOCK ASSESSMENT METHODS. OCEAN STUDIES BOARD. COMMISSION ON GEOSCIENCES, ENVIRONMENT, AND RESOURCES NATIONAL RESEARCH COUNCIL. 1998. Improving Fish Stock Assessments. National Academy Press.
- Cordo, H. D. 2005. Evaluación del estado del efectivo sur de 41°S de la merluza (*Merluccius hubbsi*) y estimación de la captura biológicamente aceptable correspondiente al año 2005. Informe Técnico Interno INIDEP N°37/05 del 23/05/05 (pp. 29).
- Cook, R.M. 2004. Estimation of the age-specific rate of natural mortality for Shetland sandeels. *ICES Journal of Marine Science*, 61: 159-164.
- Cubillos, L. A. 2003. An approach to estimate the natural mortality rate in fish stocks. *Naga Worldfish Center Quaterly* Vol. 26, N°1: 17-19
- Cushing, D. H. 1988. The study of stock and recruitment. *In* Fish population dynamics. 2<sup>nd</sup> ed. Edited by J. A. Gulland. John Wiley & Sons Ltd., Chichester, UK. pp. 105-128.
- Derzhavin, A.N. 1922. The stellate sturgeon (*Acipenser stellatis* Pallas), a biological sketch. *Byulleten Bakinskoi IKHtiologicheskoi*, 1:1-393. (en ruso)

Dorn, M.W. 2002. Advice on West coast rockfish harvest rates from Bayesian meta-analysis of stock-recruit relationships. *North American Journal of Fisheries Management*, 22: 280-300.

Enberg, K., Jørgensen, C. and Mangel, M.. 2010. Fishing-induced evolution and changing reproductive ecology of fish: the evolution of steepness. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67: 1708–1719 (2010). Published on the NRC Research Press Web site at [cjfas.nrc.ca](http://cjfas.nrc.ca) on 29 September 2010.

Ercoli, R., J. Garcia, A. Aubone; L. Salvini, A. Izzo, 2001. Selectividad del sistema DEJUPA-COPO en la pesquería de merluza (*Merluccius hubbsi*) mediante el uso de copos con malla diamante de 100 y 120 mm de luz. CTMFM, Publicaciones del Frente Marítimo Vol. 19, 2001.

FAO (1997). Enfoque Precautorio para la Pesca de Captura y las Introducciones de Especies. FAO, Orientaciones Técnicas para la Pesca Responsable N°2, 1997.

FAO (1995). Código de Conducta para la Pesca Responsable.  
<http://www.fao.org/WAICENT/FAOINFO/FISHERY/AGREEM/CODECOND/ficonsf.htm>

Francis, R.I.C.C. 1992. Use of risk analysis to assess fishery management strategies: a case study using orange roughy (*Hoplostethus atlanticus*) on the Chatham Rise, New Zealand. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49(5): 922-930.

Francis, R.I.C.C. 1993. Monte Carlo evaluation of risks for biological reference points used in New Zealand fishery assessment. In: S. J. Smith, J. J. Hunt and D. Rivard [ed]. Risk evaluation and biological reference points for fisheries management. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*. 120: 221-230.

Francis, R.I.C.C. 2012. Letters to the Editor: The reliability of estimates of natural mortality from stock assessment models. *Fisheries Research*, 119-120: 133-134.

Fry, F.E.J. 1949. Statistics of a lake trout fishery. *Biometrics*, 5: 27-67.

Gabriel, W. L. 1985. Spawning stock biomass per recruit analysis for seven Northwest Atlantic demersal finfish species. (National Marine Fisheries Service) NMFS, (New England Fishery Management Council) NEFC, Woods Hole Laboratory Reference Document Number 85-04

Gabriel, W. L., M. P. Sissenwine and W. J. Overholtz. 1989. Analysis of spawning stock biomass per recruit: an example for Georges Bank haddock. *North American Journal of Fisheries Management*, 9:381-382.

Gill, P. E. ; W. Murray & M. H. Wright. 1981. *Practical Optimization*. Academic Press. London.

Goodyear, C. P. 1977. Assessing the impact of power plant mortality on the compensatory reserve of fish populations. P 186-195. In W. van Winkle [Ed.] *Proceedings of the conference on assessing the effects of powerplant induced mortality on fish populations*. Pergamon Press, NY.

Goodyear, C. P. 1993. Spawning stock biomass per recruit in fisheries management: foundation and current use. P. 67-81. In S. J. Smith, J. J. Hunt and D. Rivard [Ed.]. Risk evaluation and biological reference points for fisheries management. *Canadian Special Publication of Fishery Aquatic Sciences*, 120.

Goodyear, C. P. & Christensen, S. W. 1984. On the ability to detect the influence of spawning stock on recruitment. *North American Journal of Fishery Management* 4: 186-193.

Gulland, J. 1965. Estimation of mortality rates. Annex to Arctic fisheries working group report. ICES. G.M. Doc. 3 (mimeo)

Gulland, J. 1971. *Manual de métodos para la evaluación de poblaciones de peces*. FAO Manuales en Ciencia Pesquera, 4: 164 p.

He, X.; Ralston, S. and MacCall, A. 2011. Interactions of age-dependent mortality and selectivity functions in age-based stock assessment models. *Fishery Bulletin*, 109:198–216

Hernández, D. R. y Perrotta, R.G. 2008. Modificación del análisis de cohortes de Pope para extender su aplicación a un rango más amplio de valores de mortalidad natural y mortalidad por pesca. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* N°19: 23-36

Hilborn, R. & C. J., Walters. 1992. *Quantitative Fisheries Stock Assessment. Choice, Dynamics and Uncertainty*. Chapman and Hall. New York, London.

- ICES 1997. Report of the Study Group on the Precautionary Approach to Fisheries Management. ICES CM 197/Assess:7.
- Jensen, A. L. 1996. Beverton and Holt life history invariants result from optimal trade-off of reproduction and survival. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53:820-822.
- Koslow, J. A.; K. R. Thompson and W. Silvert. 1987. Recruitment to northwest Atlantic cod (*Gadus morhua*) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) stocks: influence of stock size and climate. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44:26-39.
- Lee, H-H., Maunder, M.N., Piner, K.R., and Methot, R.D. 2012a. Can steepness of the stock-recruitment relationship be estimated in fishery stock assessment models? *Fisheries Research*, 125-126: 254-261.
- Lee, H-H., Maunder, M.N., Piner, K.R., and Methot, R.D. 2012b. Letters to the Editor: Reply to ‘The reliability of estimates of natural mortality from stock assessment models’. *Fisheries Research*, 119-120: 154-155.
- Lee, H-H., Maunder, M.N., Piner, K.R., and Methot, R.D. 2012c. Reply to ‘The reliability of estimates of natural mortality from stock assessment models’. *Fisheries Research*, 119-120: 154-155.
- Lee, H-H, Maunder, M.N., Piner, K.R., and Methot, R.D. 2011. Estimating natural mortality within a fisheries stock assessment model: an evaluation using simulation analysis based on twelve stock assessments. *Fisheries Research*, 109: 89-94.
- Lierman, M; R. Hilborn. 1997. Depensation in fish stocks: a hierarchical Bayesian meta-analysis *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54:1976-1984.
- Longhurst, A. 2002. Murphy’s law revisited: longevity as a factor in recruitment to fish populations. *Fisheries Research*, 56: 125-131.
- Mace, P. M. 1994. Relationships between common biological reference points used as thresholds and targets of fisheries management strategies. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51: 110-122.
- Mace, P. & M. P. Sissenwine. 1993. How Much Spawning per Recruit is Enough?. In S. J. Smith, J. J. Hunt and D. Rivard (ed). Risk evaluation and biological reference points for fisheries management. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 120: 101-118.
- Mace, P.M. and Doonan, I.J. 1988. A generalised bioeconomic simulation model for fish population dynamics. *New Zealand Fishery Assessment Research Document 88/4*. Fisheries Research Centre, MAFFish, POB 297, Wellington, NZ.
- Mangel, M., Brodziak, J. and Di Nardo, G. 2010. Reproductive ecology and scientific inference of steepness: a fundamental metric of population dynamics and strategic fisheries Management. *FISH and FISHERIES*, 2010, 11, 89-104.
- Mangel, M., MacCall, A.D., Brodziak, J.K., Dick, E.J., Forrest, R.E., Pourzand, R., Ralston, S. 2013. A Perspective on Steepness, Reference Points, and Stock Assessment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 70:930-940.
- Maunder, M.N., Wong, R.A. 2011. Approaches for estimating natural mortality: Application to summer flounder (*Paralichthys dentatus*) in the U.S. mid-Atlantic. *Fisheries Research*, 111: 92-99.
- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, N.J., Princeton University Press
- Myers, R.A., Bowen, K.G. and Barrowman, N.J. 1999. Maximum reproductive rate of fish at low population sizes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56, 2404-2419.
- Marshall C. Tara; Olav Sigurd Kjesbu; Nathalia A. Yaragina; Per Solemdal and Oyvind. Ulltang. 1998. Is spawner biomass a sensitive measure of the reproductive and recruitment potential of Northeast Arctic cod?. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55: 1766-1783
- Milessi, A. C. 2009. Informe Final ECOPEs. Modelación Ecológica del Golfo San Matías (41°-42°S), 37 pp..
- Milner-Gulland, E.J. and H. Resit Akçakaya. 2001. Sustainability indices for exploited populations under uncertainty. *Trends in Ecology & Evolution* Vol. 16 N°12: 686-692
- Myers, R.A., A.A. Rosenberg, P.M. Mace, N. Barrowman and V.R. Restrepo. 1994. In search of thresholds for recruitment overfishing. *ICES Journal of Marine Science*, 51: 191-205.

- Myers, R. A.; N. J. Barrowman, J. A. Hutchings, and A. A. Rosenberg. 1995. Population dynamics of exploited fish stocks at low population levels. *Science (Wash. D. C.)*, 269:1106-1109.
- Myers, R. A.; Bowen, K. G. and Barrowman, N. J. 1999. Maximum reproductive rate of fish at low population sizes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56:2404-2419.
- Ocampo, M. 2010. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional de Córdoba. Título: Evaluación Pesquera Integral de la Merluza Común (*Merluccius Hubbsi Marini*, 1933) del Golfo San Matías y efectos de la explotación de esta especie sobre otros componentes de la trama trófica.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *ICES Journal of Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 39(2): 175-192.
- Pope, J.G. 1972. An investigation of the accuracy of virtual population analysis. *Int. Comm. Northwest Atl. Fisheries Research Bulletin*, 9: 65–74.
- Parkes, G. 1999. CCAMLR's application of the precautionary approach. In Restrepo (editor). *Proceedings of the 5th NMFS National stock assessment workshop: providing scientific advice to implement the precautionary approach under the Magnuson-Stevens Fishery Conservation and Management Act*. NOAA Tech. Memo. NMFS-F/SPO-40. pp. 87-95.
- Piner K.R., Lee, H., Maunder, M.N. and Methot, R.D. 2011. A Simulation-Based Method to Determine Model Misspecification: Examples Using Natural Mortality and Population Dynamics Models. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science*, 3:1, 336-343
- Pope, J. 1972. An investigation of the accuracy of virtual population analysis using cohort analysis. *International Commission for the Northwest Atlantic Fisheries Research Bulletin*, 9: 65-74.
- Ralston, S. 1998. The status of federally managed rockfish on the U.S. west coast. pp. 6-16 in M. Yolkavich (editor) *Marine harvest refugia for west coast rockfish: A workshop*. NOAA Technical Memorandum SWFSC 225.
- Ricker, W.E. 1975. *Computation and Interpretation of Biological Statistics of Fish Populations*. Fisheries Research Board of Canada Bulletin 191, Ottawa, Ontario
- Rosenberg, A.A., Kirkwood, G.P., Crombie, J.A., and J.R. Beddington. 1990. The assessment of stocks of annual squid species. *Fisheries Research*, 8:335-350
- Ricker, W. E. 1954. Stock and Recruitment. *Journal of Fisheries Research Board Canada*. 11: 559-623
- Rinjsdorp, A. D., Daan N., Van Beek, F. A. Heesen, H. J. L. 1991. Reproductive variability in North Sea plaice, sole and cod. *ICES Journal of Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 47:352-375.
- Rose, K.A., Cowan, J.H Jr, Winemiller, K.O., Myers, R.A., Hilborn, R. 2001. Compensatory density dependence in fish populations: importance, controversy, understanding and prognosis. *Fish and Fisheries*, 2:293-327.
- Rosenberg, A. A. (Editor). 1992. *Defining Overfishing-Defining Stock Rebuilding*. La Jolla Laboratory. Southwest Fisheries Science Center. National Marine Fisheries Service, NOAA. U.S. Department of Commerce. National Oceanic and Atmospheric Administration.
- Sánchez, F.; Mari, N., Milessi, A.C.; Roux, A.; Viñas, M.D. y Gorini, F. 2008. Desarrollo de un modelo ecotrófico para el Golfo San Jorge mediante la aproximación multiespecífica ECOPATH para el año 1985. Informe de Investigación INIDEP N° 01/08, 30pp.
- Santos, B. y Villarino, M. F. 2011. Evaluación del estado de explotación del efectivo sur de 41°S de la merluza (*Merluccius hubbsi*) y estimación de las capturas biológicamente aceptables para 2012. Informe Técnico Oficial INIDEP N°
- Sarandón, S. El desarrollo y uso de indicadores para evaluar la sostenibilidad de los agroecosistemas. *En Agroecología: El camino hacia la agricultura sostenible*- E.C.A. ISBN 987 9486 03-X, p. 393-414.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. A., Folke, C., Walker, B. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413, 6856: 591-596.
- SEDAR 24-AW-06. June 2010. Spawner-recruit relationships of demersal marine fishes: Prior distribution of steepness for possible use in SEDAR stock assessments. Sustainable Fisheries Branch NMFS-Southeast Fisheries Science Center, Beaufort, NC 28516.
- Sheperd, J. G., Pope, J. G., Cousens, R. D. 1984. Variations in fish stocks and hypothesis concerning their links with climate. *Rapp. P. Réun. Conseil International pour l' Exploration de la Mer* 185:255-267.

- Shepherd, J. G. 1982. A versatile new stock-recruitment relationship of fisheries and construction of sustainable yield curves. *ICES Journal of International Council for the Exploration of the Sea*, 40:67-75
- Shertzler, K.W., Conn, P.B., 2012. Spawner-recruit relationship of demersal marine fishes: prior distribution of steepness. *Bulletin of Marine Science*. 88: 39-50.
- Sissenwine, M. P. and Shepherd, J. G. 1987. An alternative perspective on recruitment overfishing and biological reference points. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44:913-918.
- Sissenwine, M. P. and G. D. Marchesseault. 1985. New England groundfish management: a scientific perspective on theory and reality. P. 255-278. *In* T. Frady [Ed.] *Fisheries management issues and options*. University of Alaska Sea Grant Report, 85-2.
- Sissenwine M. P. 1984. The Uncertain Environment of Fishery Scientists and Managers. *Marine Resource Economics*. Vol. 1, Number 1, pp 1-30.
- Sparre, P & Venema, S.C. 1995. Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Capítulo 1. Manual. FAO Doc. Téc. de Pesca 301/1, 420 p.
- Taylor, C.C. 1959. Temperature, growth and mortality, of the Pacific cockle. *Journal du Conseil* 26: 117-124.
- Thieme, H. R. 2003. *Mathematics in Population Biology*. Princeton Series in Theoretical and Computational Biology. *Simon A. Levin, Editor*. Princeton University Press. 543 pp.
- Thompson, G. T. 1993. A Proposal for a Threshold Stock Size and Maximum Fishing Mortality Rate, p. 303-320. *In*: S. J. Smith, J. J. Hunt and D. Rivard [ed]. *Risk evaluation and biological reference points for fisheries management*. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, 120: 303-320.
- Thompson, W.F. and F. H. Bell. 1934. Biological statistics of the Pacific halibut fishery. 2. Effect of changes in intensity upon total yield per unit of gear. *Report Int. Fish. (Pacific halibut) Commission*, (8):49 pp.
- Thorne-Miller, B. and J. Catena, 1991. *The Living Ocean. Understanding and Protecting Marine Biodiversity*. Island Press. New York.
- Walters, C. J. 1985. Bias in the estimation of functional relationships from time series data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42: 147-149.
- Walters, C. J. & Collie, J. S. 1988. In research on environmental factors useful to fisheries management?. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45: 1848-1854.
- Walters, C. S. J.D. Martell. 2002. Stock assessment needs for sustainable fisheries management. *Bulletin of Marine Science*, 70(2):629-638.
- Wooster, W. S. & K. M. Bailey. 1989. Effects of ocean variability on recruitment and a evaluation of parameters used in stock assessment models. *In* R. J. Beamish and G. A. McFarlane (eds), p. 153-159. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*. 108.
- Zhu, J., Chen, Y., Dai, X., Harley, S.J., Hoyle, S.D., Maunder, M.N., Aires-da-Silva, A.M. 2012. Implications of uncertainty in the spawner–recruitment relationship for fisheries management: An illustration using bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the eastern Pacific Ocean. *Fisheries Research*, 119– 120 (2012) 89– 93.

## Notación básica

---

$a(p) = \frac{N_{1,\infty}}{SB_\infty}$  : proporción de supervivencia en equilibrio

$N_{(t)}$  : vector de estado poblacional en el tiempo  $t$

$\omega_{(t)}$  : vector estructura de edades en el tiempo  $t$

$N_t$  : número total de individuos en la población ( $N_t = \|N_{(t)}\|_\infty$ )

$N_\infty$  : número total de individuos en la población en el estado de equilibrio

$N_{1,t}$  : reclutamiento a la población (número de individuos de edad 1) en el tiempo  $t$

$N_{i,t}$  : número de individuos en la población, de edad  $i$  en el tiempo  $t$

$N_{1,\infty}$  : reclutamiento en el estado de equilibrio virgen. Puede notar el reclutamiento en cualquier estado de equilibrio.

$\|p\|_1 = \sum_{i=1, k+} |p_i|$ ,  $p = (p_1; p_2; \dots; p_{k+})$

$\|p\|_\infty = \text{Max} \{ |p_i|, i = 1, k+ \}$ ,  $p = (p_1; p_2; \dots; p_{k+})$

$p = (p_1, p_2, \dots, p_{k+})$  : vector de probabilidades de supervivencia por edad

$\frac{dN_t}{dt} = -ZN_t$ ,  $Z > 0$ ,  $N_{t_0} = N_0 > 0$  : Ecuación Diferencial de Malthus o Modelo de Malthus

$p_i = e^{-Z_i}$  : probabilidad de supervivencia de la edad  $i$  a la edad  $i+1$

$p_M$  : vector de probabilidades de supervivencia por edad en ausencia de pesca

$P_\infty$  : número de descendientes en número de individuos del reclutamiento en equilibrio

$p_m$  : vector solución del Problema de Equilibrio Extremo (todas sus componentes son iguales).

$\sum_{i=1, k+} m_i \frac{\omega_i(p)}{\omega_1(p)} = CR(p)$  factor compensatorio

$\sum_{i=1, k+} \beta_i \frac{\omega_i(p)}{\omega_1(p)} = \phi(p)$  factor compensatorio máximo

$N_{1,t+1} = \sum_{i=1, k+} m_{i,t} N_{i,t}$  : Función General de Reclutamiento

$M$  : tasa instantánea de mortalidad natural

$F$  : tasa instantánea de mortalidad por explotación (por pesca)

$Z = M + F$  : tasa instantánea de mortalidad total

$\frac{F}{Z}$  : tasa de explotación o intensidad de explotación

$C = \frac{F}{Z}(1 - e^{-Z})N$  : ecuación de captura (en número de individuos) de Baranov

$C = \gamma(1 - p)N$  : ecuación general de captura

$r = \frac{SB_\infty^1}{SB_\infty}$

$h = \frac{N_{1,\infty}^1}{N_{1,\infty}}$

$SB$  : biomasa desovante (biomasa de hembras desovantes)

$SB_{\infty}^1$  : biomasa desovante en un estado de equilibrio

$SB_{\infty}$  : biomasa desovante virgen (en la no pesca). Puede notar a una biomasa desovante en equilibrio cualquiera.

$SBR = \frac{SB}{N_1}$  : biomasa desovante por recluta

$SBR_{\infty} = \frac{SB_{\infty}}{N_{1,\infty}}$

$SPR = \frac{SBR}{SBR_{\infty}}$  : *spawning potential ratio*

$t$  : tiempo

$\omega = (\omega_1, \dots, \omega_{k+})$  : vector Estructura Estable de Edades

$\omega_1(p)$  : proporción de reclutas en el estado de equilibrio. Número reproductivo neto

$\omega(p) = (\omega_1(p), \omega_2(p), \dots, \omega_{k+}(p))$  vector estructura estable de edades

$$\omega_1^*(p) = \frac{\text{Min}_{i>1} \beta_i}{1 + \sum_{i \leq 1} (\text{Min}_{i>1} \beta_i - \beta_i) \frac{\omega_i(p)}{\omega_1(p)}}$$

$Y/R$  : rendimiento por recluta

$C/N_1$  : rendimiento por recluta

$R_{\geq 0}$  : números reales no negativos

## Glosario

---

**Accesibilidad:** proporción de individuos de una edad en la población disponibles a ser capturados.

**Arte de pesca:** toda red o dispositivo que sirva para la aprehensión de organismos marinos.

**B (biomasa total):** medida de la abundancia del efectivo pesquero, generalmente expresada en toneladas.

**SB (biomasa desovante):** biomasa de la fracción del efectivo pesquero compuesta por hembras en condiciones de reproducirse (maduras), generalmente dada en toneladas.

**BR (biomasa reproductiva):** biomasa de la fracción del efectivo pesquero que está en condiciones de reproducirse, generalmente dada en toneladas.

**BRV (biomasa reproductiva virgen):** biomasa reproductiva correspondiente al efectivo pesquero no explotado (en estado virgen).

**BR<sub>lim</sub>:** biomasa reproductiva mínima observada del efectivo pesquero, que permitió mantener el reclutamiento al efectivo en niveles biológicamente aceptables.

**Captura máxima biológicamente aceptable (CMBA):** captura máxima de acuerdo a criterios de sostenibilidad biológica. Debiera ser la captura máxima permisible, si se recomienda la misma en un plan de manejo pesquero basado en la sostenibilidad biológica.

**Captura máxima permisible (CMP):** captura máxima que pueden realizar la suma de todos los países que pescan en el área de distribución, de un efectivo pesquero, en una unidad de tiempo determinada. Es también llamada cuota total de captura (TAC: *Total Allowable Catch* en inglés).

**Cohorte:** grupo de peces de un mismo efectivo pesquero o población, considerados nacidos en el mismo momento.

**Colapso biológico:** situación a la que se llega generalmente por sobrepesca donde la dinámica poblacional se bifurca y la población puede moverse hacia un nuevo estado de equilibrio con poca biomasa (atractor). El colapso biológico posiblemente implique el colapso pesquero. Para hablar de una situación de colapso se esta comparando con una situación mejor.

**Compensación del reclutamiento:** se dice que el reclutamiento es compensatorio en el origen cuando a medida que disminuye la biomasa desovante aumenta la velocidad de variación del reclutamiento. El proceso de reclutamiento es no compensatorio si a medida que disminuye la biomasa desovante disminuye la velocidad de variación del reclutamiento.

**Compensación de reserva:** es el “exceso de capacidad reproductiva bajo condiciones ideales para la reproducción individual”. La compensación de reserva suele estimarse con el máximo de las proporciones de supervivencia. Clásicamente se considera a la pendiente de la función de reclutamiento en el origen, como la compensación de reserva. La compensación de reserva está acotada por cotas que dependen de la biología reproductiva y reclutamiento. Esta cota superior es menor o igual que la derivada en el origen de la función de reclutamiento.

**CPUE (captura por unidad de esfuerzo):** Bajo ciertas condiciones es un índice de densidad o de la abundancia del efectivo pesquero. Por ejemplo si fuera índice de la biomasa  $B$ , puede asumirse que la esperanza de la CPUE cumple  $E(CPUE) = f(B)$ , con  $f$  una función estrictamente monótona creciente de la biomasa.

**Cuota total de captura:** ver captura máxima permisible.

**Ecuación de captura de Baranov:**  $C = \frac{F}{F + M}(1 - e^{-F-M})N$ , donde  $F$  es la tasa instantánea de mortalidad por pesca,  $M$  es la tasa instantánea de mortalidad natural,  $C$  es la captura en número de individuos y  $N$  es el número de individuos en la población. Se plantea una ecuación de captura por edad. Esta ecuación de captura depende del supuesto de  $\frac{dC}{dt} = FN$ .

**Ecuación Fundamental de Captura:**  $C = S\nu\kappa N$ , donde  $S$  es la selectividad,  $\nu$  es la vulnerabilidad,  $\kappa$  es la accesibilidad,  $C$  es la captura en número de individuos y  $N$  es el número de individuos en la población. Estas ecuaciones fundamentales se consideran por edad.

**Ecuación general de captura:**  $C = \gamma(1-p)N$ , donde  $p$  es la probabilidad de supervivencia,  $\gamma$  es la intensidad de captura (proporción de individuos que muere por la pesca si muere),  $C$  es la captura en número de individuos y  $N$  es el número de individuos en la población.

**Edad de primera madurez sexual:** menor edad para la cual la madurez es un medio de la madurez máxima posible en la historia de vida.

**Edad de primera captura:** menor edad para la cual la retención es un medio de la retención máxima del arte de pesca.

**Edad de reclutamiento a la pesquería:** menor edad para la cual la accesibilidad de los pescadores es un medio de la accesibilidad máxima por edad.

**Efectivo pesquero (unidad de stock):** unidad de administración de un recurso. Corresponde a uno o varios grupos poblacionales para los cuales se pueden establecer regulaciones de manejo, independientes de otras unidades de manejo y para los cuales se puede prescindir de las diferencias en el crecimiento, la mortalidad y las migraciones.

**Esfuerzo de pesca nominal:** gasto de tiempo, energía o medios desplegados para pescar. Las unidades de medida son variables: horas de arrastre, área barrida, horas  $\times$  línea, número de líneas, etc. Cualquier unidad de esfuerzo que se defina debe tener la propiedad de ser proporcional a la mortalidad por pesca en cada momento y lugar:  $F = qf$ ,  $q > 0$  y  $f \geq 0$  el esfuerzo pesquero.

**Esfuerzo de pesca normalizado:** esfuerzo de pesca total donde se han llevado a la misma escala (normalizado) los diferentes esfuerzos nominales de las flotas que operan sobre un efectivo pesquero.

**Estado poblacional:** descripción de la situación de la población con inclusión de la estructura de edades, biomasa, biomasa reproductiva, probabilidades de supervivencia, reclutamiento y otros parámetros biológicos.

**Estado de equilibrio virgen:** estado de equilibrio asumido antes del comienzo de la pesca. La dinámica poblacional fue perturbada al comenzar la pesca. A veces se asume que si se dejara de pescar la población convergería a este estado de equilibrio virgen. Frecuentemente no es posible comprobar la estabilidad poblacional en el inicio de la captura.

**Estimación frecuentista de parámetros:** estimación de parámetros por el método de máxima verosimilitud o en general por mínimos cuadrados. Los parámetros son asumidos constantes. Se estiman valores puntuales de los parámetros. Luego puede estimarse una distribución teórica normal multivariada de los estimadores de máxima verosimilitud. Requiere estimación de la matriz de covarianza de los estimadores de máxima verosimilitud.

**Estimación bayesiana de parámetros:** estimación de parámetros con el enfoque bayesiano. Se asumen que los parámetros son variables aleatorias. A partir de distribuciones de probabilidades a priori de los parámetros se estiman distribuciones de probabilidades a posteriori de los parámetros.

**Estrategia de mortalidades por pesca:** vector de tasas de mortalidad por pesca por edad.

**Estructura de edades:** se dice que una población está estructurada por edades cuando la misma presenta eventos reproductivos periódicos (cohortes nacidas a intervalos de tiempo regulares).

**F...** : notación para una tasa instantánea de mortalidad por pesca. Muchas veces se utilizan los términos “tasa mortalidad por pesca” o simplemente “mortalidad por pesca”. La tasa instantánea de mortalidad por pesca se define como  $F : \frac{dC}{dt} = F N, F \geq 0$ .

**F<sub>RMS</sub> o F<sub>MRS</sub>:** tasa instantánea de mortalidad por pesca que proporciona el máximo rendimiento a largo plazo (sostenible).

**F<sub>crack</sub>:** vector de tasas instantáneas de mortalidad por pesca por edad que de aplicarse a largo plazo, produce el colapso biológico.

**F<sub>0,t</sub>:** vector de tasas instantáneas de mortalidad por pesca por edad, obtenida de encontrar  $\lambda_{0,1} \geq 0$  tal que  $Y/R(\lambda_{0,1})_w = \frac{1}{10} Y/R'(0)_w$ , y así  $F_{0,1} = \lambda_{0,1} F$ , donde  $F$  es el vector de tasas instantáneas de mortalidad por pesca por edad en el análisis de rendimiento por recluta de Thompson y Bell, en peso.

**F<sub>max</sub>:** vector de tasas instantáneas de mortalidad por pesca por edad que maximiza el rendimiento por recluta (de Thompson y Bell) en peso, esto es  $F_{max} = \lambda_{max} F$ , y  $Max_{\lambda} Y/R(\lambda)_w = Y/R(\lambda_{max})_w$ .

**F<sub>ref</sub>:** valor de referencia de las tasas instantáneas de mortalidad por pesca por edad, por ejemplo la suma de todas las componentes del vector tasas instantáneas de mortalidad por pesca por edad.

**Fecha de nacimiento:** momento del año asignado como de nacimiento de una cohorte. Se corresponde en el tiempo a la moda en la densidad de huevos presentes en el mar (en la temporada reproductiva, el momento de máxima actividad). Los modelos de dinámica poblacional estructurados por edades se sincronizan a esta fecha y considerando la unidad de tiempo el lapso entre dos fechas de nacimiento consecutivas (dos eventos reproductivos consecutivos).

**Función de Beverton y Holt:**  $N_{1,t+1} = \frac{\alpha SB_t}{\beta + SB_t}$ ,  $\alpha, \beta > 0$ .  $SB_t$  biomasa desovante en el tiempo  $t$ .  $N_{1,t+1}$  número de reclutas a la población en el tiempo  $t+1$ .

**Función de Ricker:**  $N_{1,t+1} = \alpha SB_t e^{-\beta SB_t}$ ,  $\alpha, \beta > 0$ .  $SB_t$  biomasa desovante en el tiempo  $t$ .  $N_{1,t+1}$  número de reclutas a la población en el tiempo  $t+1$ .

**Función de reclutamiento:** función que relaciona el número de reclutas esperado que resulta de una reproducción, en general con la biomasa desovante (de hembras desovantes) que le dio origen. Por ejemplo las funciones de Beverton y Holt, de Ricker.

**Función general de reclutamiento:** función que relaciona el número de reclutas esperado que resulta de una reproducción con cierta estructura poblacional, abundancia por edad y fertilidades por edad.  $N_{1,t+1} = \sum_{i=1, k+} m_{i,t} N_{i,t}$ . Esta función es suficientemente general para incluir como caso particular las funciones de Beverton y Holt, de Ricker y otras.

**Incertidumbre:** limitación del conocimiento.

**M: tasa instantánea de mortalidad natural.** Se define a partir del modelo  $\frac{dC}{dt} = F N$ ,  $F \geq 0$ , y del modelo de Malthus  $\frac{dN}{dt} = -Z N$ , poniendo  $M = Z - F$ . No necesariamente representa la mortalidad debida a exclusivas razones exclusivamente naturales, cuando existe explotación.

**Manejo pesquero:** todas las medidas que pueden realizarse para un control de la actividad pesquera y que tengan por objetivo el desarrollo sostenible del recurso.

**Modelos dinámicos de biomosas:** son modelos de dinámica de biomasa que trabajan con el efectivo pesquero en su globalidad, sin utilizar información sobre el crecimiento individual, mortalidad, edades de los peces capturados etc.

**Objetivo biológico:** estado del recurso considerado biológicamente adecuado. Objetivo biológico y punto biológico de referencia pueden considerarse sinónimos.

**Patrón de extracción:** vector de proporciones de extracción por edad.

**Patrón de explotación:** distribución de las tasas de mortalidad por pesca por edad. El patrón de explotación mide la presión pesquera sobre cada grupo de edad (velocidad relativa de muertes por la pesca).

**Patrón de selectividad:** proporción de retención del número de ejemplares poblacional de cada edad, realizada por la flota en su conjunto.

**Pesquería:** conjunto de la actividad desarrollada por las flotas pesqueras que operan sobre un efectivo pesquero.

**Población:** grupo de peces de la misma especie que ocupa un espacio común y adopta una estrategia de vida similar y que se reproduce independiente de otros grupos de peces de la misma especie.

**Potencial de captura:** es la proporción de captura respecto de la abundancia en número de individuos (probabilidad de captura), en un estado de equilibrio no nulo. Se entiende como potencial de captura al que puede llegarse cuando la población se encuentre en un estado de equilibrio biológicamente sostenible determinado.

**Probabilidad de captura:** es la captura total en número de individuos dividida por el número total de individuos en la población, en un tiempo determinado.

**Proporción de extracción:** proporción de la captura en número de ejemplares respecto del número de individuos en la población al comienzo del año, esto para cada edad. Es la probabilidad de morir por la pesca para individuos de cada edad.

**Proporción de supervivencia:**  $\frac{N_1}{SB}$ , donde  $N_1$  es el número de reclutas y  $SB$  es la biomasa desovante que dio origen a dicho número de reclutas.

**Proyección:** predicción del estado poblacional.

**Punto biológico de referencia objetivo:** indica el estado del efectivo pesquero que es considerado adecuado para el desarrollo sostenible de la pesquería.

**Punto biológico de referencia límite:** indica el estado del efectivo pesquero que se considera indeseable y que las acciones de manejo deben evitar. Se considera un límite o cota para la decisión de manejo.

**Punto de anclaje:** Diremos que un punto  $(i, t)$  (edad-tiempo) es un *punto de anclaje* de los parámetros del modelo si los datos con que se cuenta para dicha edad-tiempo contribuyen significativamente a estimar  $p_{i,t}$ , y  $N_{i,t}$  con distribuciones de probabilidades bien informativas.

**Reclutas a la población:** individuos de edad 1 o de una edad mayor, que se consideran que ingresan a integrar la población medible. Se establece por convención.

**Reclutas al efectivo:** individuos que han llegado a la menor edad para la cual su accesibilidad de la pesca es un medio de la accesibilidad máxima.

**Reclutas a la pesquería:** ídem reclutas al efectivo.

**Recurso pesquero:** es el conjunto de unidades de administración o efectivos pesqueros que constituyen un todo para la explotación/administración.

**Rendimiento:** captura generalmente dada en peso, en una unidad de tiempo, por ejemplo un año.

**Riesgo:** probabilidad de que ocurra algo no deseado. En términos de manejo pesquero es la probabilidad de que no se logre un objetivo biológico determinado.

**Selectividad de un arte de pesca:** proporción de individuos en la población por edad o longitud, que son retenidos en promedio, si ingresaron al arte. Es una retención media considerando las variaciones posibles por lance de pesca. Los individuos que ingresan al arte de pesca son individuos vulnerables.

**Sobrepesca:** nivel de pesca que afecta la reposición del recurso. Hay dos tipos importantes de sobrepesca: *sobrepesca de crecimiento* (el crecimiento individual de los peces se ve afectado ya que los peces no alcanzan una longitud lo suficientemente grande para contribuir sustancialmente a la biomasa) y la *sobrepesca de reclutamiento*, cuando la biomasa reproductiva no alcanza para asegurar la descendencia y se produce un descenso del reclutamiento al efectivo pesquero.

**Sostenibilidad biológica:** dinámica biológica poblacional que permite sostener la población en el tiempo.

**Stock (efectivo pesquero):** con vistas al manejo pesquero “stock” o “unidad de stock” o “efectivo pesquero” son sinónimos.

**Tecnología pesquera:** equipo y prácticas utilizadas para la localización, captura, manipulación, elaboración y distribución de recursos acuáticos y sus productos.

**Unidad de tiempo:** suele ser un lapso entre dos fechas de nacimiento consecutivas.

**Vector de estado poblacional:** vector cuyas componentes son el número de individuos por edad en la población. El vector de estado poblacional se nota  $N_{(t)}$  y se considera al comienzo de la unidad de tiempo  $t$ . Esto es, si la unidad de tiempo es el año calendario humano, el vector de estado poblacional mide el número de individuos al primero de enero de cada año.

**Vulnerabilidad:** proporción de individuos de una edad en la población que pueden ser encontrados si están accesibles.

**Z: Tasa instantánea de mortalidad total:** se define a partir del modelo de Malthus  $Z: \frac{dN}{dt} = -Z N$ ,

$Z > 0$ , donde  $N = N_t$  es el número de individuos de una cohorte en el tiempo  $t$ ,  $Z$  es considerada constante en una unidad de tiempo.



Fecha: 05/03/2015

## Adenda

Tesis de Doctorado en Ciencia y Tecnología: **Estudios en la frontera de la sostenibilidad biológica de poblaciones de peces con estructura de edades**

Por Aníbal Aubone

1. Al Teorema 2.1 se le agregó la condición  $\varphi(\omega) = \omega_1$  y se reescribió el enunciado para que quedara mejor formalizado. Esta versión del Teorema 2.1 formula la misma tesis que su versión anterior. La demostración se amplía, delongitudndo la convergencia de la estructura de edades a la estructura estable de edades  $\omega$  sin necesidad de utilizar un modelo aproximado, como figuraba en la versión anterior. Se agrega un Lema 2.0 auxiliar.

Nueva versión:

### Teorema 2.1 (Teorema Ergódico de Estabilidad)

Si las probabilidades de supervivencia por edad  $p_{i,t} > 0$ ,  $i = 1, k+$ , se mantienen constantes (esto es,  $\forall t: p_i = p_{i,t}$ ), y  $\frac{N_{t+1}}{N_t} \rightarrow 1$ , cuando  $t \rightarrow \infty$ ,  $N_{1,t+1} = \varphi(\omega_{(t)})N_t$ , con  $\varphi: (0,1)^k \rightarrow R_{\geq 0}$  una función

continua, para la cual  $\varphi(\omega) = \omega_1$ , donde  $\omega = \omega_1 (1, p_1, p_1 p_2, \dots, \prod_{i=1, k-2} p_i, \prod_{i=1, k-1} p_i \frac{1}{1-p_{k+}})$ , con

$$\omega_1 = \frac{1}{1 + p_1 + p_1 p_2 + \dots + \prod_{j=1, k-2} p_j + \prod_{j=1, k-1} p_j \frac{1}{1-p_{k+}}} \quad \text{y} \quad p_{k+} < 1. \quad \text{Observar que } \|\omega\|_1 = 1, \quad \text{y}$$

$\forall i = 1, k+: \omega_i > 0$ .

Si no se considera el grupo  $k+$ , basta poner  $p_{k+} = 0$  en las fórmulas anteriores

Para las edades 2 al grupo  $k+$  la dinámica queda descrita por:  $N_{i+1,t+1} = N_{i,t} p_i$ ,  $i = 1, k-2$ ,  $N_{k+,t+1} = N_{k-1,t} p_{k-1} + N_{k+,t} p_{k+}$ . Entonces  $\omega_{(t)} \rightarrow \omega$ , cuando  $t \rightarrow \infty$ .

Prueba/

La estructura de edades en el tiempo  $t$  verifica  $\|\omega_{(t)}\|_1 = 1$ . Notemos que, por las ecuaciones de la dinámica:

$$\frac{N_{t+1}}{N_t} = \frac{N_{1,t+1}}{N_t} + \sum_{i=2, k+} \frac{N_{i,t+1}}{N_t} = \varphi(\omega_{(t)}) + \sum_{i=1, k+} \frac{N_{i,t} p_i}{N_t}$$

Así, resulta que  $1 = \omega_{1,t+1} + \sum_{i=1, k+} \omega_{i,t} p_i \frac{N_t}{N_{t+1}}$  (usando que  $\|\omega_{(t+1)}\|_1 = 1$ ), luego, la dinámica de la estructura de edades queda descrita por:

$$\omega_{1,t+1} = \frac{N_{1,t+1}}{N_{t+1}} = \varphi(\omega_{(t)}) \frac{N_t}{N_{t+1}} = \sum_{i=1,k+} \omega_{i,t} (1-p_i) + \sum_{i=1,k+} \omega_{i,t} p_i \left(1 - \frac{N_t}{N_{t+1}}\right),$$

$$\omega_{i+1,t+1} = \omega_{i,t} p_i + \omega_{i,t} p_i \left(\frac{N_t}{N_{t+1}} - 1\right), \text{ para } i=1, k-2$$

$$\text{y } \omega_{k+1,t+1} = \omega_{k-1,t} p_{k-1} + \omega_{k+1,t} p_{k+1} + (\omega_{k-1,t} p_{k-1} + \omega_{k+1,t} p_{k+1}) \left(\frac{N_t}{N_{t+1}} - 1\right).$$

### Comentario

Por lo tanto, considerando que  $\frac{N_t}{N_{t+1}} \rightarrow 1$ , cuando  $t \rightarrow \infty$  podemos generar un modelo discreto “aproximado”, para la estructura de edades:

$$\omega_{1,t+1} = \sum_{i=1,k+} \omega_{i,t} (1-p_i)$$

$$\omega_{i+1,t+1} = \omega_{i,t} p_i, \quad i=1, k-2$$

$$\omega_{k+1,t+1} = \omega_{k-1,t} p_{k-1} + \omega_{k+1,t} p_{k+1}$$

Para este último modelo, la dinámica de la estructura de edades se describe totalmente, ya que resulta ser un modelo matricial lineal, con la matriz de transferencia constante, no negativa, y primitiva.

La matriz de proyección asociada  $A$  transforma vectores no negativos de norma igual a 1 (en  $\|\cdot\|_1$ ) en vectores no negativos de la misma norma, y por el Teorema de Perron-Frobenius, esta matriz tiene asociado al autovalor máximo, un autovector positivo. Por lo tanto el radio espectral de dicha matriz es menor o igual que 1. Veamos que el autovalor máximo es igual a 1. Con este resultado se asegura la convergencia de la sucesión de estructuras de edades generada por el modelo matricial, y por lo tanto de la sucesión de estructuras del modelo aproximado considerado. Para ello, veamos que el siguiente sistema de ecuaciones en  $\omega_i$ ,  $i=1, k+$  tiene única solución y encontrémosla:

$$\omega_1 = \sum_{i=1,k+} \omega_i (1-p_i)$$

$$\omega_{i+1} = \omega_i p_i, \quad i=1, k-2$$

$$\omega_{k+} = \omega_{k-1} \frac{p_{k-1}}{1-p_{k+}}, \text{ donde } p_{k+} < 1.$$

Reescribiendo se tiene que  $\omega_i = \omega_1 \prod_{j=1, i-1} p_j$ , para  $i=2, k-1$

Y  $\omega_{k+} = \omega_1 \prod_{j=1, k-1} p_j \frac{1}{1-p_{k+}}$  y puesto que debe ser  $\|\omega\|_1 = 1$ , se obtiene que

$$1 = \omega_1 \left( 1 + p_1 + p_1 p_2 + \dots + \prod_{i=1, k-2} p_i + \prod_{i=1, k-1} p_i \frac{1}{1 - p_{k+}} \right) \text{ y}$$

$$\omega_1 = 1 / \left( 1 + p_1 + p_1 p_2 + \dots + \prod_{i=1, k-2} p_i + \prod_{i=1, k-1} p_i \frac{1}{1 - p_{k+}} \right)$$

y así se calculan de manera única todos los  $\omega_i$ ,  $i=1, k+$ . El vector  $\omega = (\omega_1, \omega_2, \dots, \omega_{k+})$  se llamará *estructura estable de edades*. Notar que sólo depende de las probabilidades de supervivencia por edad.

Notar que este vector  $\omega$ , verifica  $\|\omega\|_1 = 1$ ,  $\sum_{i=1, k+} \omega_i (1 - p_i) = \omega_1$  y es el único vector positivo con estas condiciones por ser  $A$  una matriz primitiva y el Teorema de Perron-Frobenius. Por hipótesis se tiene que  $\varphi(\omega) = \omega_1$ .

Se debe probar que  $\omega_{(t)} \rightarrow \omega$ , cuando  $t \rightarrow \infty$ . Veamos que ocurre con cada componente,

$$\omega_{i, t+1} - \omega_i = \omega_{i-1, t} p_{i-1} \frac{N_t}{N_{t+1}} - \omega_i = (\omega_{i-1, t} - \omega_{i-1}) p_{i-1} + \left( \frac{N_t}{N_{t+1}} - 1 \right) \omega_{i-1, t} p_{i-1}, \quad i=2, k-2$$

$$\text{Luego para la edad 2: } |\omega_{2, t+1} - \omega_2| \leq |\omega_{1, t} - \omega_1| p_1 + \left| \frac{N_t}{N_{t+1}} - 1 \right| \omega_{1, t} p_{1-1}$$

$$\text{Para la edad 3: } |\omega_{3, t+1} - \omega_3| \leq |\omega_{2, t} - \omega_2| p_2 + \left| \frac{N_t}{N_{t+1}} - 1 \right| \omega_{2, t} p_2$$

Esto se puede seguir hasta la edad  $k-1$ :

$$|\omega_{k-1, t+1} - \omega_{k-1}| \leq |\omega_{k-2, t} - \omega_{k-2}| p_{k-2} + \left| \frac{N_t}{N_{t+1}} - 1 \right| \omega_{k-2, t} p_{k-2}.$$

Observar que  $\left| \frac{N_t}{N_{t+1}} - 1 \right| \omega_{i, t} p_i \rightarrow 0$ , cuando  $t \rightarrow \infty$ , y  $i=1, k+$ .

Para el grupo de edades  $k+$ :

$$\begin{aligned} \omega_{k+, t+1} - \omega_{k+} &= (\omega_{k-1, t} p_{k-1} + \omega_{k+, t} p_{k+}) \frac{N_t}{N_{t+1}} - (\omega_{k-1} p_{k-1} + \omega_{k+} p_{k+}) = \\ &= (\omega_{k-1, t} - \omega_{k-1}) p_{k-1} \frac{N_t}{N_{t+1}} + \left( \frac{N_t}{N_{t+1}} - 1 \right) \omega_{k-1, t} p_{k-1} + (\omega_{k+, t} - \omega_{k+}) p_{k+} \frac{N_t}{N_{t+1}} + \left( \frac{N_t}{N_{t+1}} - 1 \right) \omega_{k+} p_{k+} \end{aligned}$$

Y en definitiva puede ponerse:

$$\omega_{k+, t+1} - \omega_{k+} = (\omega_{k-1, t} - \omega_{k-1}) p_{k-1} + (\omega_{k+, t} - \omega_{k+}) p_{k+} + \Delta_t, \quad \text{con } \Delta_t \rightarrow 0 \text{ cuando } t \rightarrow \infty.$$

Entonces  $\sum_{i=2, k+} |\omega_{i, t+1} - \omega_i| \leq \sum_{i=1, k+} |\omega_{i, t} - \omega_i| p_i + E_t$  (1), con  $E_t \rightarrow 0$  cuando  $t \rightarrow \infty$ .

Para la edad 1:  $\omega_{1,t+1} - \omega_1 = \varphi(\omega_{(t)}) \frac{N_t}{N_{t+1}} - \omega_1$ .

Pero  $\varphi(\omega_{(t)}) = \sum_{i=1,k+} \omega_{i,t} \left( \frac{N_{t+1}}{N_t} - p_i \right) = \langle \omega_{(t)}, \beta_{(t)} \rangle$ , con  $\beta_{(t)} = \begin{pmatrix} \frac{N_{t+1}}{N_t} - p_1 \\ \frac{N_{t+1}}{N_t} - p_2 \\ \dots \\ \frac{N_{t+1}}{N_t} - p_{k+} \end{pmatrix}$ . Y resulta  $\beta_{(t)} \rightarrow \beta$ ,

cuando  $t \rightarrow \infty$ , donde  $\beta = \begin{pmatrix} 1 - p_1 \\ 1 - p_2 \\ \dots \\ 1 - p_{k+} \end{pmatrix}$ .

Puede escribirse  $\varphi(\omega_{(t)}) = \langle \omega_{(t)}, \beta_{(t)} - \beta \rangle + \langle \omega_{(t)}, \beta \rangle$  (aquí  $\langle, \rangle$  indica el producto interno canónico en  $R^k$ ). Sea  $\omega$  el vector estructura estable de edades.

Luego  $\omega_{1,t+1} - \omega_1 = \varphi(\omega_{(t)}) \frac{N_t}{N_{t+1}} - \omega_1 = \varphi(\omega_{(t)}) - \varphi(\omega) + \left( \frac{N_t}{N_{t+1}} - 1 \right) \varphi(\omega_{(t)})$  (2), considerando que

$\varphi(\omega) = \omega_1$ ; luego resulta:  $\varphi(\omega_{(t)}) - \varphi(\omega) = \langle \omega_{(t)} - \omega, \beta \rangle + \langle \omega_{(t)}, \beta_{(t)} - \beta \rangle$  y de (2) se obtiene:

$|\omega_{1,t+1} - \omega_1| \leq \sum_{i=1,k+} |\omega_{i,t} - \omega_i| (1 - p_i) + \Lambda_t$  (3), con  $\Lambda_t \rightarrow 0$  cuando  $t \rightarrow \infty$  ya que  $\{\omega_{(t)}\}_{t \in N}$  es una

sucesión acotada y  $\beta_{(t)} \rightarrow \beta$ , cuando  $t \rightarrow \infty$ , y  $\frac{N_t}{N_{t+1}} \rightarrow 1$  cuando  $t \rightarrow \infty$ .

Se puede obtener:

$$\sum_{i=2,k+} |\omega_{i,t+1} - \omega_i| p_i \leq \sum_{i=2,k+} |\omega_{i,t+1} - \omega_i| \leq \sum_{i=1,k+} |\omega_{i,t} - \omega_i| p_i + E_t$$

y poniendo

$$|\omega_{1,t+1} - \omega_1| p_1 \leq \sum_{i=1,k+} |\omega_{i,t} - \omega_i| (1 - p_i) p_1 + \Lambda'_t, \text{ con } \Lambda'_t \rightarrow 0 \text{ cuando } t \rightarrow \infty, \text{ se tiene que}$$

$$\sum_{i=1,k+} |\omega_{i,t+1} - \omega_i| p_i \leq \sum_{i=1,k+} |\omega_{i,t} - \omega_i| (p_i + (1 - p_i) p_1) + E'_t, \text{ con } E'_t \rightarrow 0 \text{ cuando } t \rightarrow \infty.$$

Y finalmente de esta última desigualdad:

$$\text{Min}\{p_i, i = 1, k + \}\|\omega_{(t+1)} - \omega\|_1 \leq \text{Max}\{p_i + (1 - p_i) p_1, i = 1, k + \}\|\omega_{(t)} - \omega\|_1 + |E'_t|$$

Sea  $K = \text{Max}\{p_i + (1 - p_i)p_1, i = 1, k + \} < 1$ . Sea  $a = \text{Min}\{p_i, i = 1, k + \} > 0$ . Puede probarse que  $\|\omega_{(t+1)} - \omega\|_1 \rightarrow 0$ , cuando  $t \rightarrow \infty$ , usando el Lema 2.0.♦

### Lema 2.0

Supongamos que  $\{X_t\}_{t \in N}$ , tal que  $0 \leq aX_{t+1} \leq KX_t + \varepsilon_t$ , con  $0 < a$ ,  $0 < K < 1$  y  $\varepsilon_t \rightarrow 0$  cuando  $t \rightarrow \infty$ . Sea  $X_1 > 0$ . Entonces  $X_t \rightarrow 0$ , cuando  $t \rightarrow \infty$ .

Prueba/

$0 \leq aX_{t+h} \leq K^h X_t + \sum_{j=0, h-1} K^j \varepsilon_{t+h-1-j}$ .  $\forall \varepsilon > 0$ , existe  $t_0 \in N$ :  $\forall t \geq t_0$  ( $t = t_0 + h$ , para algún  $h \geq 0$ ):  $|\varepsilon_t| < \varepsilon a / (2L)$ ,  $L = \sum_{j=0, \infty} K^j < \infty$ . Por otro lado  $\exists t_1 \in N$  tal que  $\forall t \geq t_1$  ( $t = t_1 + h$ , para algún  $h \geq 0$ ) es  $K^h X_{t_1} < \varepsilon a / 2$ . Recordar que  $\forall t: X_t \geq 0$ . Luego combinando estos resultados,  $\forall t + h \geq \text{Max}\{t_0, t_1\}$ , es  $0 \leq X_{t+h} \leq \varepsilon$ . Así  $X_t \rightarrow 0$ , cuando  $t \rightarrow \infty$ .♦

### Comentarios

Como se observa, la estructura estable de edades no depende de la estructura de edades inicial ni del proceso de nacimientos. Sólo depende de las probabilidades de supervivencia de los ejemplares de una edad a la siguiente.

La relación entre los reclutas y padres se asume que es  $N_{1,t+1} = \varphi(\omega_{(t)}) N_t$ . La función  $\varphi$  puede considerarse dependiente también de otros parámetros y variables como parámetros reproductivos o variables ambientales. Para el resultado del Teorema, sólo interesa la continuidad respecto de la estructura de edades y la independencia de la abundancia poblacional. Pedir dicha continuidad es natural pensando en que se espera que una función de reclutamiento sea continua en sus argumentos.

La condición  $\varphi(\omega) = \omega_1$  es una condición deseable si se busca la convergencia de la estructura de edades con el tiempo, ya que en este caso,  $\varphi(\omega_{(t)}) \rightarrow \varphi(\omega)$ , cuando  $t \rightarrow \infty$  (por la continuidad de la función  $\varphi$ ). Por otro lado, si  $\varphi(\omega) = \omega_1$  se asegura la convergencia de la estructura de edades al vector  $\omega$ , tal que  $\varphi(\omega) = \omega_1$ .

Para el Teorema 2.1 no se considera incluido el caso de dependencia de los  $m_{i,t}$  de la abundancia, esto es,  $m_{i,t} = m_{i,t}(N_{(t)})$ . El problema en estos casos, es que la abundancia puede variar dependiendo de otros factores (biológicos y ambientales) y la estructura de edades poblacional puede no mostrar dependencia de estos factores. Es por ello que una dependencia de los  $m_{i,t}$  del vector de estado (en esencia de la abundancia), produce en principio, la necesidad de una hipótesis de estabilidad en la abundancia para obtener la estabilidad de la estructura poblacional, y esto requiere de ser analizado particularmente (Teorema de Extensión).

2. Al Teorema 2.2 se le agrega la condición  $\varphi(\omega, N_\infty) = \omega_1$ .
3. En el Capítulo 3, se eliminan los puntos 3.1 a 3.7 y se cambia el título del Capítulo de “Sobre las funciones de reclutamiento de Beverton y Holt, y de Ricker, y la estabilidad de la estructura de edades” a “Sobre las funciones de reclutamiento y el *steepness*  $h$ ”. Este cambio se realiza pues el autor considera necesaria una revisión de los resultados obtenidos, confrontando con la nueva condición  $\varphi(\omega, N_\infty) = \omega_1$ . A priori se considera la posibilidad de una simplificación en la justificación desarrollada en esos primeros puntos del Capítulo 3 al agregar esta condición. Estos resultados de los puntos 3.1 a 3.7 no afectan los resultados centrales de la Tesis. El Capítulo 3 queda enfocado entonces, a estudiar y discutir sobre la posibilidad práctica de estimar una función de reclutamiento.
4. Se han tenido en cuenta las observaciones del jurado de esta Tesis, Dr. Raúl Gonzalez.