

Inv. Pesq.	44 (1)	pág. 85-94	abril 1980
------------	--------	------------	------------

Efectos de la mortalidad por pesca en las curvas de generaciones*

por

M. G. LARRAÑETA **

INTRODUCCIÓN

Diversos autores (DRAGESUND, 1971; GULLAND, 1978; ROTHSCHILD, 1976) han reconocido que el problema más importante que existe hoy en la Ciencia Pesquera es la relación entre la magnitud de la población adulta de una especie y el reclutamiento medio que se deriva de ella.

En el estudio de este problema la cuestión más enojosa es la alta variabilidad del reclutamiento para un mismo tamaño de población, a causa de la influencia del ambiente en la sobrevivencia de las larvas. En efecto, cuando la población adulta no está muy reducida y la pesquería está en una situación considerada como normal, es muy difícil encontrar una relación clara entre el *stock* y el reclutamiento, pero cuando la pesquería está muy deprimida, incluso colapsada, la causa más aparente de la pobreza de los reclutamientos parece ser la propia escasez de la población frezante; reclutamiento pobre que, a su vez, origina una población reproductora reducida, manteniéndose, de esta manera, la población a una densidad muy baja, según la doctrina de la teoría de los colapsos.

Un buen ejemplo es el arenque (*Clupea harengus*) del Atlántico oriental. En los años en los que la situación de la pesquería se consideraba como normal la relación *stock*-reclutamiento no era visible, excepto quizás en el *stock* del Downs (BURN y HOLFORD, 1971) y el *stock* noruego de freza de pri-

* Recibido el 18 de julio de 1979.

** Instituto de Investigaciones Pesqueras de Vigo. Muelle de Bouzas. Vigo.

mavera cuando existían condiciones favorables para la freza y la eclosión (DRAGESUND, 1971). Pero luego en la década de 1970 ha tenido lugar un colapso general (DRAGESUND et al. 1978; MOLLOY, 1978; SCHUMACHER, 1978) con una gran reducción simultánea tanto de la población frezante como de los reclutas.

En un trabajo anterior (LARRAÑETA, 1979) se han estudiado las propiedades de las curvas de reproducción, tratándose en este trabajo del efecto de la mortalidad por pesca en las curvas huevos-reclutamiento y *stock*-reclutamiento.

CLASES DE CURVAS

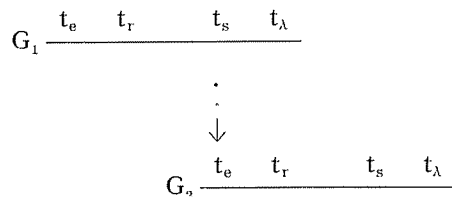
Para clarificar estos problemas es necesario considerar tres clases de curvas:

- a) Curva de huevos-reclutamiento o curva básica.
- b) Curva de *stock*-reclutamiento.
- c) Curva de reproducción.

Dentro de una misma especie, se puede aplicar el mismo modelo matemático para cada una de las curvas, con tal de cambiar el valor de los parámetros. Todas estas curvas podrían llamarse *curvas de generaciones* porque describen la dinámica de las generaciones.

Entendemos por generación todos los peces que han nacido de una unidad de población durante un año, aunque la freza haya tenido lugar en varias fases, cada una produciendo una cohorte. Una generación sería, por tanto, todos los peces de una clase anual que han nacido de la misma unidad de población.

Si representamos el período de vida de una generación por una línea con un comienzo (t_e) y un límite (t_l), entre las edades más significativas estarán la de reclutamiento (t_r) y la de freza (t_s). En una representación esquemática, la primera generación (G_1) o población parental (P), se une con la segunda generación (G_2) o progenie (R), por medio de una flecha vertical a puntos y así sucesivamente G_3 , G_4 , etc.



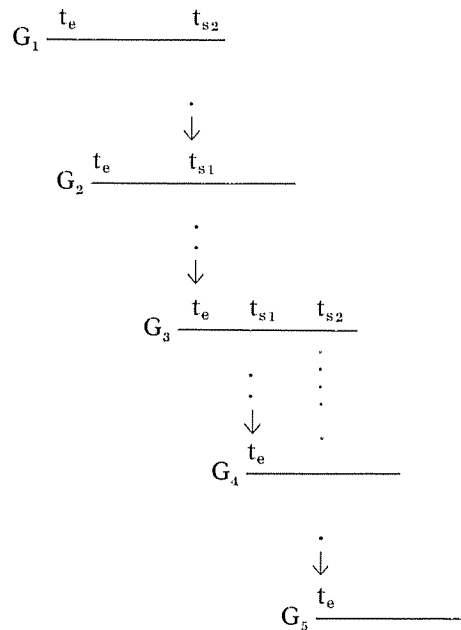
Según la relación que se establezca así serán las diferentes clases de curvas. Si se comparan las poblaciones a las edades t_e y t_r de una misma

generación (G_{1e} - G_{1r}), entonces tendremos una curva huevos-reclutamiento; si se comparan las poblaciones a las edades t_s y t_r de dos generaciones sucesivas (G_{1s} - G_{2r}) tendremos una curva *stock*-reclutamiento; y si se comparan las poblaciones de dos generaciones sucesivas a la misma edad (G_{1e} - G_{2e} ; G_{1r} - G_{2r} ; etc.) entonces tendremos las curvas de reproducción. Por supuesto, puede establecerse cualquier relación en general (G_{1x} - G_{ny}).

Cada una de estas curvas tiene propiedades diferentes en relación con la mortalidad por pesca o en relación con el ambiente, pero el modelo matemático de la curva huevos-reclutamiento de una especie condicionará el de las otras clases de curvas de la misma especie. Es por lo que a la curva huevos-reclutamiento le llamamos también curva básica.

Algunas veces los autores transforman las poblaciones que van a ser comparadas en sus masas equivalentes de huevos, es decir, la masa de huevos a que dará lugar la población cuando llegue a frezar en las condiciones tenidas en cuenta. Por ejemplo, RICKER (1973) dice que cuando los peces maduran a más de una edad, la comparación más apropiada es entre el número de huevos depositados por la población parental y la deposición potencial de su progenie en condiciones de solamente actuando la mortalidad natural. Pero hay que tener mucho cuidado con estas transformaciones y describirlas con toda claridad, pues podemos creer que estamos tratando una clase de curvas y ser otras, cambiando sus propiedades.

Cuando los peces maduran, por ejemplo, a dos edades (t_{s1} y t_{s2}) estas transformaciones podrían ser representadas por:



o por:

$$G_{1s2} + G_{2s1} \rightarrow G_{3e} - G_{3s1} \rightarrow G_{4e}^3 + G_{3s2} \rightarrow G_{5e}^3$$

en definitiva:

$$G_{3e} - G_{4e}^3 + G_{5e}^3$$

siendo G_{ne}^3 la parte de G_{ne} procedente de G_3

MODELOS Y PARAMETROS

Las curvas de generaciones tanto pueden ser asintóticas como más o menos en forma de cúpula, estas últimas con un máximo a un nivel intermedio de la población parental. Una u otra forma puede ser adoptada por la curva de huevos-reclutamiento, dependiendo de la especie, y, consecuentemente, por las otras dos clases de curvas.

En la figura 1, la curva (a) es una forma de cúpula, o curva de Ricker, y la curva (b) es asintótica, o de Beverton-Holt. Se han solido proponer otras curvas, como la de en forma de S, para conjeturar el mecanismo de los co-

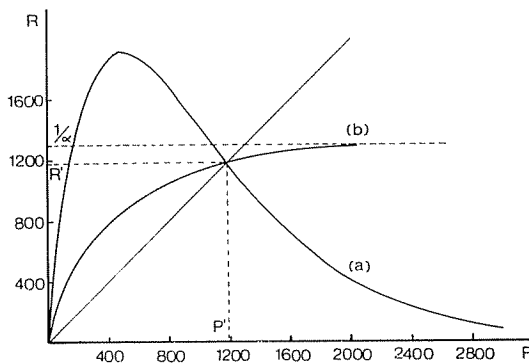


FIG. 1. Modelos de curvas de generaciones. (a) curva de Ricker, (b) curva de Beverton-Holt. P, población parental, R, progenie. $P' = R'$, población de reemplazamiento o de equilibrio, en una curva de reproducción. Los valores de la ordenada son múltiplos de los indicados en el caso de las curvas de huevos-reclutamiento y *stock*-reclutamiento.

lapsos, al igual que otros modelos más complicados basados en acercamientos topológicos (JONES y WALTERS, 1976), pero no existe ninguna evidencia empírica de las mismas en las pesquerías.

Para las curvas en cúpula se ha propuesto el modelo

$$R = AP \exp(-BP) \quad (1)$$

y para las asíntóticas el modelo

$$R = \frac{1}{\alpha + \beta/P} \quad (2)$$

donde

A = parámetro relacionado con la mortalidad denso-independiente (M_1)

B = parámetro relacionado con la mortalidad compensatoria (M_2)

α = parámetro relacionado con M_1 y M_2

β = parámetro relacionado con M_1 ($= 1/A$)

Ambos modelos fueron propuestos por BEVERTON y HOLT (1957) al relacionar la población frezante, evaluada por la masa de huevos ($G_{1s} \dots > G_{2e}$), con el reclutamiento subsiguiente (G_{2r}); es decir, al estudiar las curvas huevos-reclutamiento. Por otra parte, RICKER tomó la expresión (1) para estudiar las curvas de reproducción y también la transformó en la expresión

$$z = w \exp(a(1 - w))$$

donde

z = número de reclutas dividido por la población de remplazamiento

w = número de frezantes dividido por la población de remplazamiento

a = $\log_e A$

La pendiente de la curva (a) de la figura 1 está determinada por el parámetro A de la expresión (1) y el nivel donde dicha curva corta a la diagonal está determinado tanto por el parámetro A como por el B. La pendiente de la curva (b) está determinada por el parámetro β de la expresión (2) y la altura de la asíntota por el parámetro α . En ambos casos, cuando se trata de curvas de reproducción, el punto donde la diagonal corta a la curva representa la población de remplazamiento ($R = P$).

LARRAÑETA (1979) ha estudiado el significado biológico de estos parámetros.

EFFECTOS DE LA MORTALIDAD POR PESCA

A modo de simplificación, se admite que la mortalidad compensatoria, que es muy alta antes de la metamorfosis, no existe prácticamente después del reclutamiento. También que la mortalidad denso-independiente (M_1) es constante después del reclutamiento, siendo la mortalidad natural que se tiene en cuenta en los estudios corrientes de dinámica de las poblaciones de peces. Como la mortalidad por pesca (F) actúa después del reclutamiento y como la densidad es una función de la mortalidad por pesca, pero lo contrario no es cierto, F puede ser considerada también como una mortalidad denso-independiente. Cuando se tiene en cuenta el período de vida desde el nacimien-

to (t_e) hasta la edad media de captura (t_r), la mortalidad total puede ser expresada por (LARRAÑETA, 1979)

$$Z = (M_1 + F) + M_2$$

La cuestión clave es admitir que F es una mortalidad denso-independiente. Entre las razones para hacer esta afirmación están el que, en primer lugar, este problema no puede ser tratado según las teorías de los modelos presa-predador porque la pesca no sólo es un predator biológico sino también económico, social y político; demasiado complicado como para hacer previsiones sobre su comportamiento. Por otra parte, la evidencia empírica tanto muestra relaciones directas como inversas entre las evoluciones de la densidad y la mortalidad por pesca. Finalmente, el valor de la mortalidad por pesca resulta ser completamente independiente de la abundancia de cada grupo de edad dentro de una misma población.

Si la mortalidad por pesca es denso-independiente, LARRAÑETA (1979) ha demostrado que, al aumentar la mortalidad por pesca, el parámetro A desciende y el parámetro β aumenta, siendo la consecuencia que las curvas de reproducción tienen menos pendiente y el nivel de remplazamiento se hace cada vez menor. Cuando esto ocurre, entonces no será posible estimar los parámetros de la curva de reproducción usando directamente los datos empíricos de la historia de la pesquería.

LA CURVA BÁSICA

Esta curva relaciona las abundancias de una misma generación a las edades t_e y t_r . Se trata, por tanto, de una curva de mortalidad, cuya forma pone de manifiesto la manera de actuar la mortalidad compensatoria. La curva básica, que es una curva huevos-reclutamiento, es la pieza fundamental para entender la dinámica de generaciones. Teniendo en cuenta que trata del período de vida anterior al reclutamiento, la mortalidad por pesca no tendrá porqué afectarle. Esto es verdad en lo que concierne a la acción directa de la pesca sobre los estados de pre-reclutamiento, pero, si existe un canibalismo de efecto significativo, cualquier reducción del *stock* de adultos modificará la curva básica al incrementarse la tasa de sobrevivencia entre las edades t_e y t_r . Cuando la curva huevos-reclutamiento es estudiada por sí misma, o como una pieza en el modelamiento de las otras curvas, habrá que tener en cuenta las variaciones de la tasa de canibalismo por efecto de la mortalidad por pesca.

Veamos como la mortalidad por pesca modifica una curva de huevos-reclutamiento cuando el canibalismo es significativo:

1. Los fenómenos de predación y competencia intraespecíficos afectan a la mortalidad compensatoria; al igual que la predación y competencia interespecíficos afectan a la mortalidad independiente de la densidad.

2. La mortalidad por canibalismo, como una componente de la mortalidad compensatoria, es muy elevada en los primeros estados de vida, decreciendo después hasta desaparecer prácticamente tras el reclutamiento (el hecho del reclutamiento supone que los peces adultos han dejado de ser un peligro importante para los peces jóvenes).
3. Como en la expresión (1) $M_2 = BE$ (RICKER, 1973), para un mismo valor de E si M_2 decrece también lo hará B.
4. Como M_1 no varía, los parámetros A de la expresión (1) y β de la expresión (2) permanecerán constantes.
5. Como en la expresión (2) $\alpha = (M_2/M_1) \exp [M_1 (t_i - t_e) - 1]$ (HARRIS, 1975), para un mismo valor de E si M_2 decrece también lo hará α .

La conclusión es que con la pesca la pendiente de la curva básica permanece constante pero aumentará el reclutamiento para un mismo nivel de abundancia de huevos. El cambio de la curva de Ricker será como el que hay entre las curvas (3) y (1) de la figura 2 y en la de Beverton-Holt aumentará el nivel asintótico.

Ha de tenerse en cuenta que, por una parte, la pesca reduce la población frezante y, por tanto, el volumen de la masa de huevos (E), y, por otra, que para un mismo valor de E habrá un reclutamiento mayor. El nivel final del reclutamiento (R_1) será la resultante de estos dos vectores.

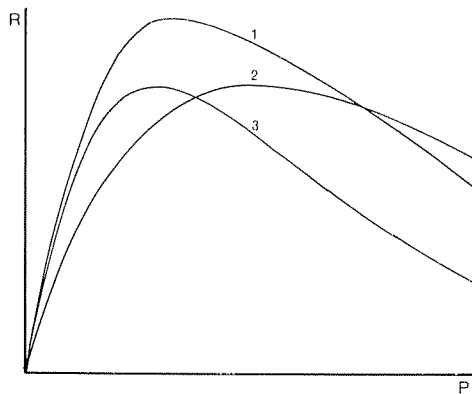


FIG. 2. Tres curvas de Ricker. Ver texto.

El canibalismo quedará modificado por la mortalidad por pesca según (a) la distribución estacional de F, siendo la reducción máxima cuando F se centre justo tras la freza, y (b) la duración del período crítico durante el cual la mortalidad por canibalismo tenga lugar.

En general, teniendo en cuenta los posibles efectos denso-dependientes del crecimiento de las larvas, una reducción del *stock* adulto aumentará el

período crítico y las variaciones de la mortalidad por canibalismo quedarán mitigadas.

Puede suponerse que, en la mayor parte de las especies, la mortalidad por pesca no cambiará sustancialmente la curva huevos-reclutamiento, pero es posible que, en algunas especies, particularmente entre las pelágicas, la pesca haga decrecer los parámetros B y α de las curvas básicas. Si esto es así, las curvas de *stock*-reclutamiento y de reproducción quedarán modificadas de la misma forma.

La curva de stock-reclutamiento

Cuando la población frezante se compone de varios grupos de edad, cada uno con diferente fecundidad, las variaciones de la mortalidad por pesca cambiarán la fecundidad media (H) de la población, normalmente haciendo disminuir H a medida que F aumenta, si es que los efectos denso-dependientes de la fecundidad no compensan la reducción de la edad media.

Una curva *stock*-reclutamiento compara las poblaciones G_{1s} y G_{r2} . Pero como, entre las edades $t_s \dots > t_e$ y t_r , la mortalidad por pesca es cero, M_1 no cambiará cualquiera que sea el esfuerzo de pesca que se ejerza en el recurso. Pero como $M_1 = \log_e H - \log_e A$ (RICKER, 1973) y con la pesca H disminuye, si M_1 es constante necesariamente el parámetro A disminuirá. Por otra parte, siendo $M_2 = BP$ y $B = KH$, si disminuye la fecundidad media (H) entonces también disminuirá la mortalidad compensatoria (M_2). Sin tener en cuenta los posibles efectos sobre el canibalismo en la curva huevos-reclutamiento (como componente de la curva *stock*-reclutamiento), cuando por efecto de la pesca se reduzca la fecundidad media, al disminuir los parámetros A y B de (1) el cambio será como entre las curvas 1 y 2 de la figura 2.

En una curva de Beverton-Holt el parámetro α no variará, pero como (HARRIS, 1975)

$$\beta = 1/H \exp M_1 (t_r - t_e)$$

siendo H decreciente y M_1 constante, el parámetro β aumentará, con lo que la nueva curva tendrá el mismo valor asintótico pero una pendiente más suave, siendo el riesgo de colapso mayor.

DISCUSIÓN

El problema de los colapsos es muy complejo; por ejemplo, tiene mucha importancia la existencia de variaciones denso-dependientes del coeficiente de capturabilidad (MACCALL, 1976; ULLTANG, 1978). Con todo, las curvas de generaciones parecen ser piezas fundamentales en el análisis de este problema.

Las curvas de reproducción son modelos sintéticos o de producción general de la dinámica de especies, pero si la población frezante y/o el *stock* explotado se componen de varios grupos de edad, tales curvas se convierten en abstracciones muy difíciles de relacionar con los datos empíricos, aunque tales abstracciones tengan un gran valor para analizar la dinámica de las especies, no sólo en relación con la pesca sino también con el ambiente.

Las curvas de huevos-reclutamiento y de *stock*-reclutamiento son piezas en la construcción de modelos tanto generales como estructurales (analíticos). En efecto, excepto algunas pesquerías, como, por ejemplo, las de salmones del género *Oncorhynchus* estudiadas por Ricker, donde las curvas de *stock*-reclutamiento y de reproducción son prácticamente la misma cosa (LARRAÑETA, 1979), para elaborar una curva de reproducción es necesario un método en dos pasos, el primero para construir un modelo de la dinámica entre las edades de huevo y reclutamiento y el segundo para estimar los censos de la población de la edad de reclutamiento en adelante. En el primer paso son tenidas en cuenta M_1 y M_2 ($M = M_1 + M_2$), y en el segundo solamente M_1 y, cuando hay pesca, F ($M = M_1$; $Z = M_1 + F$) (JONES y HALL, 1973; CUSHING y HORWOOD, 1977; LARRAÑETA, 1979). Al hacer esto lo mejor es convertir la población frezante en su *stock* de huevos, para evitar los cambios en los parámetros A o β de las curvas de *stock*-reclutamiento, debido a las variaciones de la fecundidad media producidas por la mortalidad por pesca.

Las curvas de huevos-reclutamiento y de *stock*-reclutamiento pueden ser usadas también para transformar una curva de rendimiento por recluta (Y/R_t) de un modelo estructural, como cuando se usan las Tablas de Beverton-Holt (1964), en una curva de rendimiento, al multiplicar los valores de Y/R_t por los de R_t de una serie de curvas de generaciones en función de la mortalidad por pesca (LARRAÑETA, 1979).

En este trabajo se ha prestado atención al efecto de la mortalidad por pesca sobre las curvas de generaciones cuando son usadas como modelos de producción general o como partes de los estructurales, siendo las conclusiones más importantes que la pesca puede modificar la mortalidad compensatoria en las curvas huevos-reclutamiento y *stock*-reclutamiento, disminuyendo los parámetros B y α en las primeras y aumentando el parámetro β y disminuyendo los A y B en las segundas.

AGRADECIMIENTOS

Deseo mostrar mi agradecimiento al Dr. E. C. López Veiga por las valiosas sugerencias hechas a la lectura del manuscrito y a D.^a María Teresa Fernández por la realización de los dibujos.

SUMMARY

EFFECTS OF THE FISHING MORTALITY UPON THE GENERATION CURVES. — Egg-recruitment, stock-recruitment and reproduction curves are considered as events of a more general subject that we call generation curves. Generation curves can be used as general production curves, or as pieces of structural ones. In this paper some effects of fishing mortality on generation curves have been considered. The most important conclusions are that fishing can modify compensatory mortality in egg-recruitment and stock-recruitment curves, decreasing parameters B and α in the former one and increasing parameter β and decreasing parameters A and B in the later one.

BIBLIOGRAFÍA

- BEVERTON, R. J. H. and S. J. HOLT. — 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *U. K. Min. Agr. and Fish., Fish Invest., Ser. 2*, 19; 533 pp.
- BEVERTON, R. J. H., and S. J. HOLT. — 1964. Tables of yield functions for fishery assessment. *FAO Fish. tech. Pap.*, 38: 49 pp.
- BURD, A. C. and B. H. HOLFORD. — 1971. The decline in the abundance of Downs herring larvae. *Rapp. Proc-Verb. Réu.*, CIEM, 160: 99-100.
- CUSHING, D. H. and J. W. HORWOOD. — 1977. Development of a model of stock and recruitment. *Fisheries Mathematics*, Acad. Press: 21-35.
- DRAGESUND, O. — 1971. Factors influencing year-class strength of Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus* Linné). *Rapp. Proc-Verb. Réu.*, CIEM, 160: 74-75.
- DRAGESUND, O., J. HAMRE and O. ULLTANG. — 1978. Biology and population dynamics of the Norwegian spring spawning herring. *Symp. Biol. Basis Pelagic Fish Stock Management*, 3: 79 pp.
- GULLAND, J. A. — 1978. Problems and progress in oceanography relevant to fisheries. *FAO Fish. Rep.*, 206 (suppl. 1): 9-14.
- HARRIS, J. G. K. — 1975. The effect of density-dependent mortality on the shape of the stock and recruitment curve. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 36 (2): 144-149.
- JONES, R. and W. B. HALL. — 1973. A stimulation model for studying the population dynamics of some fish species. *The mathematical theory of the dynamics of biological populations*. Acad. Press: 35-59.
- JONES, D. D. and C. J. WALTERS. — 1976. Catastrophe theory and fisheries regulation. *J. Fish. Res. Board Can.*, 33(12): 2829-2833.
- LARRAÑETA, M. G. — 1978. A critical examination of reproduction curves. *Symp. Biol. Basis Pelagic Fish Stock Management*, 18: 19 pp.
- MACCALL, A. D. — 1976. Density dependence of catchability coefficient in the California Pacific sardine, *Sardinops sagax caerulea*, purse seine fishery. *CalCOFI Reports*, XVIII: 136-148.
- MOLLOY, J. — 1978. Assessment and management of the Celtic Sea herring stock. *Symp. Biol. Basis Pelagic Fish Stock Management*, 7: 14 pp.
- RICKER, W. E. — 1954. Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Board Can.*, 11 (5): 559-623.
- RICKER, W. E. — 1958. Handbook of computations for biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board Can.*, 119: 300 pp.
- RICKER, W. E. — 1973. Critical statistics from two reproduction curves. *Rapp. Proc-Verb. Réu.*, CIEM, 164: 333-340.
- ROTHSGHILD, B. J. — 1976. Fishery Science: fact, fiction and dogma. *CalCOFI Reports*, XVIII: 44-45.
- SCHUMACHER, A. — 1978. Review of North Atlantic catch statistics. *Symp. Biol. Basis Pelagic Fish Stock Management*, 1: 39 pp.
- ULLTANG, O. — 1978. Factors of pelagic fish stocks which affect their reaction to exploitation and require a new approach to their assessment and management. *Symp. Biol. Basis Pelagic Fish Stock Management*, 34: 40 pp.