

**Modelo de las variaciones del
crecimiento de la bacaladilla**

Micromesistius poutassou

del Mediterraneo Occidental

y su relacion con el ambiente

Luis E. Calderon Aguilera

1989

MODELO DE LAS VARIACIONES DEL
CRECIMIENTO DE LA BACALADILLA

Micromesistius poutassou

DEL MEDITERRANEO OCCIDENTAL
Y SU RELACION CON EL AMBIENTE

Memoria que para optar al Grado de Doctor en
Ciencias del Mar por la Universidad Politécnica
de Cataluña presenta LUIS EDUARDO CALDERON
AGUILERA

Visto Bueno

Dr. Carlos Bas i Peired
Tutor y Director de Tesis
Profesor de Investigación
Consejo Superior de Investigaciones Científicas

Barcelona, septiembre de 1989

Modelo de las variaciones del crecimiento de la bacaladilla **Micromesistius poutassou** del Mediterráneo Occidental y su relación con el ambiente.

RESUMEN

Se analizan los datos de 145 687 ejemplares de bacaladilla muestreados a lo largo de la costa catalana entre 1950 y 1987. Se relacionaron varios aspectos de la biología de esta especie principalmente crecimiento con el ambiente y su variación en el tiempo. El intervalo de tallas de los individuos muestreados varió entre 40 y 410 mm de longitud total (LT) y 1.06 y 340 g de peso fresco. El stock explotable está sostenido por lo grupos de tallas comprendidos entre los 190-260 mm y 1-3 años de edad. La talla media anual fue de 204 mm variando en función del reclutamiento, factores ambientales y esfuerzo pesquero.

La freza tiene lugar en febrero y la talla de primera madurez se alcanza entre los 19 y 20 cm de LT. Entre abril y noviembre la población se encuentra en reposo sexual y empieza su evolución en diciembre como lo indica el Índice Gonadosomático Relativo. La proporción de sexos es cercana a 1 si bien hay una mayor proporción de hembras a mayor profundidad y en las tallas y edades mayores (No se encontraron machos mayores de 33 cm y 5 años). El reclutamiento a la zona de pesca varía entre abril y junio aparentemente en función de la cantidad de alimento disponible y la formación de la termoclina.

La relación talla-peso indicó una ligera anomalía negativa ($b=2.9$) si bien hay diferencias entre sexos, a lo largo del año y entre años. El factor de condición más alto se alcanza en junio y julio.

Para determinar la relación talla-edad se leyeron 5571 otolitos. En general el período de crecimiento activo va de febrero a agosto aunque en algunos años se registraron varios desfases probablemente debidos a anomalías térmicas y otras condiciones ambientales. El crecimiento es muy activo durante el primer año de vida alcanzando los 17.2 cm. En promedio la talla media fue de 18.5, 22.2, 25.4, 27.8, 31.1 y 33.1 cm lt a los 1,2,3,4,5 y 6 años de edad respectivamente. Los parámetros de la ecuación de crecimiento de Von Bertalanffy para toda la serie fueron:

$L_{\infty} = 48.24 \pm 3.48$ cm; $k = 0.1311 \pm 0.0289$; $t_0 = -2.6923 \pm 0.1682$. La variación en la intensidad de crecimiento se calculó a partir del tamaño del núcleo y ancho de las bandas de crecimiento del otolito. Para ello se incluyeron en resina plástica y se cortaron a nivel núcleo 874 otolitos. Se midieron con un objetivo micrométrico. La relación entre la LT y el diámetro del otolito (L1) queda definida por la función:

$$LT = 63.27 L1^{0.95}$$

A partir de ésta se reconstruyó la cronología de la talla media por edad y se comparó con la obtenida por lectura directa del otolito.

Se presentan evidencias que manifiestan la relación entre las variaciones del crecimiento y factores ambientales como la temperatura, productividad, radiación y manchas solares y antropogénicos como esfuerzo pesquero y contaminación. La función de transferencia, obtenida mediante la técnica de Dinámica de Sistemas, que relaciona la temperatura del mar en

mayo y la intensidad de crecimiento de la clase de edad I es:

$$y(t) - 0.6279y(t - 1) = 0.1761 u(t)$$

También se observaron algunos otolitos al Microscopio Electrónico de Barrido para identificar anomalías en las unidades de crecimiento.

La población se encuentra en estado estacionario pero con una tendencia a disminuir en la talla media explotada debido a un incremento excesivo en la presión pesquera.

Se presentan algunas consideraciones sobre la estrategia de muestreos de desembarque y se proponen algunas recomendaciones para su mejor aprovechamiento.

Model de les variacions del creixement de la maire *Micromesistius poutasou* de la Mediterrània Occidental i la seva relació amb el medi

RESUM

S'analitzen les dades de 145 687 exemplars de maire al llarg de la costa catalana entre 1950 i 1987. Es relacionen diferents aspectes de la biologia d'aquesta espècie, principalment el creixement en relació al medi i la seva variació en el temps. L'interval de talles dels individus mostrejats va variar entre 40 - 410 mm de longitud total (LT) i 1.06 i 340 g de pes fresc. El "stock" explotable està sostingut pels grups de talles compreses entre els 190 i 260 mm i 1-3 anys d'edat. La talla mitjana anual fou de 204 mm variant en funció del reclutament, dels factors ambientals i del esforç pesquer.

La 'freza' té lloc al febrer i la talla de la primera maduresa es produeix entre 19 i 20 cm de LT. D'abril a novembre la població es troba en repòs sexual i comença la seva evolució al desembre com ho indica l'índex gonadosomàtic relatiu. La proporció de sexes és propera a 1, tot i que hi ha una proporció de femelles a més fondària i a les talles i edats més grans (no es van trobar mascles més grans de 33 cm i 5 anys). El reclutament a la zona de pesca varia entre abril i juny aparentment en funció de la quantitat d'aliment disponible i de la formació de la termoclina. La relació talla-pes va indicar una lleugera anomalia negativa ($b=2.9$) tot i que hi ha diferències entre sexes, al llarg de l'any i entre anys. El factor de condició més alt s'assoleix al juny i juliol.

Per a determinar la relació talla-edat es van llegir 5571 otòlits. En general el període de creixement actiu va de febrer a agost bé que en alguns anys es varen enregistrar diferents desfases probablement deguts a anomalies tèrmiques i a d'altres condicions ambientals. El creixement és molt actiu durant el primer any de vida arribant als 17.2 cm. En promig la talla mitjana va ser de 18.5, 22.2, 25.4, 27.8, 31.1 i 33.1 cm LT als 1, 2, 3, 4, 5 i 6 anys d'edat respectivament. Els paràmetres de l'equació de Von Bertalanffy per a tota la sèrie van ser: $L_{\infty} = 48.24 \pm 3.48$ cm; $k = 0.1331 \pm 0.0289$; $t_0 = -2.69 \pm 0.16$. La variació de la intensitat de creixement es va calcular a partir del tamany del nucli i l'amplada de les bandes de creixement de l'otòlit. En aquest procés es van incloure en reina plàstica i es van tallar a nivell del nucli 874 otòlits. Es van mesurar amb un objectiu micromètric. La relació entre la LT i el diàmetre de l'otòlit (L_1) queda definida per la funció: $LT = 63.27 L_1^{0.95}$. A partir d'aquesta funció es va reconstruir la cronologia de la talla mitjana per edat i es va comparar amb l'obtinguda per la lectura directa de l'otòlit.

Es presenten evidències que posen de manifest la relació entre les variacions del creixement i factors ambientals com la temperatura, productivitat, radiació i taques solars i antropogènics com esforç pesquer i contaminació. La funció de transferència obtinguda mitjançant la tècnica de Dinàmica de

Sistemes i que relaciona la temperatura del mar al maig i la classe d'edat I és: $y(t) - 0.6279 y(t-1) = 0.1761 u(t)$.

També es varen observar alguns otòlits al Microscopi Electrònic per a identificar anormalitats en les unitats de creixement. La població es troba en estat estacionari però amb una tendència a disminuir en la talla mitjana explotada degut a un increment excessiu en la pressió pesquera.

Es presenten algunes consideracions sobre l'estratègia de les mostres de desembarc i es proposen algunes recomanacions per tal de millor-ne l'aprofitament.

Con todo mi amor para

Ara Isel

Nadia Paola

Tania Mitzi

residentes permanentes de mi corazon

inspiracion de mi alma

y razon de mi vida

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Dr. Carlos Bas su permante disposición a mis consultas y lo mucho que aprendí en nuestras discusiones.

A la Dra. Beatriz Morales sus enseñanzas sobre todo lo relativo a "otolitos" y sus comentarios sobre este trabajo. Al Dr. Jordi Lleonart y a Begoña Campos por lo que respecta a Modelos de Crecimiento.

Al Dr. Joseba Quevedo y Teresa Escobet por su ayuda en lo referente a técnicas de Dinámica de Sistemas.

Al Dr. Domingo Lloris el préstamo de bibliografía y sus comentarios sobre el manuscrito, al igual que a la Dra. Emilia Gutierrez sobretodo en la estadística.

A Antoni Albiol todos los ejemplares de 'maira' muestreados en 1987. A J.P. Massaguer los datos de temperatura.

A Paloma Martín por su amistad y ayuda. A mis amigos Felipe Collado y Emilio García su asesoría en los aspectos matemáticos; A R. Navarro, Ll. del Cérro, A. Castellón, M. Manríquez y J. Candela en programación e informática. A todos los compañeros del Instituto de Ciencias del Mar, en especial a Ramón Tobar y Pili Sánchez. A J. Font por permitirme usar todos los recursos de la unidad de Oceanografía. M.R. Vitria elaboró muchos de los gráficos y J.M. Fortuño las fotografías con el Microscopio Electrónico. M. Tomo preparó algunas figuras. Mi tía Gelo ayudó en la disección de pescados.

Gracias especiales al super Equipo de Apoyo (Tommy, Feli, Nancy, Rosy y Mariola) cuya ayuda fue determinante para finalizar este trabajo.

También quiero agradecer a los que me pusieron obstáculos y me negaron su ayuda porque estimularon mi ingenio y me alertaron sobre la mezquindad de este mundo.

A R. Perrotta por compartir conmigo las miserias de los primeros meses.

A toda mi familia por su incondicional y permanente apoyo en todos sentidos pero sobretodo a **Mary** por todo lo que ha tenido que pasar sola para que yo llegará hasta aquí.

Durante mi estancia en Barcelona estuve apoyado por una beca dentro del convenio entre el CONACYT (México) y el CSIC (España) (Reg. 38505) por lo que agradezco a las autoridades respectivas sus atenciones. En particular al Director del Insituto de Ciencias del Mar, Dr. Andrés Maldonado y al Administrador Sr. J.A Fernández.

PREFACIO

Como todo trabajo de investigación, éste pretende ser una aportación original al conocimiento. Sin embargo, debido a la gran cantidad de literatura que debe revisarse y a los constructivos comentarios de otros colegas, alguna idea aquí expresada puede no ser propia. La intención nunca ha sido el plagio así que pido disculpas anticipadas por ello.

La longitud de un artículo publicado en alguna revista rara vez pasa de las 10 páginas. La separación de los componentes básicos, introducción, material y métodos, resultados y discusión es posible gracias a que se trata un punto específico. Por el contrario, una tesis doctoral generalmente es más amplia y toca varios puntos. La división en los componentes antes mencionados no puede hacerse por la diversidad de temas y la longitud de los mismos. Por eso he preferido hacer una aparentemente excesiva división en capítulos de tal forma que se facilite la localización de algún punto de interés particular.

Al principio de cada capítulo se esboza brevemente el contenido del mismo. Después se detalla la metodología específica (si la hay), continuando con los resultados y discusión.

A falta de una guía de formato propio para tesis doctorales en la Universidad Politécnica de Cataluña, la presentación del textos, tablas, figuras, abreviaciones y referencias se hizo siguiendo la "Guide for Contributors to the Journals and Symposia of the British Ecological Society".

En lo posible traté de evitar extrangerismos pero lamentablemente hay palabras que no admiten traducción al español o que nadie sabría a que se refieren. Así he mantenido términos como "stock" o "Match-Mismatch Hypothesis" por la importancia que tienen para la correcta comprensión del texto.

Salvo que indique lo contrario, en todo el trabajo me refiero exclusivamente a *Micromesistius poutassou* (Risso 1810), por lo que en la mayoría de las tablas y figuras no lo especifico.

Los comentarios de otros colegas han ayudado a mejorar la calidad de este trabajo. Los errores que permanecen son mi absoluta responsabilidad.

Luis Eduardo Calderón Aguilera
Barcelona, septiembre de 1989.

CONTENIDO

Resumen
dedicatoria
agradecimientos
prefacio

PARTE I

CAPITULO 1 INTRODUCCION GENERAL

1.1	Importancia económica y ecológica de la especie.....	2
1.2	Descripción de la especie.....	4
1.3	Antecedentes.....	6
1.4	Planteamiento teórico del problema.....	7
1.4.1	Fisiología del crecimiento de peces.....	9
1.4.2	Relación con el ambiente.....	11
1.5	Características hidrográficas e hidrodinámicas de la costa catalana.....	14

CAPITULO 2 MATERIALES Y METODOS

2.1	Procedencia de las muestras y datos.....	21
2.2	Metodología de campo.....	21
2.2.1	Muestreo de desembarque.....	21
2.2.2	Tratamiento en el laboratorio.....	21
2.3	Metodología del estudio del crecimiento en teleósteos	
2.3.1	Lectura de otolitos.....	23
2.3.2	Inclusión en resina y corte de otolitos.....	23
2.3.3	Medida de las bandas o zonas de crecimiento.....	23
2.3.4	Aplicación de M. Electrónica de Barrido.....	24

PARTE II ASPECTOS BIOLÓGICOS DE *Micromesistius poutassou*

CAPITULO 3 BIOLOGIA DE LA ESPECIE

3.1	Estados larvales.....	27
3.2	Relación Talla - Peso.....	28
3.2.1	Relación talla - peso total.....	29
3.2.2	Relación talla - peso eviscerado.....	29
3.3	Índices Biológicos.....	33
3.3.1	Factor de Condición.....	38
3.3.2	Índice Gonadosomático Relativo.....	38
3.3.3	Índice Hepatosomático Relativo.....	40
3.4	Desarrollo Sexual.....	43
3.4.1	Proporción de sexos.....	43
3.4.2	Madurez sexual y fecundidad.....	45
3.5	Alimentación.....	48
3.6	Parásitos y enfermedades.....	49

CAPITULO 4 ALGUNAS RELACIONES ECOLOGICAS

4.1 La bacaladilla y otras especies de la comunidad.....	50
4.2 Depredadores.....	50
4.3 Competidores.....	52
4.4 Distribución batimétrica y migraciones.....	52
4.4.1 Movimientos verticales.....	55
4.4.2 Distribución de tallas.....	56

PARTE III ASPECTOS DEL CRECIMIENTO DE *Micromesistius poutassou*

CAPITULO 5 CARACTERISTICAS DEL CRECIMIENTO

5.1 Estadios de crecimiento.....	59
5.2 Ciclos de crecimiento estacional.....	60
5.3 Distribución de frecuencia relativa de talla y peso durante el primer año de vida de esta especie.....	60

CAPITULO 6 ESTIMACION DE LAS TASAS DE CRECIMIENTO EN LA NATURALEZA

6.1 Edad a partir de distribución de frecuencias de tallas	
6.1.1 Resultados.....	81
6.2 Discusión.....	83

CAPITULO 7 DETERMINACION DE LA EDAD POR LECTURA DE OTOLITOS

7.1 Validación del método.....	92
7.2 Variación intranual de la f. de b. de crecimiento...	92
7.3 Comparación interanual del período de formación de las bandas de crecimiento.....	96

CAPITULO 8 ESTRUCTURA DE EDADES DE LA POBLACION

8.1 La Clave Talla-Edad.....	100
8.1.1 Anual.....	101
8.1.2 Clave talla-edad por períodos.....	112
8.1.3 Clave talla-edad global.....	116
8.2 Evolución de las cohortes.....	118
8.3 Discusión.....	121

CAPITULO 9 MODELOS DE CRECIMIENTO RELACIONADOS CON LA EDAD

9.1 Características generales de las curvas de crecimiento aplicadas en el estado adulto.....	127
9.1.1 Modelo de Von Bertalanffy (Pütter).....	127
9.1.2 Modelo de Gompertz.....	129
9.2. Resultados y Discusión.....	129

CAPITULO 10 COMPARACION DE LAS TASAS DE CRECIMIENTO

10.1 Diferencias entre sexos.....	147
10.2 Diferencias interanuales.....	148
10.3 Diferencias entre individuos de una misma cohorte.	151
10.4 Diferencias en las t. de crec. de varias cohortes.	154
10.5 Diferencias entre localidades.....	154

CAPITULO 11 RELACION CRECIMIENTO (TALLA) - DESARROLLO DEL OTOLITO

11.1	Diseño Experimental	
11.1.1	Elección del eje de medición.....	161
11.1.2	Determinación del tamaño de muestra.....	165
11.2	Modelo estimador del crecimiento a partir de la relación entre la longitud del pez y el tamaño del otolito....	168
11.2.1	Relación talla - diámetro del otolito.....	169
11.2.2	Relación edad - diámetro del otolito.....	173
11.2.3	Variación intensidad de crec. con la edad....	175
11.3	Obtención de cronologías o retrocálculo.....	177
11.3.1	Datación y sincronización.....	180
11.4	Análisis de las fluctuaciones.....	190
11.5	Test de significación de ciclos.....	196

CAPITULO 12 RELACION CRECIMIENTO AMBIENTE

12.1	Análisis de las series temporales.....	200
12.1.1	Núcleo del otolito.....	202
12.1.2	Talla Media Anual.....	206
12.1.3	Incrementos anuales c. de edad I, II y III....	206
12.1.4	Crecimiento Total.....	214
12.1.5	Discusión.....	219
12.2	Modelo lineal de Crecimiento.....	224
12.3	Anomalías en el crecimiento.....	227
12.4	Factores ambientales de posible influencia en el crecimiento	
12.4.1	Temperatura.....	234
	Formación de la Termoclina.....	249
12.4.2	Productividad Primaria y Actividad Solar.....	250
12.4.3	Precipitación pluvial.....	252
12.4.4	Actividad Pesquera.....	253
12.4.5	Otros factores.....	256
12.5	Aplicación de la Teoría de Sistemas Dinámicos en la modelización de la relación temp. - crecimiento.....	257
12.5.1	Bases del Modelo.....	258
12.5.2	Función de Transferencia.....	259
	12.5.2.1 Resultados y Discusión.....	262
12.6	Observación de Unidades de crecimiento por Microscopía Electrónica de Barrido.....	267

PARTE IV

DISCUSION GENERAL.....	272
------------------------	-----

CONCLUSIONES.....	278
-------------------	-----

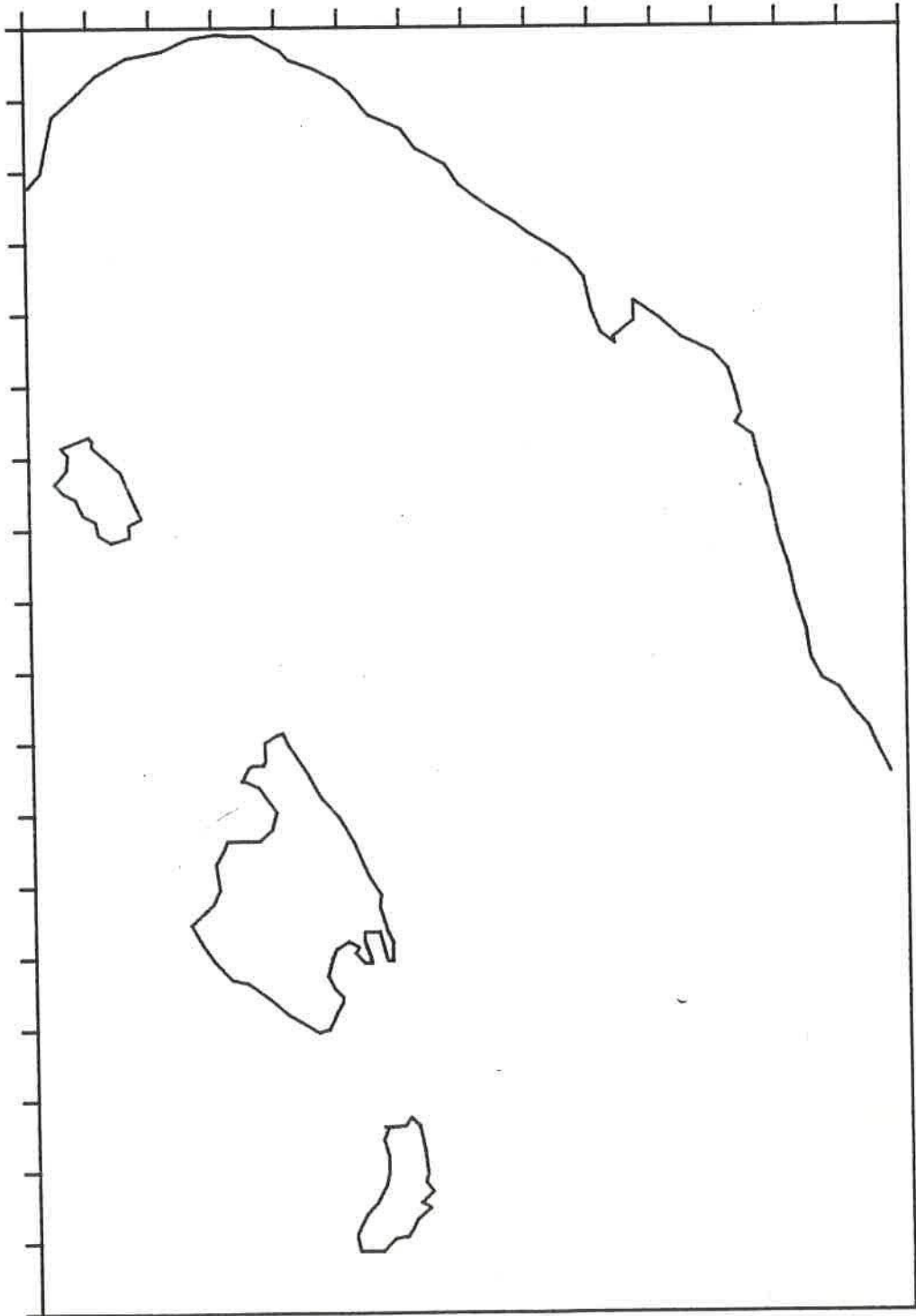
LITERATURA CITADA.....	285
------------------------	-----

APENDICE

Nombres comunes de <i>Micromesistius poutassou</i> en diferentes países.....	295
--	-----

PARTE I

INTRODUCCION



CAPITULO 1 INTRODUCCION GENERAL

Micromesistius es un gádido de amplia distribución geográfica. Por sus características morfométricas se distinguen dos especies: **Micromesistius poutassou** (o bacaladilla como se le conoce en España -ver apéndice 1) y **Micromesistius australis**. La primera se encuentra en el Atlántico noreste, entre los 26° y 82° N, en las costas de Groenlandia, en las de Nueva Escocia y Mar Mediterráneo (Raitt, 1968). En la figura 1.1 se presenta la distribución de **Micromesistius**. Según Schmidt (1909 citado por Robles, 1970) los factores determinantes de la distribución son la temperatura con un mínimo de 8 °C y una salinidad mínima entre 35.25 y 35.30 ‰.

Por su parte **M. australis** es una especie típica de la corriente fría de las Malvinas, cuya área de distribución se extiende durante los meses de invierno y primavera desde los 37° 40' hasta los 54° S y durante la temporada estival desde los 42° hasta los 54° S, hasta llegar al Mar de Scotia en aguas subantárticas. Incluso hay registros de esta especie en aguas antárticas (60° S) (fig. 1.1). En dicha zona los valores de temperatura oscilaron entre 3 y 10° y la salinidad entre 32.92 y 34.28 ‰ (Perrota, 1982).

El presente trabajo pretende ser una contribución al conocimiento de la población de esta especie en el Mediterráneo Occidental, con énfasis en el estudio del crecimiento, su relación con el ambiente y las variaciones observadas desde 1950 a la fecha.

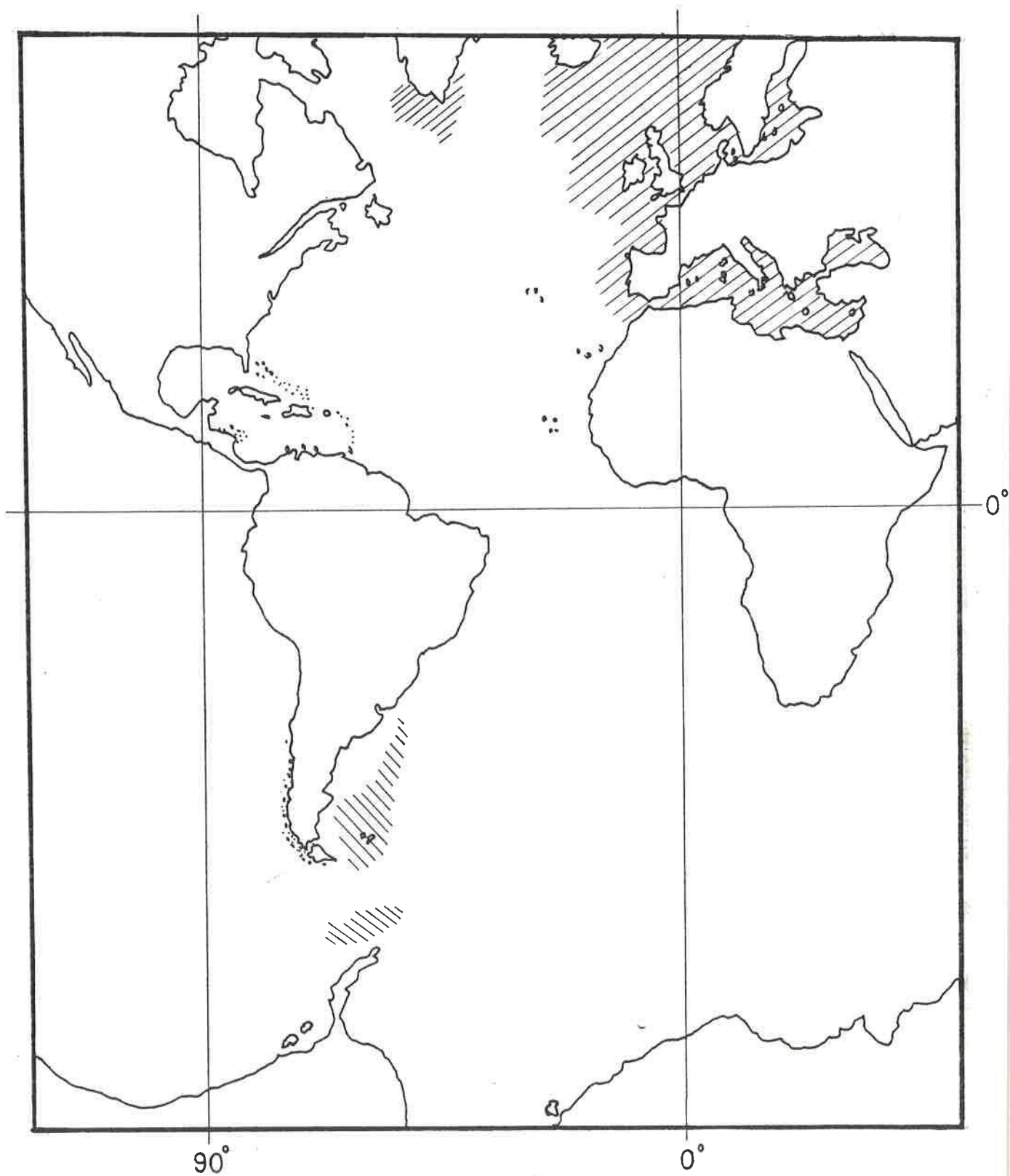




Fig. 1.1 Distribución geográfica del género *Micromesistius*

-  *M. poutassou*
-  *M. australis*

1.1 Importancia económica y ecológica de la especie

En el Atlántico Norte la bacaladilla es base de una importante pesquería y objeto de continuos y recientes estudios (Bhatmager, 1988; Shevchenko e Isaev, 1988; Monstad, 1988; *inter alia*). El stock reproductor al oeste de las Islas Británicas se estima, con base en datos de campañas acústicas en el orden de 10 millones de toneladas (Bailey, 1982).

Por lo que toca al Mediterráneo español la bacaladilla o 'maire' *Micromesistius poutassou* es la especie más abundante y frecuente de la pesca de arrastre bentónico. Si bien no es considerada como especie objeto particular de una pesquería, se captura junto con especies más apreciadas como el rape o la merluza y aunque de menor precio que éstas dado su gran volumen puede considerarse económicamente importante.

En la fig. 1.2 se presentan las capturas realizadas en la zona Baleárica (División 1.1. Area de Pesca 37 - GFCM) durante el periodo comprendido entre 1964 y 1985. Toda la captura española de bacaladilla fue en esta zona, mientras que las capturas hechas por Argel y Marruecos aquí son inferiores al 10% del total (FAO, 1987).

En el puerto de Barcelona durante 1987 se desembarcaron más de 184 toneladas con un valor de 28 766 682 pesetas (Datos de la Cofradía de Pescadores de Barcelona).

La importancia ecológica de la bacaladilla también es notable dada su situación intermedia en la trama trófica. Según Zilanov (1964, 1968b citado por Bailey, 1982) debido al porcentaje de la producción de zooplancton que consume, es un fuerte competidor de la merluza atlántico-escandinava (*Merluccius merluccius*). En el

Capturas de bacaladilla

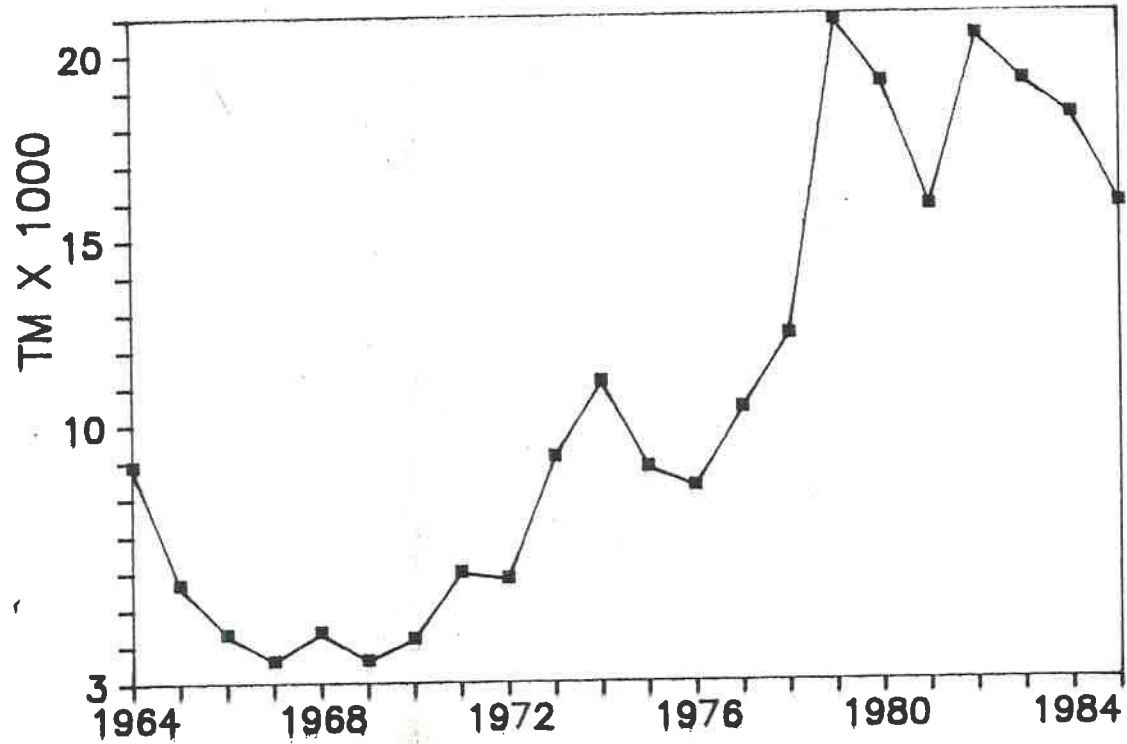


Fig. 1,2 Capturas de bacaladilla en la zona baleárica
(División 1.1 Area de Pesca 37 GFCM).

mismo sentido apuntan Guichet y Mariel-Bussy (1970) con respecto a la merluza del Golfo de Vizcaya.

1.2 Descripción de la especie (Después de Lozano Rey, 1960)

Micromesistius poutassou (OSTEICHTHYES:GADIDAE) tiene cuerpo fusiforme, cabeza pequeña, ojos medianos y la mandíbula inferior ligeramente prominente. Presenta tres aletas dorsales, dos anales y una caudal independiente. La primera y la segunda dorsales son triangulares, cortas y agudas, mientras que la tercera es más baja que las anteriores, si bien es bastante más larga, estando su altura contenida cerca de tres veces en la longitud de su base. La separación entre la primera y la segunda dorsal es menor que la existente entre la última y la tercera dorsal.

La característica más distintiva de esta especie es que la longitud de la base de la primera aleta dorsal está contenida más de cuatro veces en la de la primera anal y más de tres veces en la de la segunda dorsal.

La aleta caudal está perfectamente desarrollada y es poco escotada. Las aletas pectorales son ligeramente agudas y sobrepasan en su extremo a la vertical que pasa por el punto de origen de la primera dorsal, y por ende también por el principio de la primera anal.

Las aletas ventrales son bastante cortas y poco agudas. La fórmula radial es: D1 11-14, D2 10-14, D3 20-26, A1 33-39, A2 20-27.

Las escamas son pequeñas y hay alrededor de 12 líneas entre la línea lateral y la base de la primera dorsal.

El color, aunque no es uniforme, es azul grisáceo cuando tiene escamas pero los ejemplares capturados con red de arrastre las

pierden fácilmente y queda de un color gris plata. Algunas veces presenta puntuaciones negras en los flancos, una mancha oscura en el opérculo y una negra, más pequeña, en la axila de las pectorales.

1.3 Antecedentes

Como ya se dijo, la bacaladilla es una especie económicamente importante por su abundancia. De ahí que haya sido estudiada desde hace tiempo y en diversos aspectos. La mayoría de los trabajos han sido realizados con poblaciones del Mar del Norte. Una buena recopilación de los trabajos realizados hasta 1968 puede encontrarse en la sinopsis preparada por Raitt (1968). Más recientemente Bailey (1982) hizo una síntesis de todos los trabajos sobre la bacaladilla publicados hasta la fecha.

El descubrimiento del mecanismo reproductor de esta especie en dicha zona permitió alcanzar tasas de explotación superiores a las 100 Tm/dba/barco al Oeste de Irlanda y Escocia (Nadal, 1982). La estimación de la distribución y abundancia de las larvas desde 1948 a 1970 han sido analizadas por Bainbridge y Cooper (1973). Evaluaciones periódicas de su abundancia por métodos acústicos y de su estructura de edades y tallas han sido reportadas por Pawson *et al* (1975), Pawson *et al.* 1978, Monstad y Midttum (1981), Anónimo (1981), entre muchos otros.

También han sido estudiadas sus características morfométricas (Zilanov, 1981), aspectos de alimentación (Plekhanova y Soboleva, 1981), parasitismo (Karasev *et al.* 1981) y hematología (Volynkin, 1981) y particularmente anillos de crecimiento primario en otolitos por Gjosaeter y Beck (1979).

En el Mar Ligure esta especie ha sido intensivamente estudiada

por Orsi-Relini y Peirano (1982; 1983; 1985) y Peirano (1986).

En el litoral español del Atlántico esta especie ha sido estudiada por Cendrero (1967) y Robles (1970). En el Mediterráneo occidental los primeros trabajos sobre esta especie fueron realizados por Bas (1963; 1964) en lo referente a pesca y crecimiento relativo y por Bas y Morales (1966) en lo que toca a crecimiento y desarrollo del otolito. Posteriormente están los trabajos sobre su biología (Lucena y Garcia, 1981; Crespo *et al*, 1981); reproducción y alimentación (Macpherson (1975; 1977; 1978;)), huevos y larvas (Palomera *et al.* 1983) y más recientemente sobre su crecimiento y estructura del otolito (Veron Jane, 1986).

1.4 Plateamiento teórico del problema.

El crecimiento es uno de los aspectos más estudiados dentro de la dinámica de poblaciones marinas de importancia comercial y por tanto existe una vasta literatura al respecto. Esto se debe básicamente a la relativa facilidad de investigar en este campo (lectura de otolitos y partes duras, cultivo en el laboratorio, marcado y recaptura, etc.) en comparación con otros aspectos aún oscuros como la evaluación del reclutamiento.

Las líneas de investigación en el campo de las pesquerías en todo el mundo actualmente están haciendo énfasis en la relación de la dinámica poblacional con el ambiente. En la fig. 1.3 se presenta un esquema de los principales factores que afectan el crecimiento de los peces.

Este trabajo pretende ser la primera aportación en ese sentido para una especie de las costas del Mediterráneo occidental.

Para esta especie en particular, ya Bailey (1970) llamaba la atención en cuanto a los problemas que se tienen en la determinación de su edad. Anónimo (1979 citado por Veron Jane, 1986) señala que los otolitos de *Micromesistius poutassou* presentan una gran dificultad en su lectura debido a:

- presencia de varios anillos hialinos cerca del núcleo
- presencia de una zona hialina, inconspicua, - anillo de Bowers- formada previamente al primer anillo anual verdadero
- presencia de anillos dobles.

Por otra parte, la mayoría de los estudios realizados en el Mediterráneo español son ó demasiado puntuales (una o pocas veces en una localidad) ó interrumpidos ó de poca duración. En el mejor de los casos se dispone de un ciclo anual o hasta de varios años de muestreo, pero sin duda en ningún caso se dispone de una serie

tan larga y continua como en el presente trabajo (muestreos desde 1950). Esto permitirá hacer una descripción mucho más fina de las variaciones sobre la tasa de crecimiento de la bacaladilla en los últimos años, determinar su periodicidad (si la hay), la influencia de los factores ambientales y el efecto de la presión pesquera.

Contrariamente a lo señalado por Crespo et al. (1982), hay evidencias que las poblaciones del Mediterráneo occidental y más concretamente la(s) de la costa catalana, se comportan de manera distinta a las del Atlántico en lo que se refiere a su comportamiento reproductivo, crecimiento, etc.

Dentro de este contexto sólo existen 2 trabajos previos que traten particularmente el estudio del crecimiento de la bacaladilla en la costa catalana: el de Bas y Morales (1966) y el de Veron Jane (1986). El primero versó sobre la relación existente entre el crecimiento del otolito y del pez y el desarrollo del propio otolito, la variación del tamaño del núcleo y de la amplitud de las bandas de crecimiento. Este trabajo, aunque fino, fue realizado hace más de 20 años y obviamente no se disponía de óptica tan avanzada ni técnicas de análisis matemáticos como las actuales. El trabajo de Veron Jane (1986) profundiza más sobre la microarquitectura y crecimiento relativo del otolito con muestras tomadas en un período de dos años (junio 81 - mayo 83) que en el análisis del crecimiento y tan solo calcula la ecuación de Von Bertalanffy.

La variación en la tasa de crecimiento determina los rendimientos posibles (dado que existe una relación talla-peso) y por tanto esto es útil para el análisis de dicha variación entre individuos, grupos de edades, tallas, cohortes y en el tiempo,

cosa hasta ahora no realizada por no disponer de muestreos tan prolongados.

Dada la importancia de una clave talla-edad precisa para cualquier tipo de análisis posterior de la dinámica de la población como por ejemplo aplicación de modelos de producción, VPA (Análisis de población virtual) o cualquier otro, la lectura de otolitos por diversas técnicas para conseguir tal fin no sólo está ampliamente justificada sino que debe considerarse obligatoria.

1.4.1 Fisiología del crecimiento de peces

El crecimiento puede definirse, en términos sencillos, como la diferencia entre lo que entra y lo que sale. Es decir, es el resultado de un proceso en el que intervienen unos mecanismos autoreguladores. Existe una relación estrecha entre la tasa de crecimiento y la de metabolismo, a su vez relacionada con la edad. Jobling (1985) resume así todo el proceso:

1) Hay una correlación positiva significativa entre las tasas de ganancia de peso y el metabolismo

2) Existen diferentes patrones de metabolismo entre individuos de status nutricional similar (alimentos parecidos) pero que crecen a ritmos distintos.

3) Los individuos que crecen más lentamente, ya sea por restricciones nutricionales o efectos relacionados con la edad, muestran poco o ningún incremento en la tasa metabólica después de la ingestión de alimento.

La fig. 1.3 representa el sistema metabólico general implicado en el crecimiento, desde las fuentes de entrada (alimento,

FACTORES EXTERNOS

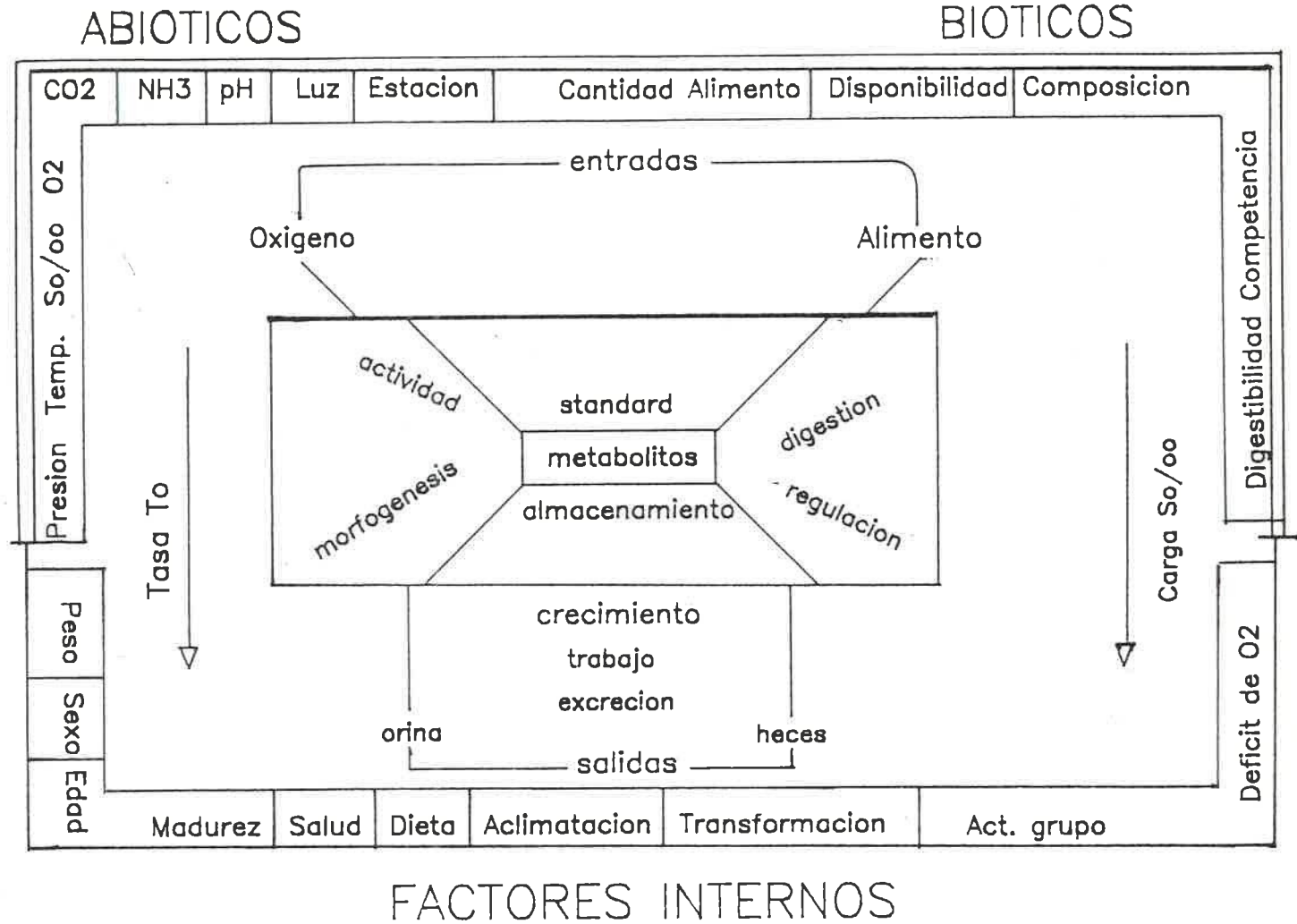


Fig. 1.3 Principales factores que afectan el crecimiento de los peces (después de Brett 1979)

oxígeno) a los productos de salida (crecimiento, trabajo, excremento) mostrando algunos de los factores internos y externos que afectan al sistema (cuadro interno). El metabolismo morfogénico se aplica a la energía de trabajo interno para producir sustancia corporal. La temperatura se muestra como el principal factor que controla el metabolismo y la salinidad como el factor que demanda energía para la regulación (Brett, 1979).

Es evidente que todos los factores están interrelacionados y que su efecto sobre el crecimiento no es fácil de determinar. Fry (1971, citado por Brett, 1979) propone 4 categorías de factores:

1. Factores Controladores. Gobiernan la tasa de reacción al influir al estado de activación molecular de los metabolitos (p.ej. temperatura, pH); operan en todos los niveles del factor ambiental implicado.

2. Factores Limitantes. Restringen la aportación o remoción de metabolitos, como eslabones de la cadena del metabolismo (p.ej. oxígeno, luz (como en fotosíntesis)). Se vuelven operacionales en un nivel particular del factor, incluyendo estados dependientes e independientes.

3. Factores Distorsionadores. Modifican o previenen el efecto de un factor ambiental a través de un mecanismo regulador (p.ej. la humedad influyendo sobre la temperatura corporal que a su vez afecta la pérdida de calor evaporado, o regulación de temperatura por flujo de calor contracorriente.

4. Factores Directivos. Son los que guían al animal para que seleccione o responda a una característica particular del medio (p.ej. preferencia de temperatura); pueden ser comparados a la categoría de "mecanismos liberadores" en comportamiento animal y

pueden implicar respuesta hormonal.

1.4.2 Relación con el ambiente

El medio ambiente puede afectar la tasa de crecimiento de los peces y manifestarse en el ritmo de formación, irregularidades en el patrón de crecimiento y grosor de los incrementos (Morales-Nin, 1984). Evidentemente hay muchos factores que pueden afectar la periodicidad y la naturaleza de los anillos de crecimiento, tales como el período de freza, escasez de alimentos y otras. En la tabla 1.1 se presentan algunos tipos y características de las estructuras periódicas formadas en los otolitos.

La tasa de crecimiento también varía según la zona geográfica en la que habite el organismo (Pannella, 1974). Para que una estructura pueda ser útil en la determinación de la edad debe tener un patrón reconocible y asignable a una escala de tiempo regular (Williams y Bedford, 1974). En las zonas templadas la época de freza y crecimiento temprano suele coincidir con días más largos, temperatura en aumento y abundancia estacional de comida que permite una mayor diversidad en la dieta. Esta periodicidad estacional se refleja en la formación de anillos o bandas en los otolitos, correspondiendo los opacos a la época de crecimiento favorable y los hialinos a la de crecimiento lento. Cabe recordar, que este principio de determinación de edad en peces fue resultado de la observación de anillos distintos en los troncos de los árboles.

El efecto de los factores abióticos sobre el la tasa de crecimiento (G) se ha estudiado ampliamente sobretodo en peces de agua dulce bajo condiciones de laboratorio (ver por ejemplo

Tabla 1.1 . Tipos y características de las estructuras periódicas formadas en los otolitos (De Morales-Nin, 1984).

PATRON DE FORMACION	DEFINICION	VARIACIONES REGISTRADAS	POSIBLES CAUSAS	SIGNIFICADO ECO-BIOLÓGICO
subdiario	finas subunidades	presencia y No,	ritmos fisiológicos	r, actividad y alimentación
diario	u, de crecimiento compuestas por l incremental y l discontinua	claridad y limites	ritmos actividad	r, actividad y alimentación
estacionales	a, de crecimiento densidad óptica distinta	periodicidad y tamaño	cambios estacionales medio o fisiológicos	duración y características de la estación, crecimiento y freza
discontinuidad	interrupción del patrón de crecimiento	pérdida, periodicidad ocasional, reabsorción	estrés, freza, ayuno enfermedad	estrés fisiológico o ambiental

Brett, 1979). Sin embargo, es mucho más difícil evaluarlo en condiciones naturales. Algunos de los factores más importantes son:

A. TEMPERATURA

La tasa de crecimiento varía considerablemente desde un crecimiento lento a bajas temperaturas a uno rápido pero poco sostenido cuando está por arriba de la temperatura óptima. La tasa máxima de crecimiento (G_{max}), está en función del medio en el que normalmente habita el organismo y por tanto es distinta según se trate de los de aguas frías o calientes. Si la variación de temperatura es pequeña y/o lenta no se registra respuesta, mientras que cambios bruscos pueden dar una respuesta compleja.

Por lo que respecta a la tasa óptima de crecimiento (G_{opt}), ésta aumenta desde una posición muy abajo de la G_{max} a bajas temperaturas hasta casi sobrepasar a la G_{max} a temperaturas elevadas. El costo de mantenimiento con el aumento de temperatura fuerza a la G_{opt} a acercarse a la G_{max} en el extremo superior de la tolerancia de temperatura. El alcance metabólico está definido como la cantidad de energía disponible para la actividad sobre el intervalo de temperaturas tolerables; el 'alcance del crecimiento' es la diferencia entre la energía del alimento que un organismo consume y todas las pérdidas y utilizaciones de energía; está asociado a relaciones bioenergéticas tales como alimento consumido, excrementos, acción dinámica específica y tasa metabólica de inanición.

Los factores ambientales no actúan directamente en el crecimiento sino a través del mecanismo de suministro y demanda de energía que influyen en el ámbito de acción "scope" del crecimiento (Warren & Davis, 1967, citados por Brett, 1979).

B. LUZ

Es difícil evaluar su efecto por los múltiples modos en los que puede actuar (calidad, cantidad, periodicidad) y más bien actúa en conjunción con otros factores como la temperatura.

Puede considerarse un Factor Directivo al estimular a la pituitaria para que secrete la hormona del crecimiento (STH). También se ha podido estimar una relación con la maduración temprana, pero lo más importante se considera que es el fotoperíodo.

C. SALINIDAD

Los peces beben agua de mar, secretan cloruros, via branquias y excretan orina isotónica. La presión osmótica interna es alrededor del 10 % de la salinidad. Se considera un factor 'distorsionador' ya que por efecto de la salinidad se requiere constantemente un gasto de energía asociado al transporte activo de iones para mantener el medio interno.

D. OXIGENO

La tasa metabólica durante y después de la ingestión de alimentos está relacionada con el consumo de O₂. Se considera un factor limitante, ya que inhibe fuertemente el crecimiento en niveles críticos, usualmente muy por debajo del punto de saturación del aire. Es posible que se deba también a que en condiciones de poco O₂ se reduzca el apetito.

Bajo condiciones de laboratorio se ha observado que la G_{max} se alcanza a las 5 ppm y hasta el punto de saturación (8 ppm), después del cual es nocivo. Una baja de oxígeno suele ir asociada a un aumento de amoníaco, urea y nitritos que actúan

antagónicamente con el crecimiento. En el medio natural es difícil que llegue a ser un factor limitante.

En resumen, el efecto de los factores ambientales es distinto según se trate de factores limitantes, controladores, distorsionadores o directivos. Cuando hay un factor controlador se habla más bien de interacción que de interrelación.

Por otro lado, los factores bióticos que más intervienen en el crecimiento son la cantidad y calidad del alimento, el tamaño del organismo y la competencia, entre otros. De cualquier forma, los factores bióticos no son Controladores. El alimento puede ser Limitante mientras que la competencia puede ser Limitante y/o Distorsionador. Todos los factores, bióticos y abióticos, están interrelacionados y afectan al crecimiento. La vía de máximo crecimiento representa la condición óptima en término de 2 o más factores considerados; cuando es aplicable, el centro de toda la configuración es el óptimo final.

1.5 Características hidrográficas e hidrodinámicas de la costa catalana

El Mar Catalán está abierto por completo al Golfo de León por el N y NE con fondos del orden de los 2500 m. Se encuentra separado del resto del Mediterráneo Occidental por el aro insular Balear con fondos menores de 100 m entre Menorca y Mallorca, de 500 m entre Mallorca e Ibiza y de 800 m entre Ibiza y el Cabo de Nao. Su hidrografía está fuertemente influenciada por los procesos que están fuera de sus límites (Bas, Suau y Cruzado 1974). En la capa superficial recibe las aguas procedentes tanto del N y NE como del E y del S así como de la costa, donde desaguan un gran número de cauces aunque de escasa consideración y con marcada estacionalidad, excepto el Río Ebro que drena una vasta cuenca.

La característica más notable del Mar Catalán (al igual que el resto del Mediterráneo Occidental) es su gran homogeneidad. Si se excluyen los primeros 100 m fuertemente influidos tanto por los efectos de la radiación solar como por los aportes de aguas atlánticas y continentales, la variación térmica no excede 1 °C (12.5-13.5 °C) y la salinidad se mantiene entre 37.9 y 38.6 ‰. Por ésto es difícil establecer diferencias entre las masas de agua presentes y sus respectivos orígenes y aún más sacar conclusiones respecto a sus movimientos (Bas, Suau y Cruzado op. cit.).

La circulación marina en el Mediterráneo tradicionalmente se ha descrito como un fenómeno de origen termohalino, o sea causado por diferencias en temperatura y salinidad entre las aguas atlánticas y mediterráneas (Font 1987). Sobre la importancia de la relación entre la atmósfera y el océano cabe acotar a Font (1987) por la claridad con la que la expresa:

"La dinámica oceánica queda determinada por los fenómenos geofísicos que se producen a través de la superficie de separación entre el océano y la atmósfera. En el Mediterráneo son fundamentales las diferencias, tanto en el espacio como en el tiempo (estacionalidad climática) en el intercambio de calor y vapor de agua entre ambos fluidos. Estas diferencias, además de producir variaciones en la temperatura y la salinidad de las aguas superficiales y, por tanto generar corrientes de densidad, originan variaciones en la densidad del aire y, en consecuencia, gradientes horizontales de la presión atmosférica en superficie. Esto produce los vientos (energía calorífica transformada en energía mecánica), que ejercen fuerzas tangenciales sobre la superficie del océano, ocasionando oleaje y corrientes. Las corrientes, a su vez, tienen un papel fundamental en el transporte horizontal de calor y, por consiguiente, en el clima. En definitiva, el océano y la atmósfera no son más que dos fases fluidas de un único sistema termodinámico que es alimentado por la radiación solar y modulado por la sucesión de las estaciones astronómicas".

Los fenómenos hidrodinámicos de mayor relevancia para el presente estudio son la formación de frentes y la estratificación estival de la masa de agua superior. Los frentes oceanográficos que se forman en esta parte del Mediterráneo marcan "fronteras" con condiciones hidrográficas distintas y afectan la productividad primaria local. La formación de la termoclina estival es claramente estacional y puede influir en los movimientos migratorios de esta especie.

CAPITULO 2 MATERIALES Y METODOS

2.1 Procedencia de la muestra y datos

Se cuenta con registros de muestreos de desembarque desde 1950 a 1987 los cuales contienen información sobre:

- a) talla
- b) peso
- c) peso desviscerado
- d) peso gónada
- e) peso hígado
- f) sexo
- g) estado sexual
- h) otolitos
- i) contenido estomacal
- j) localidad de pesca
- k) nombre de la barca
- l) puerto de desembarque
- m) profundidad
- n) otras observaciones

En la Tabla 2.1 se indica la procedencia de la muestra, los meses muestreados y el total de ejemplares colectados en cada año a lo largo del periodo de estudio.

2.2 Metodología de campo

2.2.1. Muestreo de desembarque

Se ha muestreado en la forma acostumbrada para este tipo de estudios, es decir, tratando que todas las tallas quedasen representadas, por lo que puede considerarse un muestreo estratificado al azar.

2.2.2. Tratamiento en el laboratorio

Todos los especímenes del lote son medidos con ayuda de un ictiómetro, colocando el ejemplar sobre su costado derecho, el hocico cerrado y las puntas de la aleta caudal juntas, pues se tomaba longitud total. Los mayores de 50 g se pesaban con una balanza granataria y los menores de 50 g con una analítica. Se evisceraban haciendo una incisión desde el orificio anal hasta

Tabla 2.1 Procedencia de la muestra, meses y número total de ejemplares muestreados a lo largo de la serie.

	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	total	
BLANES	1950						X	X	X	X	X	X	662	
	1951	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	1117	
	1952	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	1258	
	1953	X			X		X		X				346	
	1954		X				X			X	X		722	
	1955		X	X			X			X			193	
	1956						X			X			94	
	1957	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	1085
	1958	X	X	X	X	X	X		X	X		X		499
	1959	X	X	X	X	X	X	X	X		X		X	770
	1960		X										X	125
	1961		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	1298
	1962	X			X	X	X	X				X	X	694
	1963		X		X	X					X	X	X	761
	1964	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	1456
	1965	X		X						X				446
	1966			X		X	X					X		1386
	1967	X		X		X	X							524
	1968										X			417
1969											X		98	
1970	X							X	X			X	521	
1971		X	X	X									259	
1972								X					325	
1973		X	X	X						X	X	X	825	
1974	X	X								X	X	X	1031	
1975	X	X	X		X								425	
1976									X	X	X	X	3717	
1977	X	X	X	X	X	X	X		X		X	X	3296	
1978		X		X		X	X		X		X		746	
1979	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
1980	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
1981						X	X		X	X	X	X	99015	
1982	X	X	X	X	X	X	X				X		20710	
1983	X	X		X	X								26096	
1987	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		966	

casi el pedúnculo caudal y hasta la altura de las branquias. Se extraía el hígado, estómago y gónadas y se pesaban en una balanza analítica (+/- 0.01 g). Las gónadas se fijaban en solución Gilson para el conteo de ovocitos y en formol para la preparación de cortes histológicos. También se hacían observaciones sobre el contenido estomacal, repleción gástrica y posible presencia de parásitos. Para la extracción de otolitos se hacía un corte transversal entre el final de los ojos y principio de las branquias. Siempre se obtuvo el saggita. Dentro de lo posible, se trabajó con el material en fresco, es decir, inmediatamente después de haber sido desembarcado.

2.3 Metodología del estudio del crecimiento en teleósteos

La metodología de determinación de la edad de peces con base en partes duras es ampliamente conocida y utilizada. Una buena descripción de la misma puede encontrarse en Morales-Nin (1987).

2.3.1 Lectura de Otolitos. Se utilizó básicamente la técnica y terminología descrita por ICSEAF (1983). Un otolito de cada par se pulió utilizando una pulidora de piedra fina y velocidad regulable (ULTRA TEC) (Los otolitos de extracción no reciente se dejaban remojar en agua de mar durante 48 hrs. previamente a la pulida). Se hacía el recuento de bandas claras y oscuras usando una lupa (WILD M3) a bajo aumento con luz incidente y contra fondo oscuro.

2.3.2 Inclusión en resina y corte de otolitos. Una vez leídos, los otolitos se incluían en resina de poliéster negra, se cortaban a la altura del núcleo en rebanadas menores de un mm de espesor (0.5 mm) y se montaban en portaobjetos siguiendo la técnica descrita por Bedford (1983) a fin de corroborar la

estimación de edad y comparar las diferentes bandas de crecimiento.

2.3.3 Medida de las bandas o zonas de crecimiento. En el corte transversal del otolito se tomaban las siguientes medidas:

- ancho máximo transversal AM
- ancho del núcleo del otolito siguiendo el eje de máxima inercia
- ancho de cada banda hialina y opaca, partiendo del núcleo hacia el borde siguiendo el eje de máxima inercia. Este eje se eligió por ser el que presentaba menor coeficiente de variación en las medidas de un mismo otolito después de probar varios ejes. Asimismo es en el que se presenta la mayor anchura de las bandas, facilitándose su lectura. Este punto se trata con más detalle en el capítulo 11.

Las medidas se hacían utilizando un microscopio estereoscópico WILD M7 con un micrómetro ocular y con luz transmitida. El ancho máximo se medía a 20X y los siguientes a 30X.

2.3.4. Microscopía electrónica de barrido (SEM 'Scanning Electron Microscope'). En el caso de anomalías o regularidades se hicieron observaciones al microscopio electrónico de barrido. Para la observación de la estructura superficial del otolito entero las muestras se limpiaron con una solución de hipoclorito de sodio al 2%, con la ayuda de un pincel fino, con el fin de eliminar los restos orgánicos que pudieran estar adheridos a él. Posteriormente se aclararon con agua destilada y se deshidrataron con alcohol absoluto.

Para la observación de la estructura interna los otolitos se incluyen en resina negra y se cortan tal como se describió anteriormente. Se pulen con una serie de fieltros impregnados de pasta de diamante de grosores decrecientes (de 6 a 1 m) y finalmente con alúmina de tal forma que se consiga una superficie perfectamente lisa.

Previamente a la observación al SEM las muestras se sumergen en ácido clorhídrico 0.1 N, agitando ininterrumpidamente durante 30-60 segundos; se aclara con agua destilada y se deshidrata con alcohol absoluto. Una vez listas se fijan con plata coloidal a los estativos del SEM y se metalizan con oro-paladio.

Los métodos estadísticos empleados se indican por separado en cada capítulo.

PARTE II

ASPECTOS BIOLÓGICOS

DE

Micromesistius poutassou

CAPITULO 3 BIOLOGIA DE LA ESPECIE

En el Capitulo 1 se hizo una presentación general de esta especie. En esta parte se hace un repaso de sus principales aspectos biológicos a la luz de los datos disponibles para el "stock" de la costa catalana y de la bibliografía disponible sobre esta especie. Las primeras muestras datan de abril de 1950 y las últimas fueron tomadas en septiembre de 1988. Cabe mencionar que en el Atlántico Noreste donde esta especie es objeto de una importante pesquería no fue sino hasta la década de los setenta cuando se inició intensivamente su estudio (Bailey, 1982). En vista de lo cual, es muy probable que ésta sea la serie de datos más larga que exista.

3.1 Estados Larvales

El desove de esta especie es pelágico, a considerable profundidad y fuera de la plataforma continental (Raitt, 1968). Según Schmidt (1909, citado por Bailey, 1982), el desove esta limitado a una temperatura del mar no menor de 6-9 °C y una salinidad superior o igual a 35.3 ‰. Por su parte Coombs y Hiby (1979, citados por Bailey 1982) encontraron que el desarrollo embrionario se daba a temperaturas desde los 2 a los 14 °C. El período de incubación esta en función de la temperatura durando de 4 a 6 días a 8-11 °C Una descripción del desarrollo embrionario puede encontrarse en Fluhter y Rosenthal (1965, citados por Raitt, 1968).

Parece ser que la época de desove y el desarrollo larval guardan estrecha relación con la cantidad de zooplancton (Bainbridge y Cooper, 1973). Dichos autores encontraron en 1963 133×10^{12} huevos en un área de 14000 m² producidos por entre 1 y

2 millones de toneladas de peces adultos.

Bas y Calderon-Aguilera (1989) también encontraron una correlación entre la productividad primaria y la abundancia de determinada clase anual en el "stock" del Mediterráneo.

La tasa de crecimiento larval estimada por muestreos de plancton ha sido calculada en 3-5% de longitud por día (Bailey, 1974). Este mismo autor señala que la tasa de crecimiento es de aproximadamente 14% de la longitud total por día.

En el Mar Catalán el único trabajo publicado sobre huevos y larvas de esta especie es el realizado por Palomera *et al.* (1983). Ellos encontraron que el período de puesta va de enero a marzo y que las concentraciones de larvas más importantes estaban asociadas a cañones submarinos.

3.2 Relación Talla - Peso

El conocimiento de esta relación es primordial para comprender algunos aspectos de la biología de cualquier especie. Ricker (1979) señala las siguientes consideraciones para su obtención:

1. Las medidas deben incluir un intervalo de tamaños lo más amplio posible.

2. Si \bar{X} y \bar{Y} representan la talla y peso, la línea de regresión debe pasar por el punto \bar{X}, \bar{Y} - la media de ambas medidas - y su pendiente debe ser una regresión funcional. Esta línea es simétrica con respecto a X y Y y puede ser usada para convertir talla en peso y viceversa.

3. Si el intercepto de la regresión funcional no difiere significativamente del origen, es recomendable usar la línea que une el origen con el punto X,Y para efectos de conversión.

3.2.1. Relación talla-peso total.

Como es bien sabido, esta relación está descrita por una función potencial del tipo

$$y = ax^b$$

donde y , es el peso (g), x la talla (cm) y a y b los parámetros de la regresión.

En la Tabla 3.1 se presentan los parámetros obtenidos en cada año (1950 - 1987). Para el cálculo se empleó un programa de regresión no lineal del paquete BMD. Se obtuvo separadamente para cada sexo y para toda la población en conjunto. Se indica también el tamaño de muestra en cada caso. En la figura 3.1 se muestra la función teórica promedio de la relación talla - peso total por sexos y para toda la población.

En general la función describe bastante bien la relación y las diferencias interanuales y entre sexos se deben en mucho al tamaño de muestra y a la época del año en la que fueron tomadas las muestras. Esto se ve más claramente cuando se compara con la relación talla-peso eviscerado.

3.2.2 Relación talla - peso eviscerado.

Se siguió el mismo procedimiento antes mencionado pero empleando el peso del organismo una vez extraídas las vísceras (gónadas, estómago e hígado). En la Tabla 3.2 se presentan los parámetros de la regresión (a y b), el tamaño de muestra (n) para cada sexo y toda la población, el peso mínimo, medio y máximo y la talla mínima, media y máxima en cada año durante el período de estudio. Aquí queda de manifiesto que la bacaladilla es un pez

Tabla 3.1. Parametros de la relacion talla-peso total por sexos y para toda la poblacion en cada año durante el periodo de estudio. n = no. de observaciones.

AÑO	Parámetro a (1 X 0.001)						Parámetro b		
	M	n	H	n	POBLACION	n	M	H	POBLACION
1952	19.6	24	2.8	108	4.4	263	2.62	3.25	3.11
1953	0	38	21.6	82	16.1	354	0	2.6	2.69
1954	2.8	53	2.1	63	2.6	217	3.25	3.32	3.26
1955	4.7	86	8.7	73	9	170	3.05	2.86	2.85
1956	8.6	17	2.3	21	2.2	81	2.89	3.31	3.31
1957	3.3	146	11.2	109	6.4	293	3.21	2.81	2.99
1958	5.8	76	3.2	47	4	127	3.02	3.21	3.14
1959	8.5	88	6.4	70	6.7	172	2.9	2.99	2.98
1960	6.9	27	7.6	28	6.2	59	2.91	2.88	2.95
1962	9.9	25	22.2	30	11.3	199	2.86	2.62	2.82
1963	1.5	41	2.8	53	2.1	169	3.47	3.31	3.36
1964	6.3	70	6.9	130	6	249	3	2.97	3.01
1965	7.7	17	1.7	29	2.8	43	2.89	3.35	3.2
1967	13.1	16	43	31	28.1	47	2.79	2.44	2.57
1972					6.8	77			2.98
1973	0.4	20	94.5	21	25.8	101	3.9	2.07	2.54
1974	5.8	18	1	22	2	40	3.02	3.45	3.38
1976	9.2	70	14.2	53	11.6	123	2.89	2.75	2.81
1977	2.9	162	4.6	125	3.8	335	3.27	3.12	3.18
1978	9.8	66	8.5	28	9.4	111	2.9	2.95	2.92
1981					4	281			3.16
1987	8.6	287	10.9	441	8.3	966	2.87	2.82	2.89
Promedio	6.77	67.35	13.81	78.20	8.16	203.50	2.89	2.95	3.00

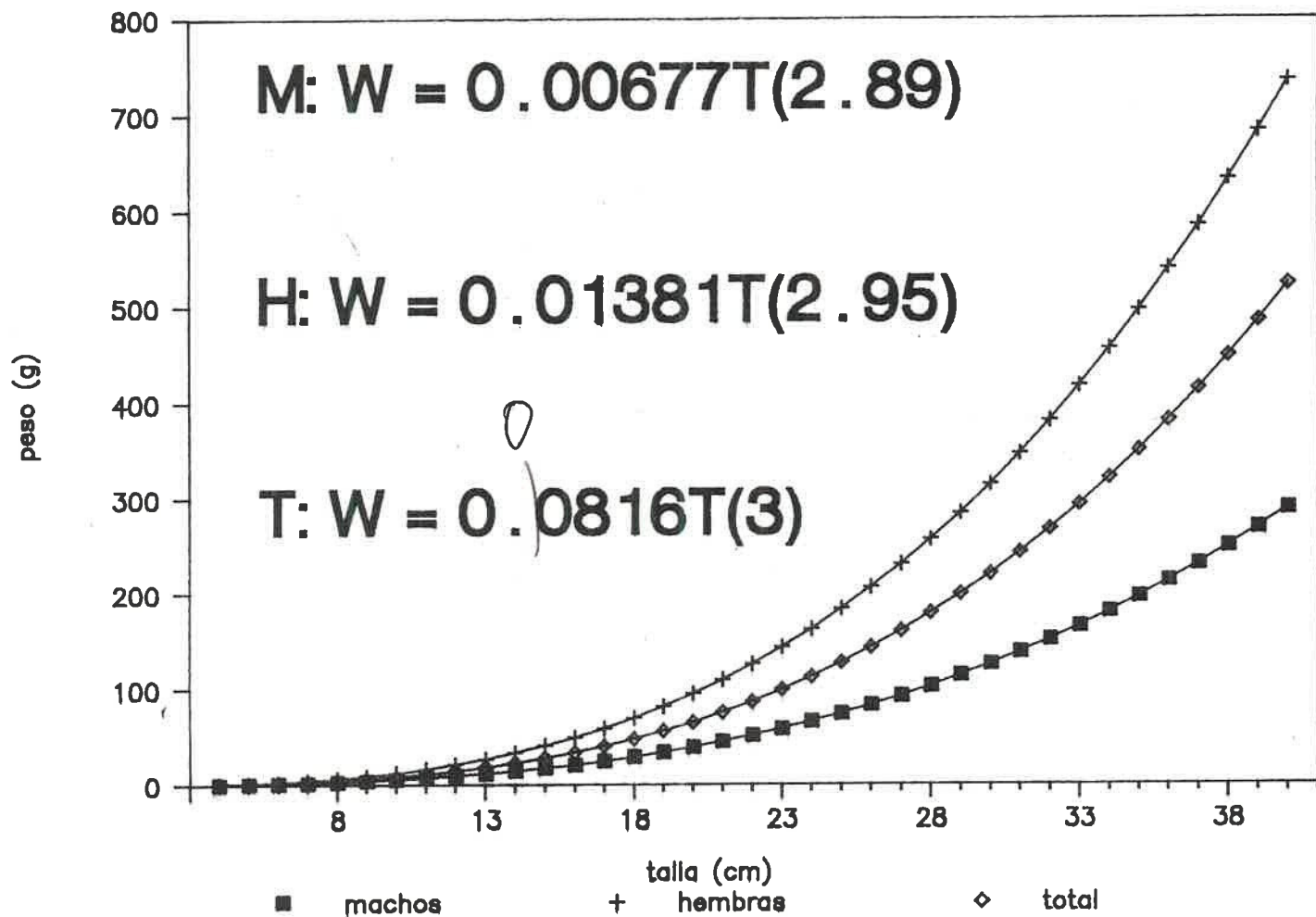


Tabla 3.2. Características de la relación talla - peso eviscerado por año durante el periodo de estudio

año	par metro a (X 0.001)			par metro b					
	M	T	H	M	n	T	n	H	n
1952	17.00	2.90	2.40	2.63	24	3.21	263	3.27	108
1953	18.50	7.30	13.60	2.61	38	2.9	354	2.72	82
1954	4.00	2.40	1.50	3.10	53	3.2	217	3.3	63
1955	2.00	5.90	4.00	3.20	61	2.9	130	3	60
1956	7.30	1.60	1.80	2.90	17	3.3	81	3.3	21
1957	2.80	5.30	8.80	3.20	132	3	263	2.8	95
1958	4.90	2.80	1.70	3.00	76	3.2	127	3.3	47
1959	7.30	5.60	4.70	2.90	88	3	172	3	70
1960	7.50	7.50	10.00	2.80	27	2.8	59	2.7	28
1963	1.60	2.60	2.30	3.40	41	3.2	114	3.2	53
1964	4.30	4.70	5.00	3.10	70	3	259	3	130
1965	5.10	2.70	1.80	3.00	17	3.2	43	3.3	26
1972		4.1				3.1	77		
1974	n.e	4.70	3.40		6	3	20	3.1	14
1976	6.70	7.50	8.40	2.90	70	2.9	123	2.9	53
1977	2.20	2.70	3.20	3.30	162	3.2	335	3.2	125
1978	5.80	6.80	9.60	3.00	66	2.9	111	2.8	28
1987	7.80		8.60	2.90	287			2.8	441

M = macho H = hembra T = total

n = no. de ejemplares considerados en el cálculo

peso mínimo			peso medio			peso máximo		
M	T	H	M	T	H	M	T	H
33.0	15.5	18.5	59.5	53.6	59.8	101.0	250.0	250.0
37.5	10.0	41.0	67.9	70.3	85.1	87.0	150.0	135.0
18.0	15.0	18.0	45.7	51.0	56.1	105.0	175.0	175.0
36.0	36.0	42.0	65.9	70.6	74.8	129.0	140.0	140.0
57.5	22.0	40.0	76.6	72.8	88.6	95.0	152.0	152.0
16.0	12.0	15.0	48.6	47.6	56.5	140.0	155.0	155.0
23.0	16.0	22.0	58.4	63.4	73.7	135.0	160.0	160.0
31.0	26.5	32.0	61.9	64.8	70.5	118.0	180.0	180.0
39.0	39.0	49.0	65.8	65.3	65.9	90.0	95.0	95.0
29.0	15.0	21.0	50.2	48.5	54.2	92.0	122.0	122.0
25.7	12.7	29.0	67.5	73.1	94.8	154.0	253.0	253.0
39.0	25.0	25.0	59.5	65.9	70.1	118.0	144.0	144.0
	16.0			61.5			207.0	
36.0	35.0	35.0	41.8	45.8	47.5	47.0	63.0	63.0
23.0	23.0	26.0	46.3	49.2	53.1	114.0	124.0	124.0
18.0	9.0	23.0	56.5	60.3	78.3	185.0	260.0	260.0
15.0	10.0	13.0	78.8	78.3	99.1	180.0	180.0	150.0
12.9		13.9	66.3		94.2	164.8		324.0

que tiende fuertemente a la isometría, i.e. el parámetro $b \approx 3$. Las variaciones en la forma se deben a los cambios estacionales en el tamaño de las gónadas y a la repleción gástrica en el momento de la captura. En la figura 3.2 (a-c) se muestran las variaciones mensuales en el peso medio total y el eviscerado en cada sexo y en toda la población. Las diferencias más notables se dan en la época de reproducción (enero-marzo) y de mayor abundancia de alimento (verano). En la Tabla 3.3 se presentan los valores mensuales del número de ejemplares de cada sexo, talla media, peso total y eviscerado y los parámetros de las relaciones entre la talla y ambos pesos. En esta tabla se ponen de manifiesto varios aspectos:

i) Las tallas, y por tanto los pesos, más altos se registran en el primer cuatrimestre del año debido básicamente a que se capturan los ejemplares adultos que se congregan para la reproducción. Prácticamente no hay individuos indiferenciados sexualmente.

ii) A partir de mayo empieza el reclutamiento a la pesquería; la talla y peso promedios bajan por efecto de la fuerte presencia de organismos jóvenes en los que es imposible distinguir el sexo.

iii) Cuando la clase anual es abundante es posible seguir el crecimiento mensual de la cohorte. Este punto se trata más ampliamente en el Capítulo 5.

Toda esta información puede ser útil para describir la estructura de la población de esta especie, sus variaciones en el tiempo y para su empleo en modelos de producción pesquera .

Tabla 3.2 (continuación) Se incluyen las tallas desde 1950

talla minima			talla media			t. maxima
M	T	R	M	T	R	T
	15.0			19.6		30.0
	15.0			20.7		30.0
17.5	14.0	15.1	21.7	20.7	21.3	33.0
19.4	11.8	19.0	23.0	22.7	24.5	30.2
15.5	15.0	15.8	19.7	20.7	21.3	29.0
19.5	19.5	20.0	23.1	13.8	24.3	29.5
21.7	14.2	19.4	23.8	23.1	24.3	29.4
14.7	13.5	14.5	19.7	19.5	20.7	32.5
16.2	15.0	16.0	21.4	21.8	22.8	29.0
17.6	17.0	17.0	21.6	21.9	22.4	31.0
19.7	19.5	21.0	23.4	23.4	23.5	27.1
	15.0			18.6		28.0
16.7	14.2	16.0	20.2	19.9	20.7	26.7
17.0	13.0	17.0	22.1	22.3	24.6	34.5
19.0	19.0	20.0	22.3	23.1	23.6	29.0
	11.0			22.0		32.0
	14.0			18.7		27.0
	16.0			17.7		25.0
17.0	17.0	18.0	22.5	22.6	23.0	29.0
17.0	16.0	16.0	23.0	22.3	20.8	29.0
	14.0			20.5		31.0
18.0	18.0	18.5	19.1	19.6	19.8	21.0
16.0	16.0	17.0	19.5	19.9	20.3	27.5
15.0	14.5	15.5	20.4	20.6	22.3	33.5
13.5	12.0	12.5	22.1	21.9	24.3	29.0
14.0	4.0	14.0	23.2	21.4	24.8	37.0

machos

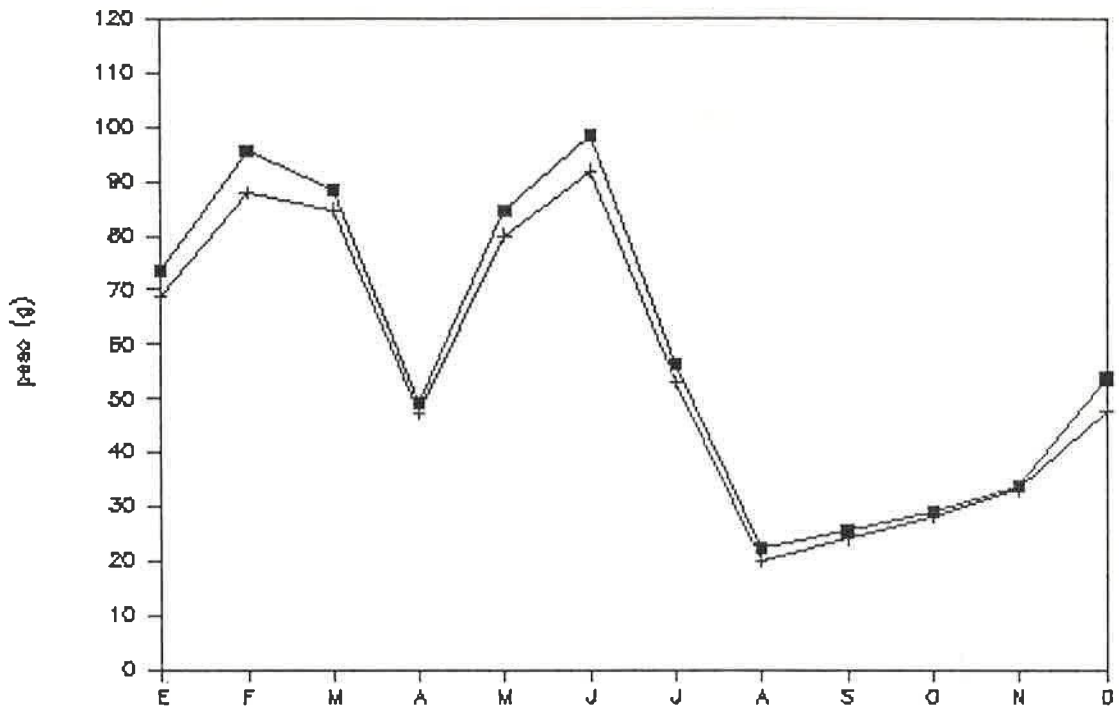
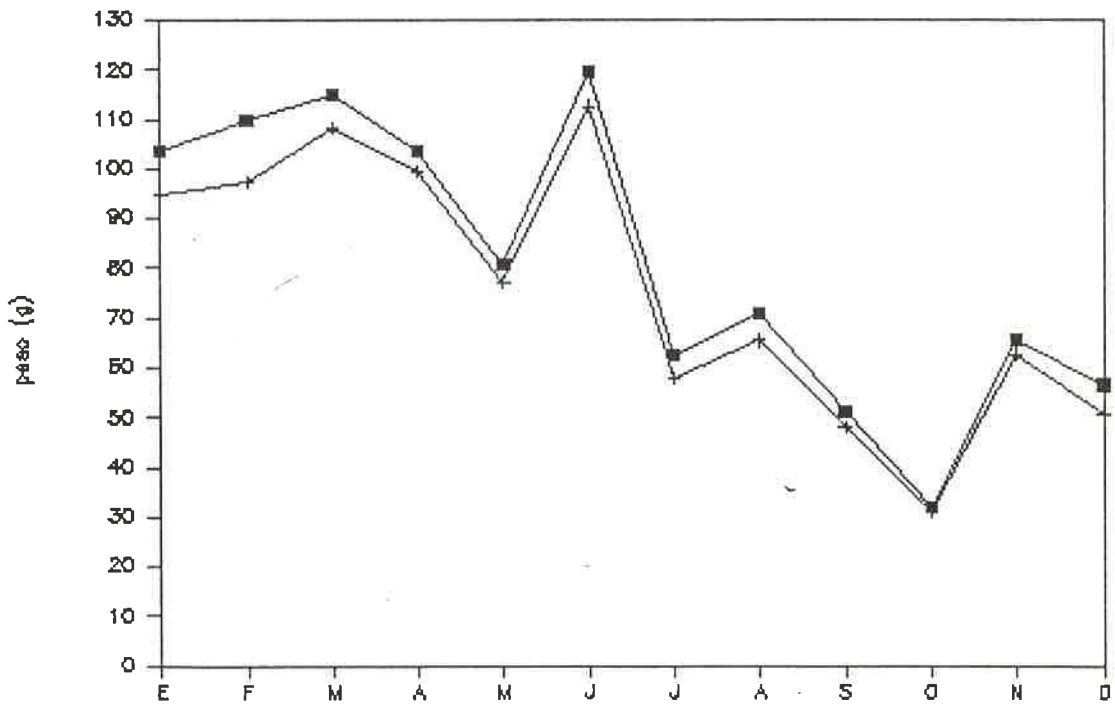


Fig.3.2 Comparación entre el peso total medio mensual y el eviscerado

hembras



total

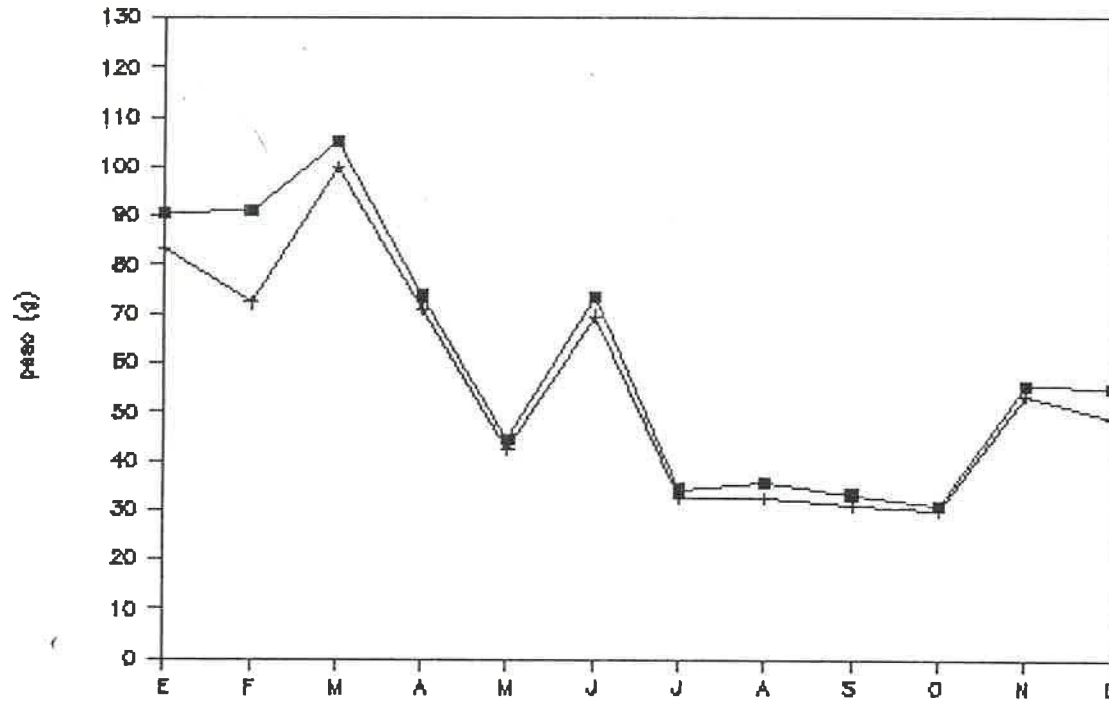


Fig.3.2 Comparación entré el peso total medio mensual y el peso eviscerado (toda la población)

Tabla 3.3. Variación mensual de la relación talla - peso (Datos de 1987)

		sexo	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
no.ejemplares	M		65	57	54	7	10	14	10	18	1	13	8	35
	H		85	86	95	16	37	54	18	15	4	21	17	15
	?		0	27	0	7	78	51	45	18	29	2	0	0
	T		150	170	149	30	125	124	73	51	34	36	25	50
talla media	M		25.3	24.2	24.5	19.8	22.4	23.4	20.1	15.3	16.0	16.8	18.0	19.3
	H		27.1	24.6	26.8	25.0	22.2	24.8	20.5	20.1	18.7	17.4	21.1	19.6
	T		26.3	23.0	26.0	22.0	16.8	20.1	16.1	16.5	16.5	17.2	20.1	19.4
peso total medio	M		73.7	95.5	88.3	49.0	84.6	98.4	56.5	22.4	25.7	29.1	34.0	53.8
	H		103.6	109.9	115.1	103.6	80.9	119.9	62.6	70.9	51.4	32.0	65.6	56.7
	T		90.7	91.3	105.4	73.8	44.5	73.7	34.3	35.7	33.3	30.9	55.5	54.7
peso eviscerado medio	M		68.7	87.9	84.9	47.2	80.1	92.0	53.0	20.1	24.1	28.1	33.2	47.7
	H		94.7	97.6	108.4	99.6	77.3	112.7	58.0	65.5	48.2	31.0	62.9	50.6
	T		83.4	72.3	99.9	70.9	42.4	69.6	32.5	32.6	31.2	29.8	53.4	48.5
Parámetros talla-peso total	M	a	0.1	6.3	19.0	9.2	7.7	18.9	n.e	2.6	n.e	7.3	3.5	8.4
		b	3.9	3.0	2.6	2.8	2.9	2.7	n.c	3.3	n.e	2.9	3.1	2.9
	H	a	0.5	14.0	10.5	23.7	37.0	9.5	10.7	7.7	30.7	4.5	1.6	1.5
		b	3.6	2.7	2.8	2.5	2.5	2.9	2.9	2.9	2.6	3.0	3.4	3.5
	T	a	0.3	9.3	11.6	13.1	22.4	5.7	2.6	4.4	4.1	6.2	1.3	4.1
		b	3.7	2.9	2.7	2.7	2.6	3.0	3.3	3.1	3.2	2.9	3.5	3.1
Parámetros talla-peso evisc. H	M	a	0.3	7.0	17.9	7.7	12.7	12.0	17.0	2.6	n.e	5.2	11.5	3.4
		b	3.7	2.9	2.6	2.9	2.8	2.8	2.7	3.2	n.e	3.0	2.7	3.2
	H	a	0.2	10.3	8.9	20.3	32.1	8.3	11.2	5.9	49.3	3.2	3.1	1.9
		b	3.8	2.8	2.8	2.6	2.5	2.9	2.8	3.0	2.4	3.1	3.2	3.4
	T	a	0.2	8.7	11.4	11.8	21.1	5.3	3.7	3.3	5.9	4.5	2.3	2.5
		b	3.8	2.9	2.7	2.7	2.6	3.0	3.1	3.1	3.0	3.0	3.3	3.3

n.e = no estimable

n.c no converge

3.3 Índices Biológicos

Estos índices son más fácilmente interpretados y comparados que los parámetros de la relación talla - peso. Los más importantes se presentan a continuación.

3.3.1. Factor de Condición

Un indicador de los cambios fisiológicos que sufren los organismos a lo largo del año es el llamado factor de condición. Aquí se presenta el factor de condición relativa (K_n) según lo sugieren Anderson y Gutreuter (1983) y que se calcula en la siguiente forma:

$$K_n = \Sigma(w_i/w_{si})/n$$

donde w_i = peso total del individuo i , w_{si} = peso teórico del individuo i (i.e. aLi^b) y n = n° de observaciones totales. O sea es el promedio de la proporción entre el peso observado y el peso estimado. Este índice compensa los cambios de forma, es decir, de recimiento alométrico y permite una comparación estadística mejor que simplemente con los parámetros de la relación talla-peso (Anderson y Gutreuter 1983).

En la figura 3.3 se aprecia como varía este índice a lo largo del año, en los diferentes sexos y para toda la población. Como ahí puede verse los valores fluctúan poco alrededor de 1 (10%). Los valores menores del factor de condición se registran después de la reproducción y los más altos en junio y julio.

3.2. Índice Gonadosomático Relativo.

Al igual que el hígado, las gónadas son frecuentemente usadas como indicadores del bienestar del organismo. Usualmente se expresa como porcentaje del peso de este órgano con respecto

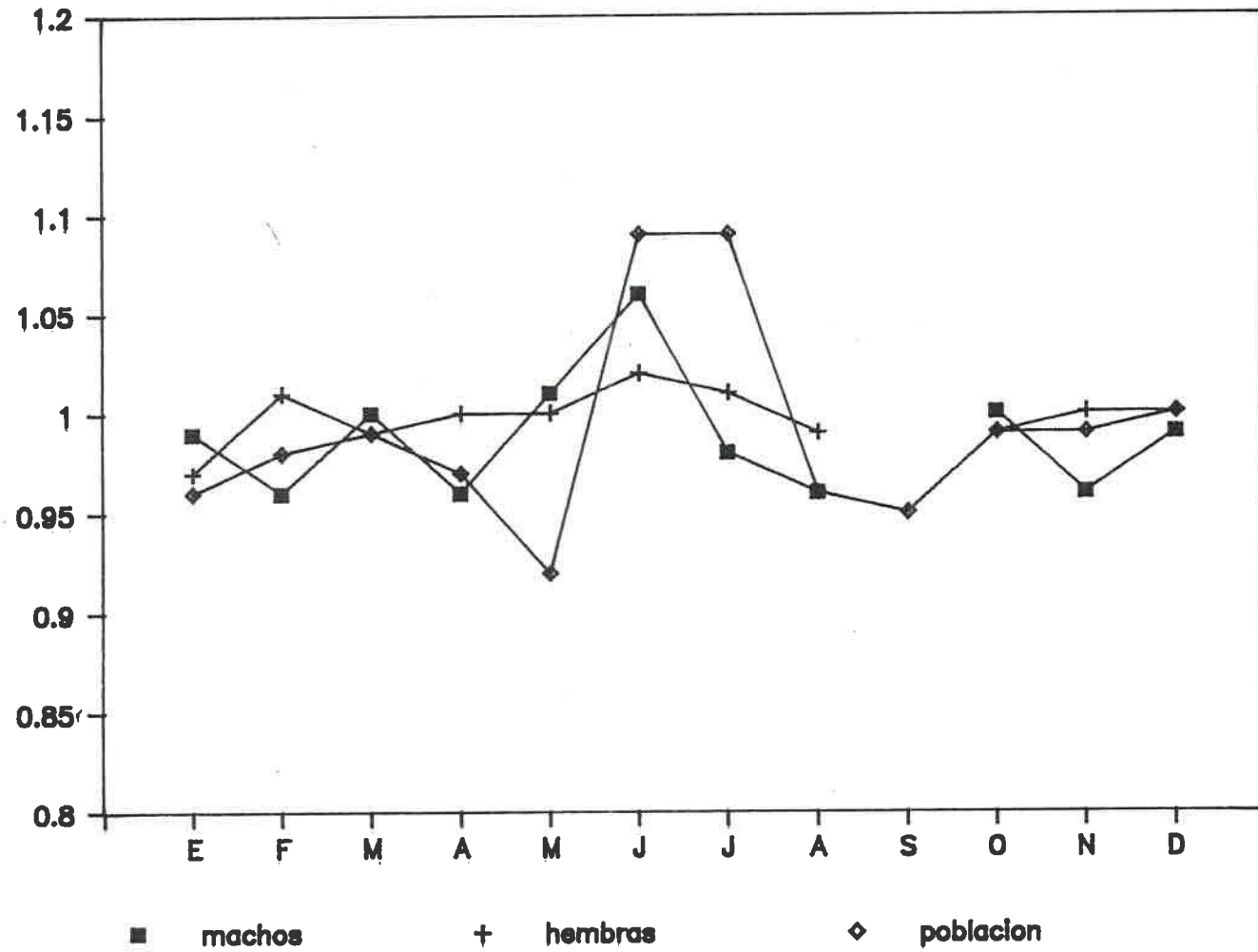


Fig. 3.3 Variación mensual del Índice de Condición

al peso total. Sin embargo, esto tiene el problema que dos peces con idéntica fecundidad y peso de gónadas pero diferente peso corporal tendrán valores diferentes. Este problema llevó a Legler (1977, citado por Anderson y Gutreuter 1983) a desarrollar el Índice Gonadosomático relativo (IGR). Aquí se calcula como

$$\text{IGR} = \Sigma((g_i * 100)/w_{si})/n$$

donde g_i = peso de la gonada del individuo i y el resto como se definió previamente.

En la fig. 3.4 se ve que los valores más altos se alcanzan en enero, febrero y marzo, es decir, la época de reproducción. Entre abril y octubre son prácticamente 0. En noviembre empieza un ligero aumento.

3.3.3 Índice Hepatosomático Relativo.

El hígado funciona como almacén de glucógeno, es sensible a la tasa de alimentación sobre períodos cortos y es indicador del estado nutricional. Para compensar los mismos problemas que con las gónadas se empleó el Índice Hepatosomático Relativo (IHR) que igualmente se obtiene como:

$$\text{IHR} = \Sigma((h_i * 100)/w_{si})/n$$

donde h_i es peso del hígado (g) del individuo i y el resto como se definió anteriormente.

La fig. 3.5 muestra como el valor del IHR baja después de la freza, lo que es comprensible por el gasto metabólico que implica la reproducción. Después sube en los meses de abundante alimento, baja en septiembre y octubre y es alto en diciembre. Cabe destacar que mientras las fluctuaciones de machos y hembras son considerables, son mucho menores cuando se toma para el

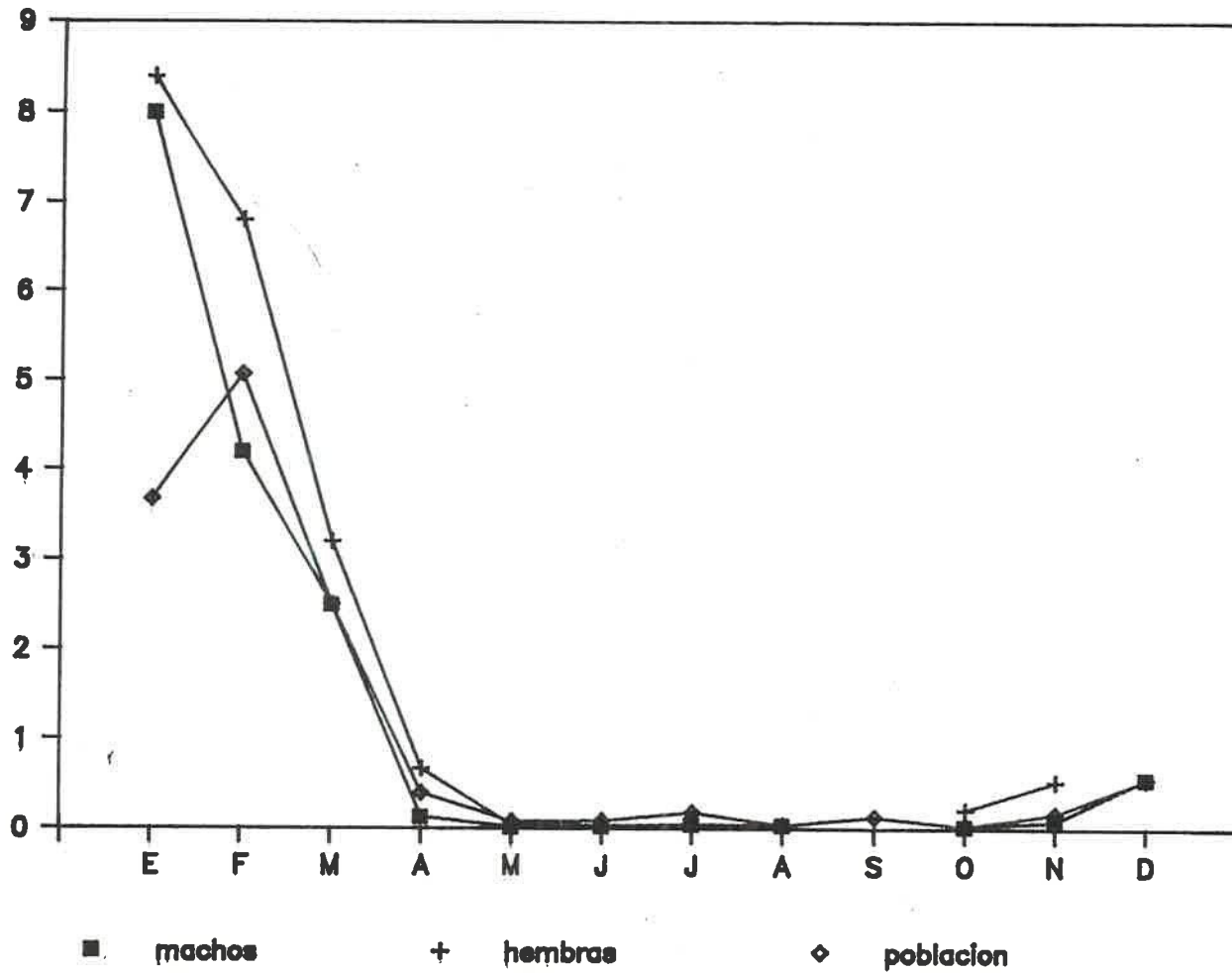


Fig. 3.4 Variación mensual del Índice Gonadosomático Relativo

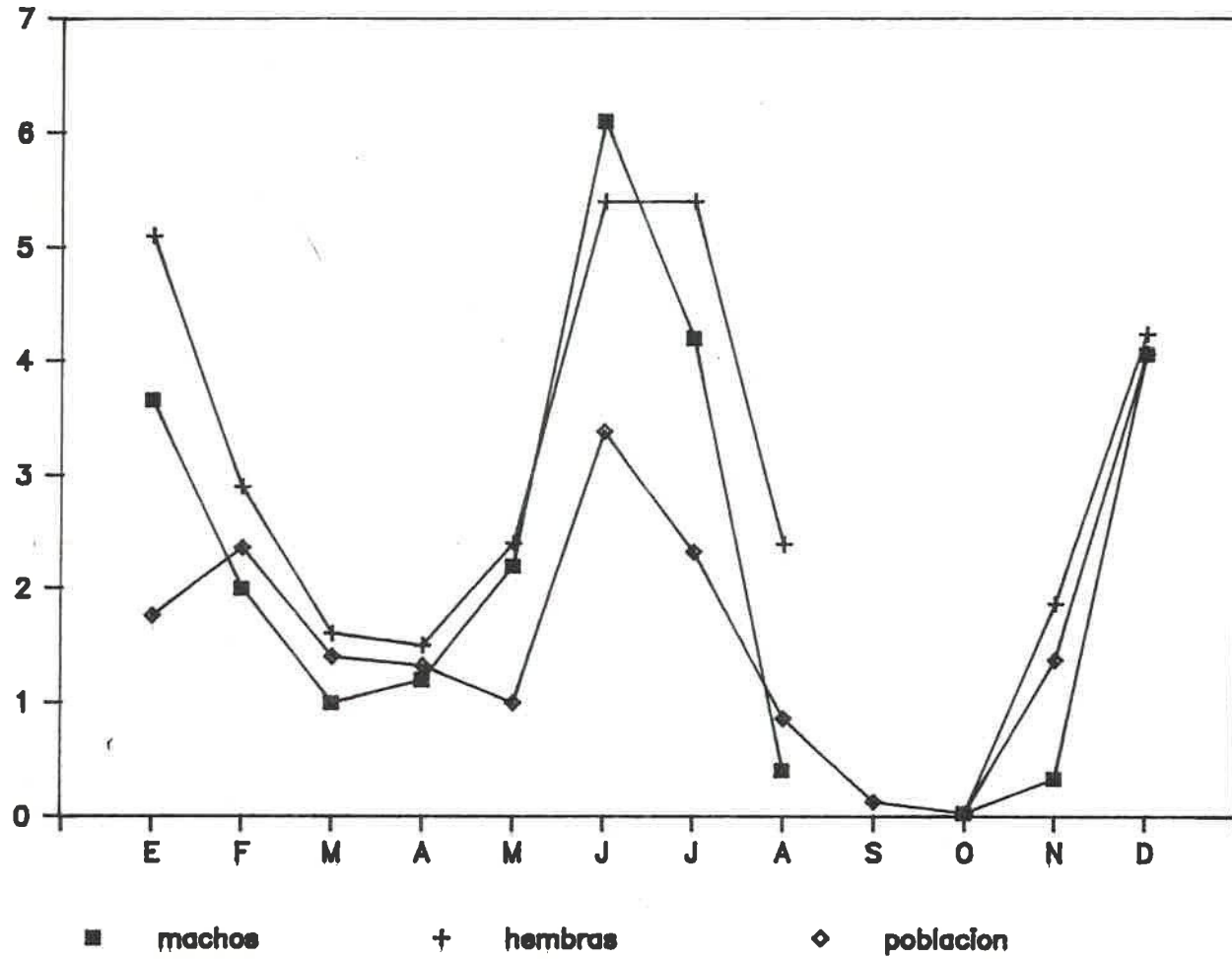


Fig. 3.5 Variación mensual del Índice Hepatosomático Relativo

conjunto de la población. Esto podría deberse a la fuerte presencia de organismos indiferenciados, o sea de tallas pequeñas, en los que el peso del hígado muchas veces resulta inestimable por su pequeño tamaño.

3.4 Desarrollo Sexual

Contrariamente a lo que se pensaba (e.g. Gualini, 1938), existen diferencias morfológicas entre ambos sexos. Según Andersen y Jakupsstovu (1978) en los machos la aleta pélvica es considerablemente más larga en proporción a la longitud total que la de las hembras. Esto no es común en los gadoideos y quizá por eso no se había detectado antes (Bailey, 1982).

3.4.1 Proporción de sexos.

A pesar de lo que dice Raitt (1968), otros autores han encontrado considerable variación en la proporción de sexos (Polonsky 1966; 1968; 1969; Bailey 1972; Richards 1977, entre otros citados por Bailey 1982). Parece ser que las diferencias se deben a migraciones de y hacia la zona de puesta y/o a la zona de alimentación. También hay una distribución diferencial según las profundidades aumentando el número de hembras con la profundidad.

En la Tabla 3.4 se indican el número de ejemplares de cada sexo muestreado anualmente durante el período de estudio. La proporción de sexos varía anualmente y parece exhibir un ligero predominio de machos. En realidad estas diferencias se deben más a las fechas de muestreo que a cuestiones biológicas. La bacaladilla tiene hábitos semipelágicos más que bentónicos. Al utilizar artes de arrastre para la captura, sólo se pesca la porción que se encuentra en la plataforma y parte superior del talud. Debido a que las hembras viven a mayor profundidad, tienen

Tabla 3.4. Proporción de sexos de la bacaladilla en cada año durante el período de estudio.

año	M	H	H/M	?	TOTAL
1952	129	108	0.84	26	263
1953	68	74	1.09	21	188
1954	114	88	0.77	27	217
1955	86	84	0.98	0	170
1956	36	29	0.81	6	81
1957	146	116	0.79	27	293
1958	76	49	0.64	2	127
1959	88	82	0.93	2	172
1960	27	28	1.04	4	59
1961	101	85	0.84	16	202
1962	58	54	0.93	19	252
1963	46	52	1.13	15	169
1964	95	130	1.37	34	259
1965	26	38	1.46	0	64
1966	-----	-----	-----	-----	53
1967	16	31	1.94	0	47
1968	-----	-----	-----	-----	46
1969	-----	-----	-----	-----	-----
1970	56	54	0.96	11	121
1971	53	52	0.98	40	118
1972	-----	-----	-----	-----	77
1973	20	21	1.05	60	101
1974	18	22	1.22	0	40
1975	-----	-----	-----	-----	-----
1976	70	53	0.76	0	123
1977	162	125	0.77	48	335
1978	66	28	0.42	32	126
1979	-----	-----	-----	-----	-----
1980	-----	-----	-----	-----	-----
1981	-----	-----	-----	-----	-----
1982	-----	-----	-----	-----	508
1983	-----	-----	-----	-----	-----
1984	-----	-----	-----	-----	-----
1985	-----	-----	-----	-----	-----
1986	-----	-----	-----	-----	-----
1987	287	441	1.54	238	966
TOTAL	1844	1844	1.00	628	5177

M = machos H = hembras ? = indiferenciado

menos oportunidad de ser pescadas. Durante la época de freza que migran a aguas menos profundas (borde del talud) las hembras son más susceptibles de ser pescadas. Si durante un año hay más muestras tomadas entre enero y abril, la proporción de hembras será mayor. Si se compara la proporción de sexos anual con el patrón de muestreo (Tabla 2.1), puede observarse que ésto es así.

Otro punto muy importante es que, al menos en el Mediterráneo, en las tallas mayores los machos son extremadamente raros y no se han encontrado de más de 33 cm. Esto significa que al emplearse artes de pesca selectivos por talla también lo son por sexo.

Aún cuando parece haber diferencias estacionales y en la distribución espacial de ambos sexos, cuando se considera a la población en su conjunto la proporción es 1:1. Esta suposición es importante en la construcción del modelo de crecimiento objeto primordial de este trabajo.

3.4.2 Madurez sexual y fecundidad.

Existe poca información publicada sobre el proceso de maduración sexual de esta especie. Bailey (1982) describe un trabajo realizado en Aberdeen en 1976 sobre la histología de las gónadas. Un aspecto interesante es la posible regresión en el proceso de maduración, esto es, no todos los organismos que inician el desarrollo gonadal alcanzan la madurez. Este mismo fenómeno ya había sido observado por Bas (comunicación personal) para la bacaladilla de la costa catalana.

En la Tabla 3.5 se presenta una descripción de los diferentes estados de madurez y el período en el que se presentan en esta zona. Asimismo, en la fig. 3.6 se muestra la variación en el porcentaje de individuos en diferentes estados de madurez

TABLA 3.5. Estados de Madurez Sexual*, Características y período en el que se presentan en la bacaladilla de la costa catalana.

E.S.	CARACTERISTICAS	PERIODO
1 y 2	INACTIVO (Inmaduro/Juvenil) Las gónadas se encuentran en reposo. Los organismos menores de 18 cm es casi imposible distinguir el sexo. Los testículos aparecen como filamentos blancos muy finos y los ovarios como unas pequeñas bolsas blanquizacas translucidas,	mayo nov
3	EN DESARROLLO. Los ovarios han engrosado y ya pueden verse ovocitos opacos. Los testículos son blanco opaco rosados, lobulados y enrollados y con algunos vasos sanguíneos.	dic
4	PRE FREZA. Los ovarios han engrosado considerablemente y es evidente la presencia de ovocitos opacos y hialinos. Los testículos también son más grandes, semejando un cordón enrollado, de color blanco y aspecto turgente.	enero
5 y 6	MADURO Y EN FREZA. Los ovarios están muy irrigados ocupan toda la cavidad visceral, los ovocitos son hialinos. Durante la freza tiene un aspecto gelatinoso los huevos son transparentes, grandes, visibles y numerosos, son poco consistentes deshaciéndose con una ligera presión. Abultamiento abdominal ostensible. Los testículos maduros son de color blanco lechoso brillante el borde está ampliamente festoneado, son consistentes y ocupan gran parte de la cavidad visceral. Durante la freza son más blandos y vierten el esperma a la más leve presión.	febrero marzo
7	TERMINADO. Los ovarios aparecen como una doble bolsa vacía, irrigada y flácida, algunas veces con ovocitos hialinos. Los testículos son blanquizcos de tono opaco y con semen poco denso.	abril

* Modificado de Anónimo 1979.

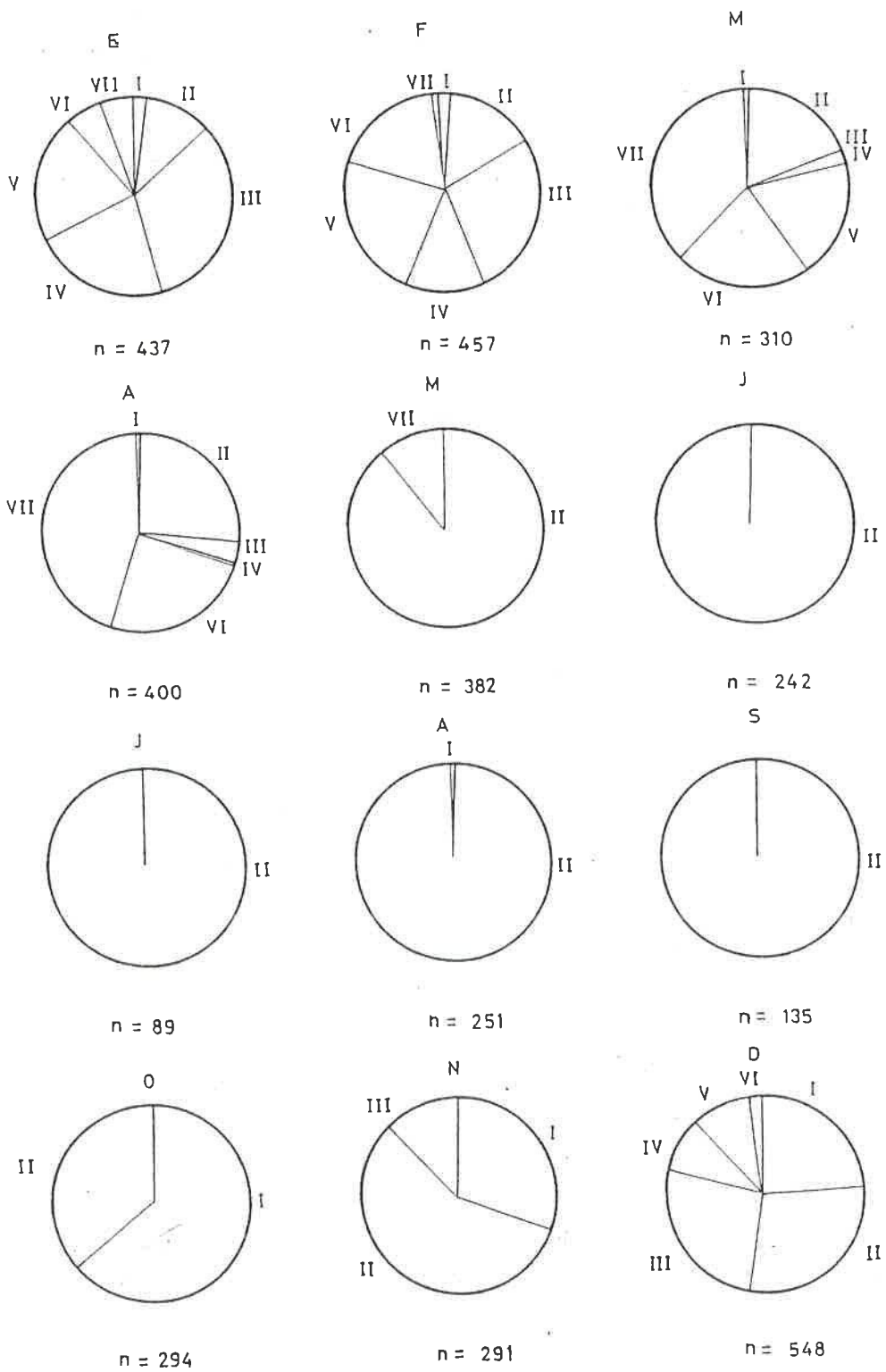


Fig. 3.6 Porcentaje promedio de individuos en diferente estado de madurez sexual a lo largo del año; n=no. de observaciones

sexual. Los datos corresponden a varios años de observaciones y para la población en su conjunto. Macpherson (1975) señala que hay un ligero desfase entre machos y hembras pero aún así la tendencia se ve claramente.

Sobre la talla de primera madurez, la mayoría de los autores coinciden que está entre los 18-20 cm alcanzándola primero los machos que las hembras. En el Mediterráneo, Bas (1963) apunta que se alcanza cuando los individuos tienen un año de edad. En el mismo sentido coinciden Macpherson (1975) y Sánchez y Martín (1985, citadas por Demestre 1986) que la fijan en una talla de 18-19 cm. Sin embargo, Orsi Rellini y Peirano (1982; 1985) la fijan en 22 cm y dos años de edad.

La fecundidad es un punto aún más oscuro de la biología de este especie. Bailey (1982) sólo cita los trabajos de Polonsky (1968; 1969a) como los únicos sobre este aspecto. Con base en ellos se concluye que la fecundidad de una hembra típica de 30 cm de talla es de alrededor de 48000 huevos. Para el "stock" del Mediterráneo Occidental Macpherson (1975) la estima entre 13000 y 60000 huevos dependiendo de la talla.

3.5 Alimentación

Este punto ha sido ampliamente desarrollado por Macpherson (1975; 1977; 1978), para la población de esta zona por lo que no se insistirá más aquí sobre ello. El alimento está constituido básicamente por eufásidos (*Meganicthyphanes norvegica*), peces de profundidad (*Maurolicus muelleri*) y decapodos (*Pasiphaea sivado*). Dicho autor concluye que no hay preferencias alimentarias durante la freza, ni tampoco diferencias entre el porcentaje de estómagos vacíos y llenos en relación con otros periodos. Existen diferencias estacionales y

con respecto a la profundidad, como se verá en el siguiente capítulo.

3.6 Parásitos y enfermedades

Existen varios trabajos sobre la presencia de parásitos en esta especie. Raitt (1968) presenta un cuadro con las especies de parásitos, el órgano en que se alojan y la zona donde se han colectado. Bailey (1982) cita el trabajo de Mackenzie (1979) como el más completo sobre el tema. El nematodo **Anisakis** en su forma larval es bastante común en la cavidad celómica de la bacaladilla del Atlántico Norte. Es probable que sea este mismo nematodo el que parasite a los individuos de nuestra zona de estudio y que aparece indicado con bastante frecuencia en los registros base del presente trabajo. La vía de infestación puede ser el alimento y no está claro si afectan o no a la condición del individuo.

CAPITULO 4 ALGUNAS RELACIONES ECOLOGICAS

Aquí se describe brevemente el contexto ecológico en el que se encuentra la bacaladilla en el Mediterráneo Occidental. Su importancia relativa en la comunidad y algunos de sus hábitos migratorios.

4.1 La Bacaladilla y otras especies de la comunidad

Las comunidades biológicas del Mediterráneo presentan generalmente baja diversidad. Este es un mar oligotrófico y que ha sufrido las acciones antropogénicas desde hace mucho tiempo.

Más que la comunidad "natural" a la que pertenece, se conoce la comunidad de "pesca" en la que se desenvuelve esta especie. En este sentido, Demestre (1986) la incluye dentro de la subcomunidad demersal de fondo.

En la Tabla 4.1 se presenta la distribución batimétrica de las especies que aparecen con la bacaladilla en la zona de estudio. Sin embargo, con pocas de ellas tienen algún tipo de interacción biológica.

4.2 Depredadores

Existe poca información sobre los depredadores de la bacaladilla. Al O de las Islas Británicas el principal depredador es la merluza. Esto ocurre principalmente a fines del invierno y principios de la primavera cuando la bacaladilla se agrupa para la reproducción y la merluza baja a aguas más profundas (Hickling 1927 citado por Bailey 1982).

Raitt (1968) afirma que la bacaladilla es interdependiente de sus depredadores, principalmente la merluza. En el Golfo de Vizcaya, Guichet y Mèriel-Bussy (1970) demostraron una alta correlación entre ambas especies (fig. 4.1). En la costa catalana

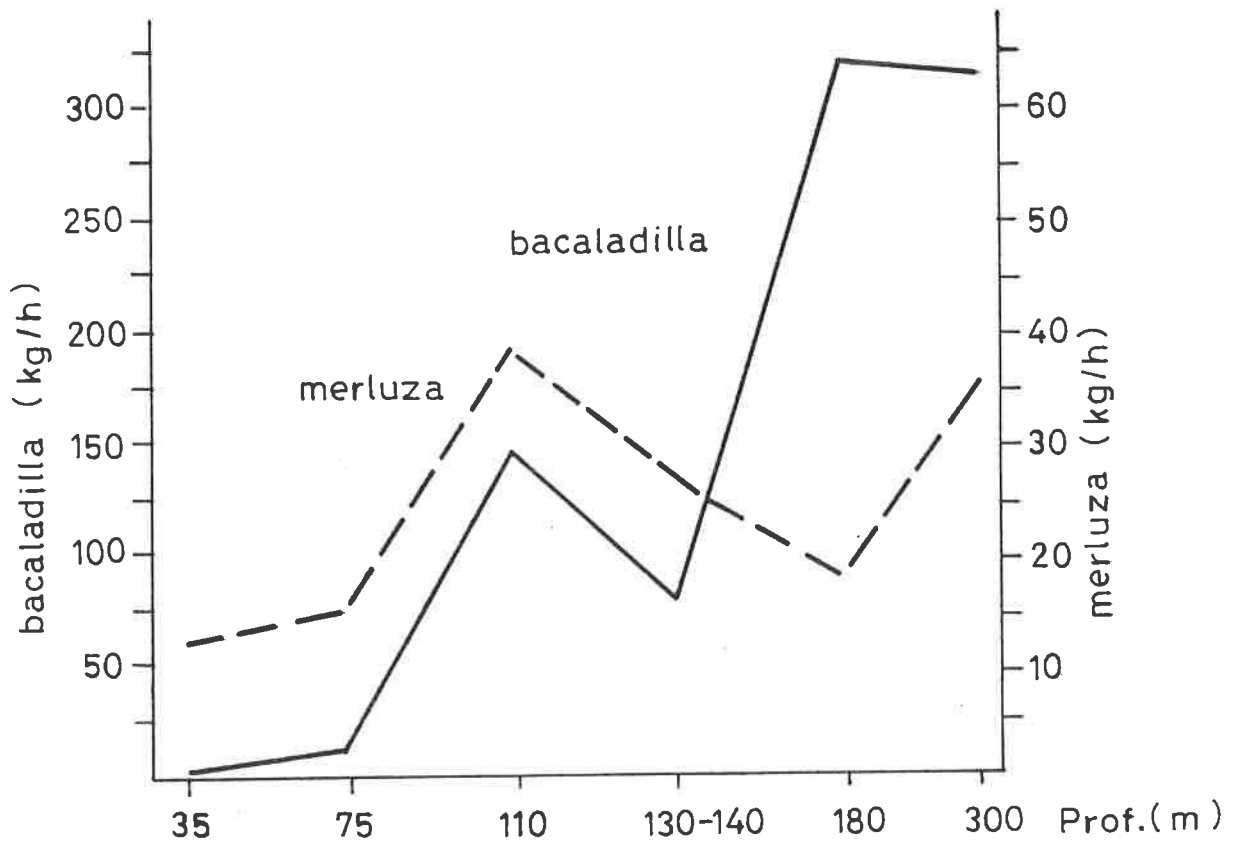


Fig. 4.1 Variación de la abundancia de la bacaladilla y la merluza con relación a la profundidad en el Golfo de Vizcaya (Después de Guichet y Mèriel-Bussy 1970).

la bacaladilla se captura más bien como subproducto de la pesca de la merluza, de mucho mayor importancia económica.

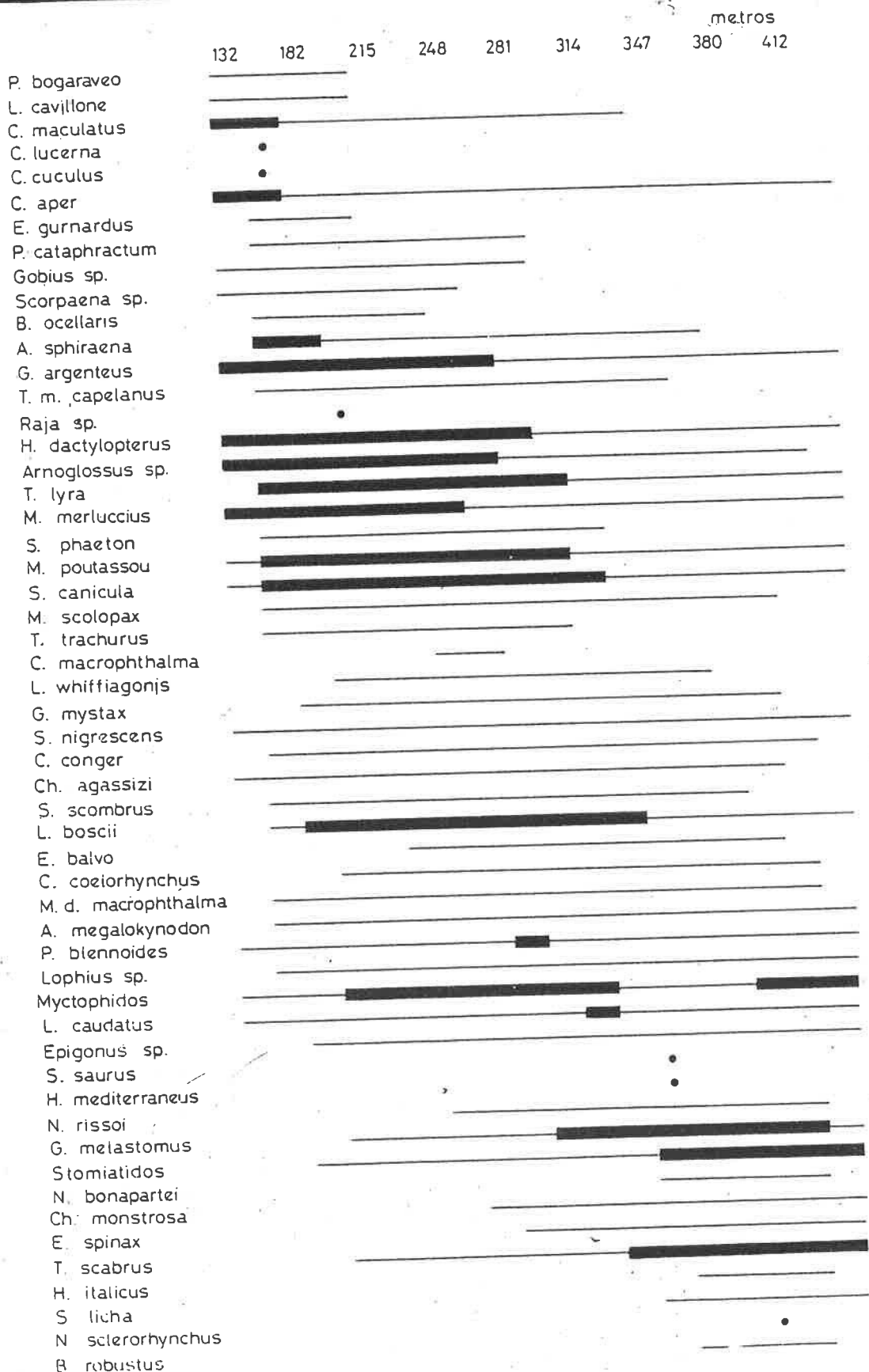
Los depredadores también pueden variar en función de la etapa de la vida del organismo. Coombs (1974 citado por Bailey 1982) reporta la presencia de huevos y larvas de bacaladilla en los estómagos de *Maurololicus muelleri*. En esta zona se ha observado canibalismo en las tallas pequeñas (13-17 cm) (Macpherson 1977; este trabajo). En el Mar del Norte hay evidencia indirecta que pueden ser depredados por ballenas y otros cetáceos (Bailey 1982).

4.3 Competidores

Para que pueda hablarse de competencia es necesario que exista un recurso limitante. Debido a la diversidad de la dieta de ésta y de otras especies de la comunidad, es difícil determinar si existe o no competencia. En la Tabla 4.2 se presenta una lista de los peces relacionados tróficamente con la bacaladilla en la zona de estudio. En base a esta tabla y al trabajo de Allué (1985) puede decirse que *Scyliorhinus canicula*, *Galeus melastomus*, *Gadiculus argenteus argenteus*, *Gnatophis mistax*, *Phycis blenoides*, *Conger conger*, *Helicolenus dactylopterus dactylopterus* y *Lepidopus caudatus*, son especies potencialmente competidoras de la bacaladilla.

4.4 Distribución batimétrica y migraciones

El análisis sobre la distribución batimétrica de una especie puede aportar valiosa información tanto para una mejor explotación del recurso como para la comprensión de su biología. En cuanto a lo primero permitiría sugerir estrategias de pesca a la profundidad donde se localicen los organismos de talla



41

Tabla 4.1 Distribución de las especies en relación con la profundidad con las que aparece *Micromesistius poutassou* en la costa catalana. El trazo grueso indica la zona de máxima concentración de ejemplares (Tomado de Allué, 1985).

Tabla 4. 2. Especies de peces relacionados tróficamente con *Micromesistius poutassou* en relación con la profundidad en el Mediterráneo Occidental. (Datos según Macpherson, 1977 y Lloris, 1977).

	<300	<400	>400 m.
<i>Scyliorhinus canicula</i>	2	2	1
<i>Galeus melastomus</i>	2	2	2
<i>Etmopterus spinax</i>	1	2	2
<i>Merluccius merluccius</i>	2	1	1
<i>Gadiculus argenteus argenteus</i>	2	2	2
<i>Antonogadus megalokynodon</i>	2	1	1
<i>Lophius budegasa</i>	1	2	1
<i>Trachyrhynchus trachyrhynchus</i>	1	2	2
<i>Chimaera monstrosa</i>	0	2	1
<i>Gnatophis mistax</i>	2	2	1
<i>Lepidorhombus boscii</i>	2	2	1
<i>Coelorhynchus coelorhynchus</i>	1	2	1
<i>Scymnorhinus licha</i>	1	2	1
<i>Scymphurus nigrescens</i>	1	2	1
<i>Hymenocephalus italicus</i>	1	2	2
<i>Phycis blenoides</i>	2	2	2
<i>Molva dypterigia macrophtalma</i>	2	1	1
<i>Conger conger</i>	2	2	2
<i>Helicolenus dactylopterus dactylopterus</i>	1	2	1
<i>Lepidopus caudatus</i>	2	2	2
<i>Argyropelicus hemigymnus</i>	0	1	0
<i>Stomias boa boa</i>	1	0	0
<i>Notoscopelus elongatus elongatus</i>	0	1	0
<i>Gadiopsaurus vulgaris</i>	1	1	1
<i>Capros aper</i>	1	1	1
<i>Lophius piscatorius</i>	1	1	0

0 - ausente (o muy poco ocasional)

1 - presentes sin solapamiento

2 - presentes con solapamiento

comercial más apropiada. De esa forma no se afectaría a los individuos que no hayan alcanzado la madurez sexual o que se encuentren en período de freza. Por lo que respecta al conocimiento de su biología, es fundamental saber la distribución de tallas, proporción de sexos, relaciones tróficas y otros factores en función de la profundidad.

Aunque la profundidad máxima en la que se puede encontrar no puede precisarse exactamente, hay registros de captura de bacaladilla hasta los 900 m de profundidad (Giedz 1978 citado por Bailey 1982).

4.4.1 Movimientos verticales

El análisis batimétrico permite definir la profundidad de mayor concentración, migraciones verticales diarias o cambios de habitat a lo largo del ciclo de vida de una especie.

La distribución en profundidad de la bacaladilla ha sido extensamente estudiada por medio de ecosondas (Bailey 1982). Los adultos viven típicamente entre 300 y 400 m de profundidad y exhiben movimientos verticales subiendo hasta los 100 - 200 m durante la noche. Durante el día se concentran en capas de 10 - 20 m de grosor mientras que en la noche están más dispersos. Esto no siempre es así para todas las zonas ni en todas las épocas. Se ha demostrado que en latitudes más altas la profundidad a la que se encuentra es menor (Bailey 1982). Esto podría estar correlacionado con la temperatura óptima en la que vive esta especie.

Maurin (1960) sugiere que la pesca de *M. poutassou* en el Golfo de León y costas de Córsega debería realizarse durante la noche que es cuando los cardúmenes se encuentran a menos profundidad y por tanto se ahorraría esfuerzo. En el mismo sentido, Bas (1964)

afirma que las formas juveniles se encuentran dispersas y en alta mar mientras que en ciertos momentos organismos de mayor tamaño se acercan a la costa.

Estos movimientos verticales también pueden deberse a factores ambientales, fundamentalmente la temperatura y por tanto también de carácter estacional y geográfico (Isaev y Shevchenko 1983). Estos autores demostraron que todos los movimientos coinciden con la búsqueda de temperaturas entre 4 y 7 °C. Polonsky (1969 citado por Bailey 1982) observó movimientos ascendentes del grueso de la población en condiciones de cielo nublado. Albiol (comunicación personal) sostiene que en condiciones de baja presión la pesca de la bacaladilla en la costa catalana también se realiza a menor profundidad.

4.4.2 Distribución de tallas

En la bacaladilla parece existir una clara tendencia a aumentar de tamaño con respecto a la profundidad (Maurin 1960; Sahrage 1977; Pawson et al. 1978; Crespo et al. 1981; Veron-Jane 1986; entre muchos otros).

Evidentemente la distribución batimétrica también varía con el ciclo de vida. Coombs (1979) reporta las mayores concentraciones de huevos de bacaladilla entre los 300 y 450 m de profundidad. Las larvas, como las de muchos otros peces, son planctónicas (Raitt 1968; Bainbridge y Cooper 1973; Bailey 1982; Palomera et al. 1983). Los juveniles de bacaladilla se han encontrado entre las 180 y 420 m de profundidad (Raitt 1968).

La frecuencia relativa de tallas en función de la profundidad tiene un componente claramente estacional. En la distribución de tallas del año 1952 (ver Capítulo 6) se observa que las tallas

mayores se capturan en la primera parte del año, bajando considerablemente a partir de junio, mes en el que empieza el reclutamiento a la zona de pesca. Durante ese año practicamente todas las pescas se realizaron en el caladero denominado La Malica, de la localidad de Blanes.

PARTE III

ASPECTOS DEL CRECIMIENTO

DE

Micromesistius poutassou

CAPITULO 5 CARACTERISTICAS DEL CRECIMIENTO

5.1 Estadios de Crecimiento

Los cambios de estadio de crecimiento a otro se caracterizan por alguna clase de crisis o discontinuidad en el desarrollo tal como desove o maduración o un cambio de hábitos o habitat. Ricker (1979) señala, en orden decreciente de severidad los siguientes:

1. Una reorganización global de la estructura del cuerpo, comparable a la metamorfosis de una pupa (evento raro en peces).
2. Cualquier cambio suficientemente abrupto en la forma del cuerpo o en la longitud relativa de apéndices y en la estructura y longitud relativa del tracto digestivo. Bas (1964) realizó un estudio del crecimiento relativo de esta especie. Dicho autor concluye que existe una tendencia a la isometría y que existe un gradiente en los índices considerados de mayor o menor intensidad de la cabeza a la región anal, pero que disminuye a medida que el animal crece.
3. Cambios fisiológicos considerables, por ejemplo de tolerancia a la temperatura o salinidad, acompañados por los correspondientes cambios en los órganos endocrinos (ésto es más bien propio de peces diadromos).
4. Un incremento o decremento en la tasa de crecimiento. Esto es muy subjetivo pues depende del criterio que se aplique para determinar cuando termina un estadio y empieza otro.

5.2 Ciclos de Crecimiento Estacional

Otra característica del crecimiento de esta especie es la variabilidad estacional del mismo. Este es un hecho común para

organismos de latitudes templadas y aún para los tropicales en los que está relacionado con la época de lluvias (e.g. Pauly 1987)

En términos generales, el crecimiento es más intenso en el verano y menos en el invierno. Si podemos asociar la formación de una banda de crecimiento opaca al primero y una banda hialina al segundo, ésto se cumple para esta especie (ver Capítulo 7). Bas y Morales (1966) ya señalaban este fenómeno y proponían que el análisis del crecimiento se hiciera por períodos semianuales. A nivel de microestructuras, Veron-Jane (1986) demostró que las unidades de crecimiento correspondientes a la época estival son densas y bien definidas, con gran cantidad de microcristales de aragonito. Por el contrario, las correspondientes a la época invernal son poco nítidas y presentan los microcristales de aragonito finos y densamente dispuestos.

Particularmente importante resulta el análisis del crecimiento durante el primer año de vida, sobretodo de cara a la asignación al grupo anual que corresponda. Lo anterior no resulta fácil debido a que este grupo de edad no está completamente reclutado al arte o bien porque no aparece en los muestreos de lonja ya que es descartado en altamar.

5.3 Distribución de frecuencias de talla y peso durante el primer año de vida esta especie

Para este apartado se escogieron los años en los que al menos este grupo de edad estuviera presente en tres meses de muestreos.

1957

En el mes de junio de este año la moda correspondió claramente a los organismos de 14 cm de longitud seguida de los

de 13 cm (fig.5.1). En agosto sólo se encontraron organismos de 16 cm, mientras que en octubre la distribución es completamente normal con la moda en los 15 cm. Esto, evidentemente, no puede interpretarse sino como una deficiencia en el muestreo muy probablemente debida a que en agosto sólo se reclutaron al arte los más grandes del grupo (ó bien se descartaron los pequeños). Es importante distinguir entre reclutamiento al área y reclutamiento al arte. El primero ocurre una vez que los juveniles han migrado hacia el fondo, al terminar su vida semipelágica. Esto ocurre de abril en adelante y varía con los años como se verá en los siguientes capítulos. El reclutamiento al arte se produce cuando los organismos han alcanzado los 11 cm de longitud total. En noviembre únicamente se encontraron ejemplares de 17 cm. Asumiendo un crecimiento lineal durante esta etapa de la vida del organismo, la talla después de junio puede describirse por la siguiente ecuación:

$$\text{talla} = 11.68 + 0.42(t) \quad (r^2 = 0.57)$$

donde t es el número del mes que se considere ($t \geq 6$). En la figura 5.2 se muestran las tallas observadas y la línea de regresión de la talla estimada. Está claro que el coeficiente de determinación es más bien pobre, es decir, el modelo no describe adecuadamente los datos. No se probó otro tipo de modelo (e.g. exponencial) porque al contar con tan pocos meses muestreados se podrían probar muchísimos más sin encontrar mejores resultados.

Por lo que se refiere a la distribución mensual de frecuencias de pesos (fig. 5.3), hay una mayor dispersión que en las de talla, es decir, los organismos varían más en peso que en longitud (obviamente si la distribución de tallas es normal la de los pesos no puede serlo y viceversa, dada la relación talla-

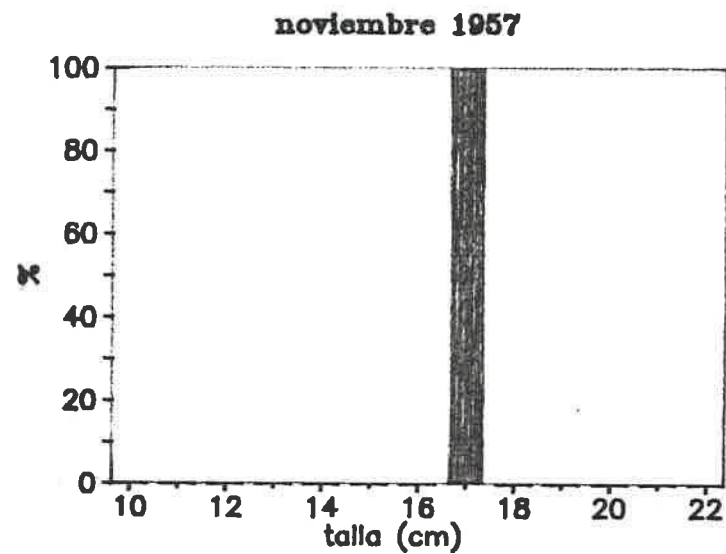
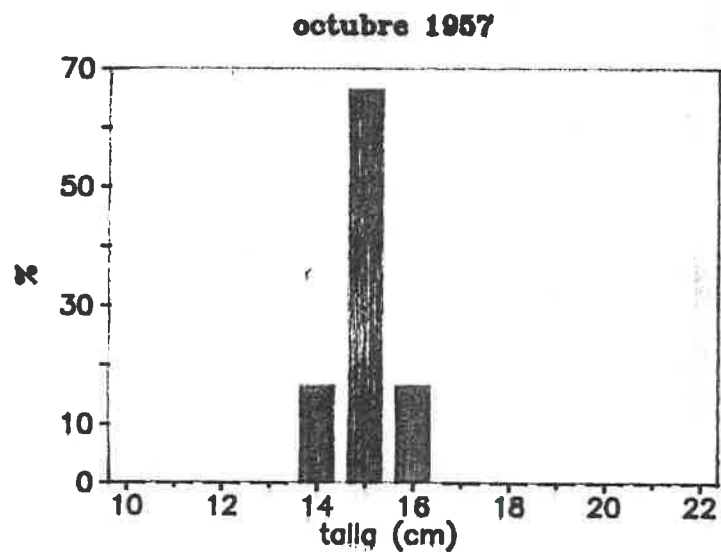
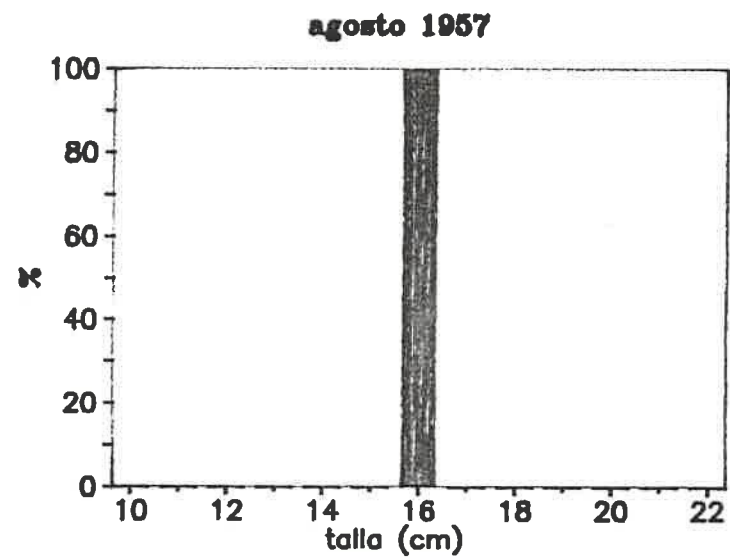
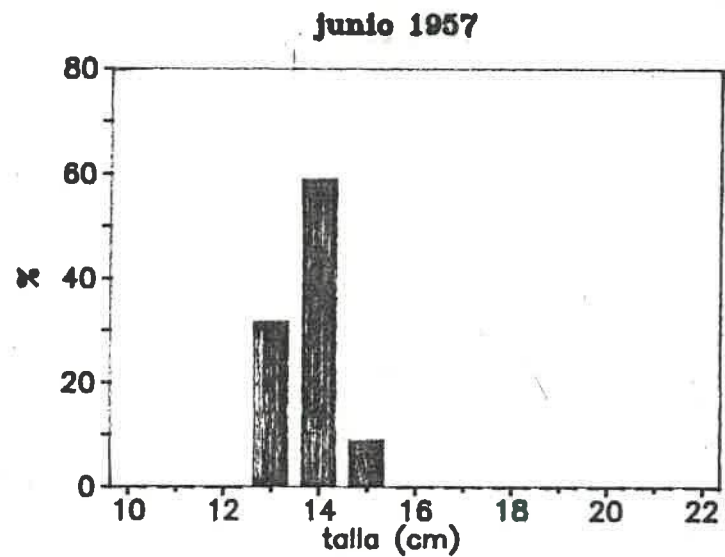


Fig. 5.1 Distribución mensual de frecuencia relativa de tallas de organismos de edad 0. 1957

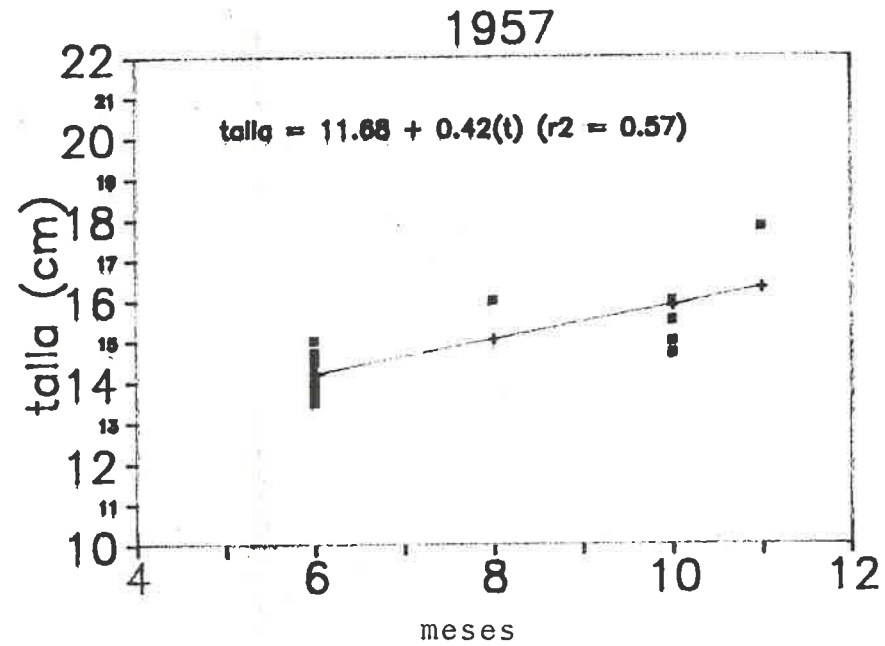


Fig. 5.2 Variación mensual de la talla de organismos de edad 0. 1957

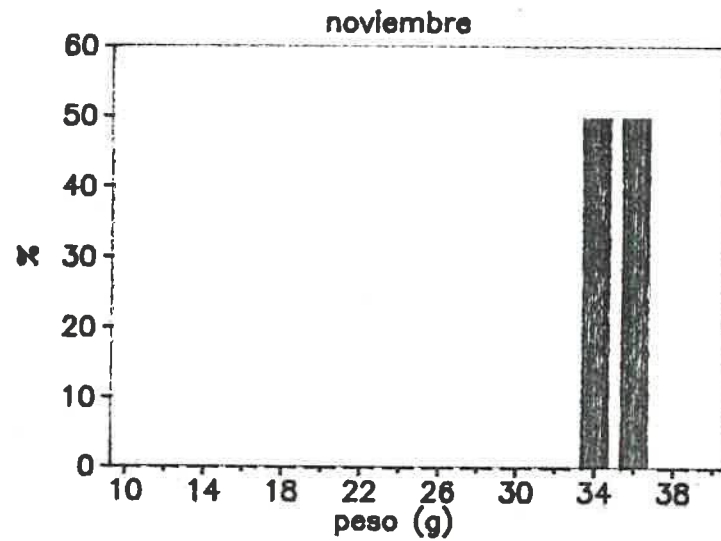
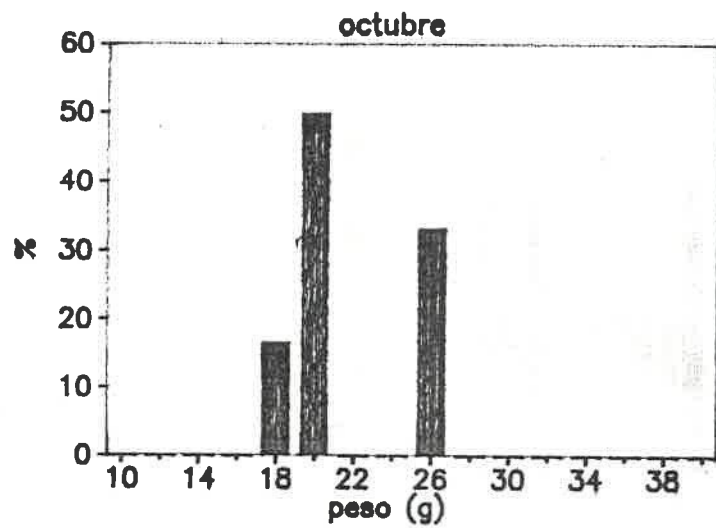
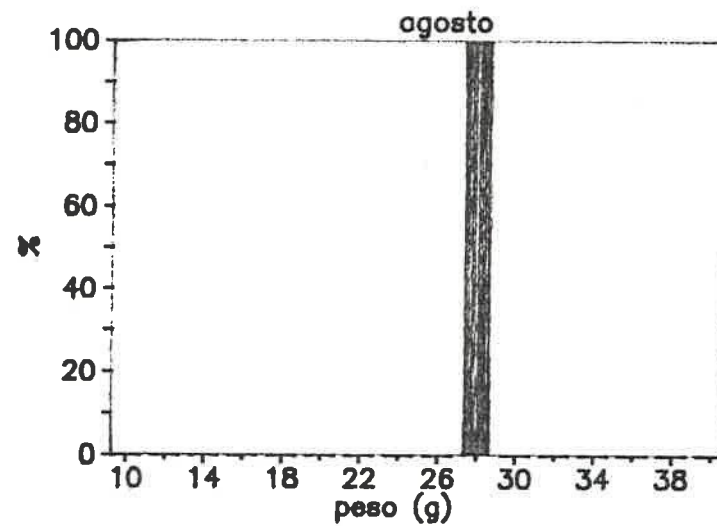
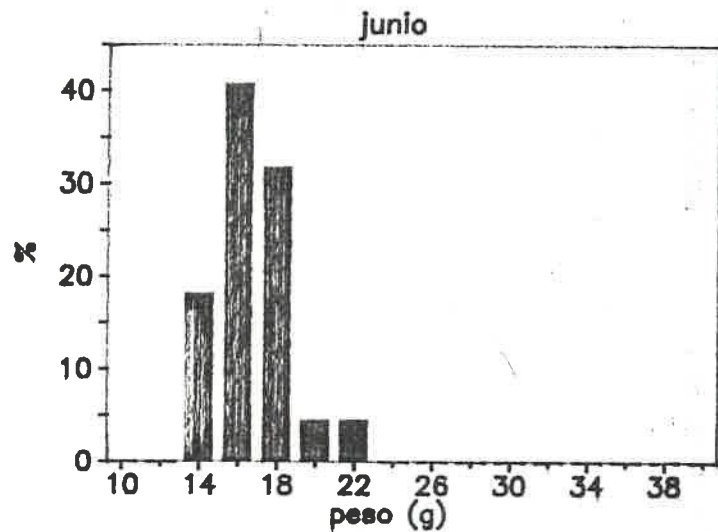


Fig. 5.3 Distribución mensual de frecuencia relativa de pesos de organismos de edad 0. 1957

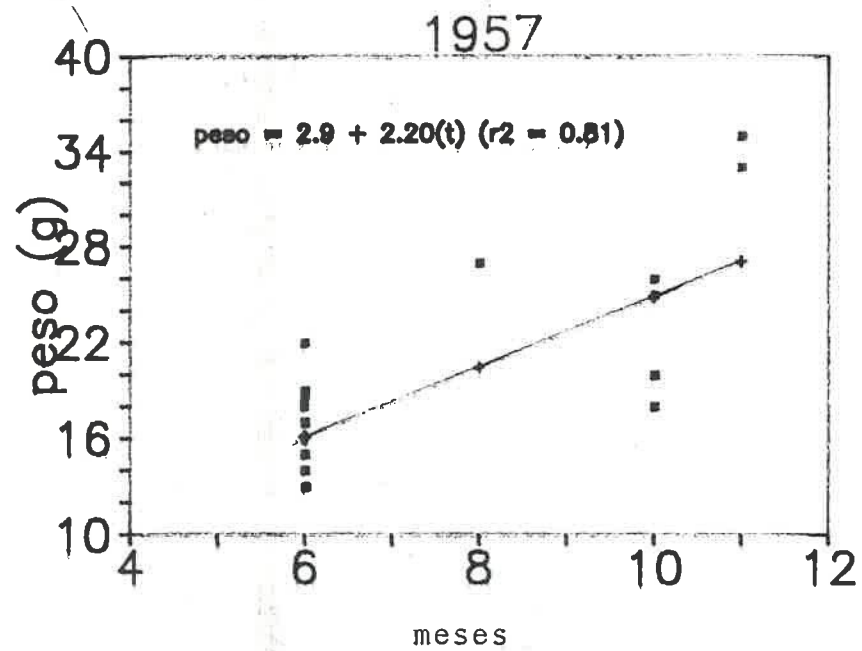


Fig. 5.4 Variación mensual del peso de organismos de edad 0, 1957,

peso). En junio la distribución es leptocúrtica a la izquierda con la moda en los 16 g. En agosto, al igual que para las tallas, sólo hay individuos de un mismo intervalo de clase (28 g). En octubre igualmente se repite el mismo problema que para las tallas en las que no se observa un incremento sino al contrario, presumiblemente por la mismas causas antes mencionadas. En noviembre todos los organismos pesaron entre 34 y 36 g.

El modelo de regresión lineal fue deficiente ($r^2 = 0.59$) para describir las variaciones mensuales de peso durante el primer año de vida (fig. 5.4).

1977

Los organismos nacidos en este año aparecen a partir de mayo, midiendo en su mayoría 15 cm de longitud (fig. 5.5). En julio la moda también está en los 15 cm pero con presencia de organismos desde 14 hasta 18 cm. Esto es explicable tanto porque el reclutamiento (sobretudo al arte) ha continuado (tallas pequeñas) como por el crecimiento de los ya reclutados. En septiembre los organismos han alcanzado los 18-19 cm de talla y para noviembre hasta los 20 cm. En diciembre también hay cierta dispersión en el intervalo de tallas, pero con claro predominio de los de 19 cm, valor que coincide con el calculado por la regresión (fig. 5.6). Este valor es el que puede considerarse más posible bajo condiciones normales.

La distribución mensual de la frecuencia relativa de pesos resulta particularmente interesante: mientras que las tallas son similares a las de otros años, los pesos son notoriamente superiores y distintos para una misma talla. Mientras en mayo sólo hay organismos de 25 g, en junio van desde los 10 a los 35 g de peso (fig. 5.7). En septiembre la mayoría

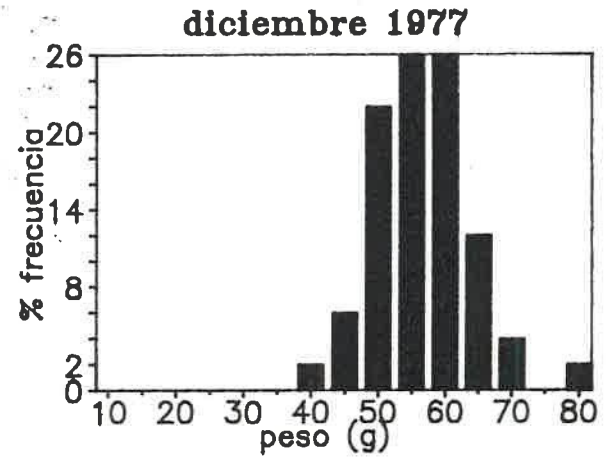
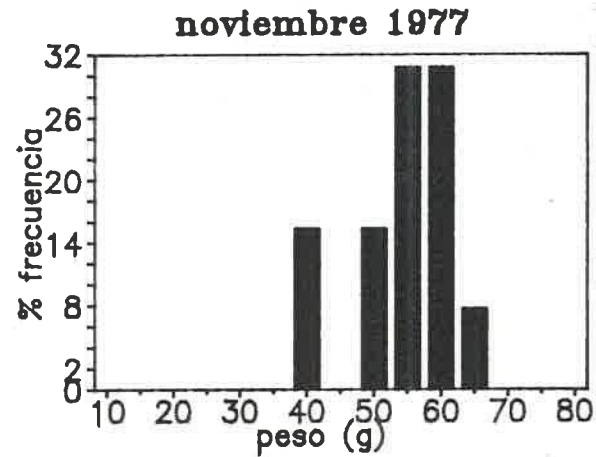
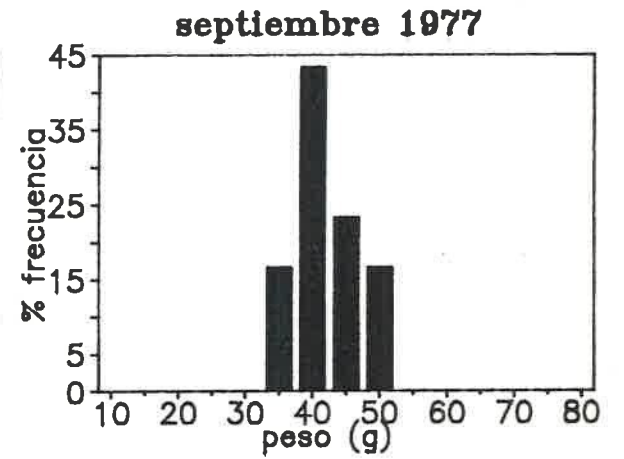
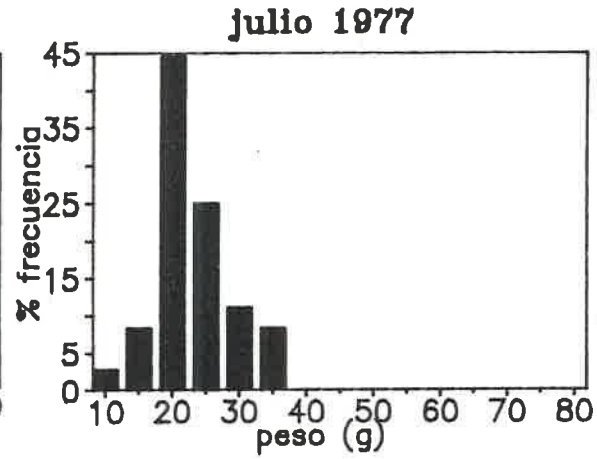
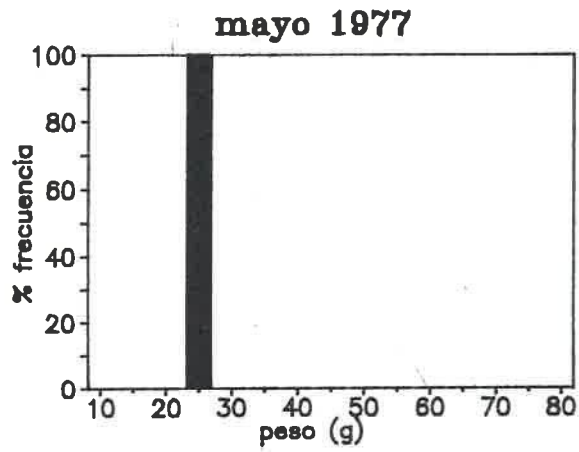


Fig. 5.5 Distribución mensual de frecuencia relativa de tallas de organismos de edad 0. 1977

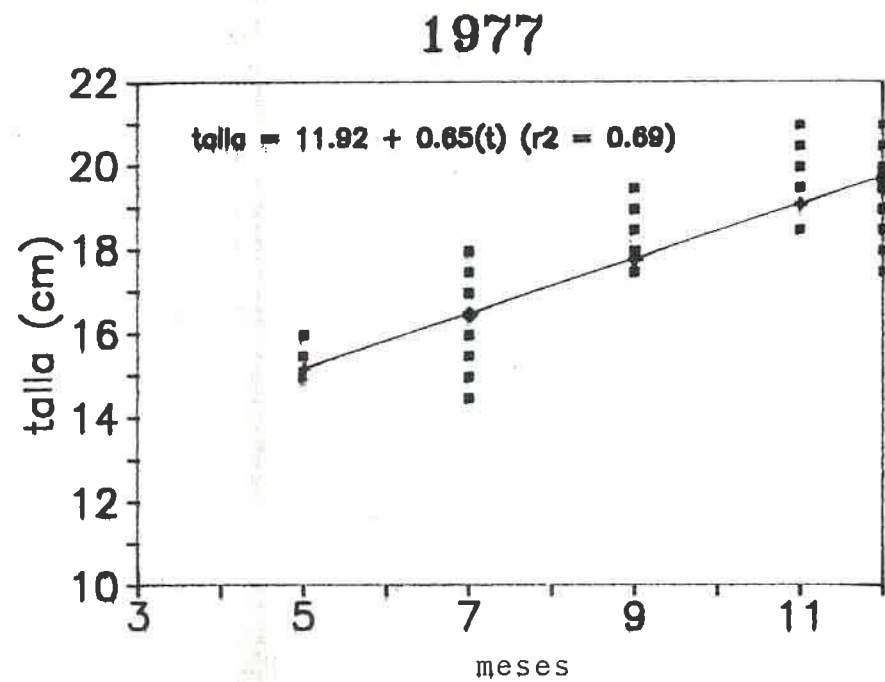


Fig. 5.6 Variación mensual de la talla de organismos de edad 0, 1977

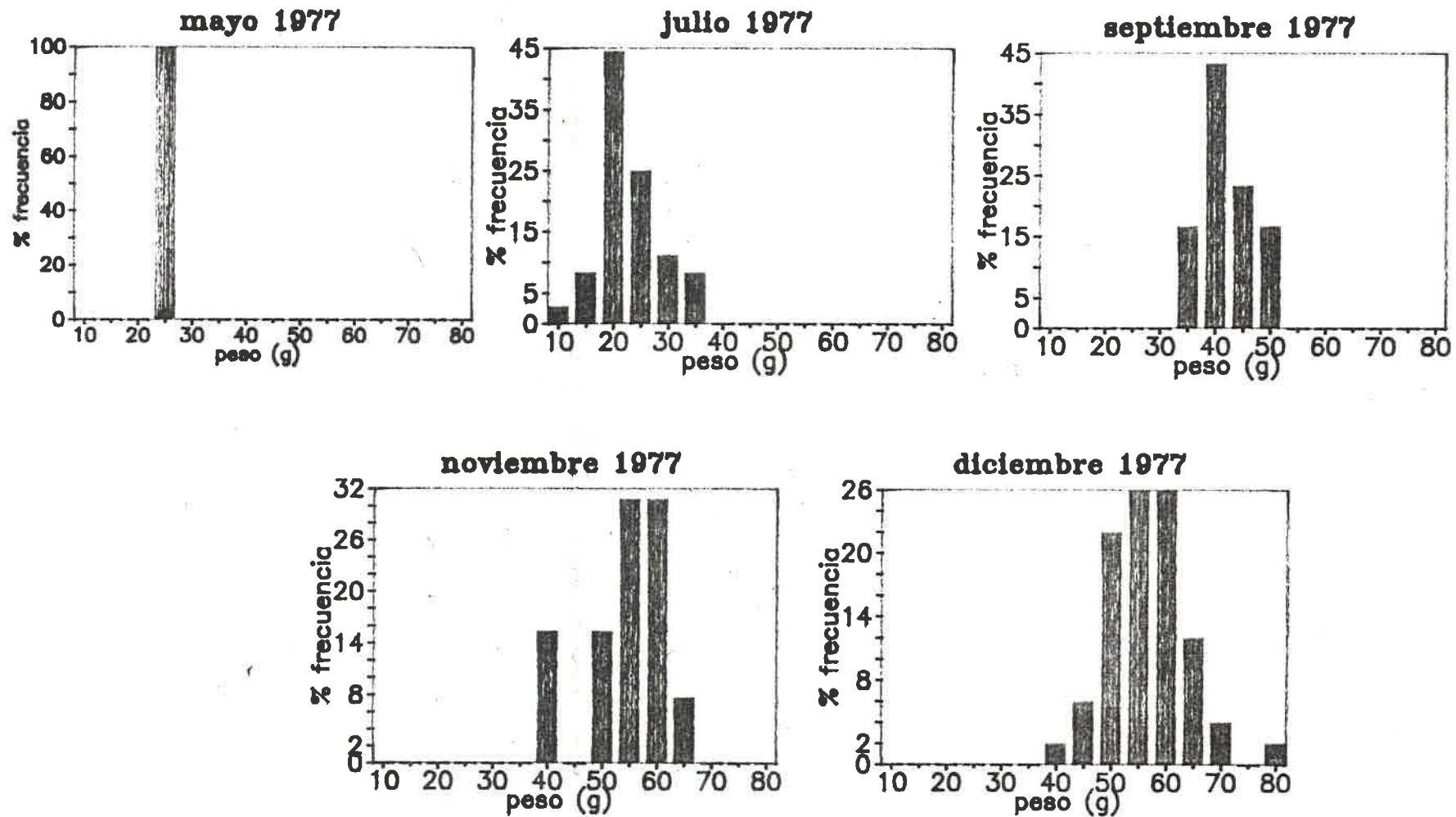


Fig. 5.7 Distribución mensual de frecuencia relativa de tallas de organismos de edad 0. 1977

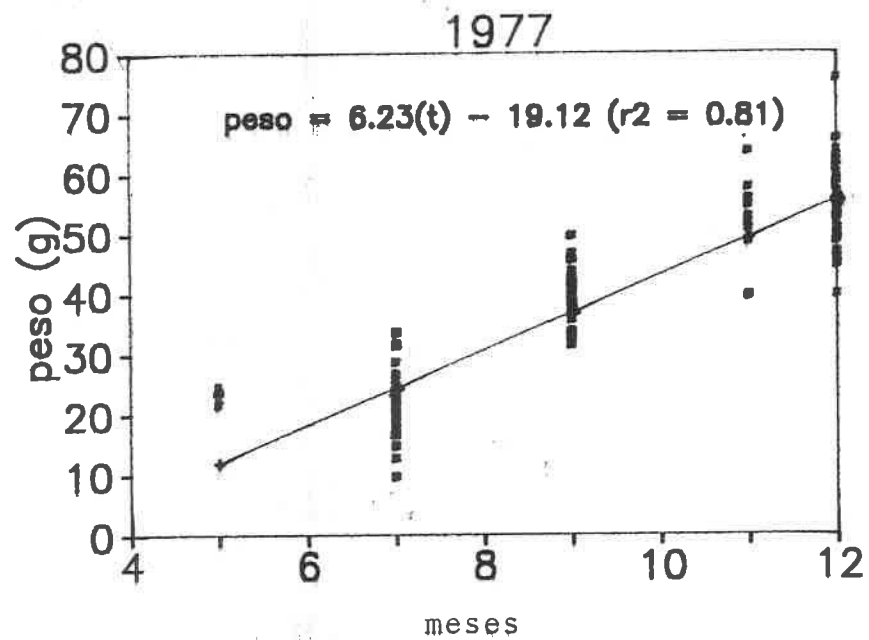


Fig. 5.8 Variación mensual del peso de organismos de edad 0, 1977

está en los 40 g y en noviembre entre los 55 y 60 g. En diciembre se conserva dicha moda pero se encontraron organismos desde los 40 a los 80 g.

Cabe señalar que en este año el modelo de regresión lineal presentó el mejor ajuste, tanto para la talla como para el peso, en comparación con los otros años considerados. Incluso para el peso el coeficiente de determinación es bastante aceptable ($r^2 = 0.81$; fig. 5.8).

1987

A lo largo de este año los peces de clase 0 fueron muestreados desde mayo y en cantidad considerable (257 ejemplares). En ese mes se encontraron desde los 7 cm de talla hasta los 15 cm con una débil moda entre los 11 y 12 cm (fig. 5.9). En junio se sitúa más definidamente en los 14 cm, pero hay un pequeño grupo entre los 6 y 9 cm de longitud. Esta presencia de tallas menores inclusive en julio viene a reforzar lo anteriormente dicho en cuanto a que el reclutamiento al arte no es completo sino hasta fines de julio cuando los organismos han alcanzado los 14 cm. En agosto puede verse el crecimiento del mes anterior, mientras que en septiembre nuevamente las tallas abarcan un intervalo más amplio. En octubre la mayoría está en los 17 cm y para noviembre llega a los 19 cm. (En diciembre no se consiguieron ejemplares principalmente debido a que por las fechas la demanda de otras especies de mayor valor comercial hace que no se dedique atención ni esfuerzo a la bacaladilla).

La variación total de la talla que es explicada por la regresión ajustada apenas llega al 59% (fig. 5.10). Sin embargo, cabe destacar el bajo valor del intercepto: 6.76 cm, en comparación con los otros años considerados en los que era

cercano a los 12 cm. Esto podría indicar que el descarte es cada vez menor y/o la luz de malla más reducida (aunque legalmente no esté permitido).

La figura 5.11 presenta la distribución relativa de pesos para los meses en los que se encontraron organismos de edad 0. Aunque las distribuciones son claramente más amplias que para las tallas, el comportamiento es bastante similar. Este mayor intervalo de clases de peso que de tallas puede deberse al peso del contenido estomacal que provocaría un aumento de peso proporcionalmente bastante considerable en estos organismos de tallas pequeñas (por lo que sería recomendable trabajar con los datos de peso eviscerado cuando se dispongan).

La recta ajustada tampoco es significativa en este caso ($r^2 = 0.62$), obviamente porque la variable dependiente (peso) no tiene una distribución normal en cada observación (meses) (fig. 5.12).

De todo lo anterior se deduce lo siguiente:

1. El reclutamiento al arte empieza cuando los organismos alcanzan los 14 cm de longitud total.
2. El reclutamiento al caladero comienza en mayo y continúa hasta agosto, fecha en la que puede considerarse completo. Sin embargo, puede variar de año a año. Esto es importante sobretodo para fines de estimación del descarte en la aplicación de modelos de producción y estructura de edades de la población. El hecho que cada vez aparezcan organismos de tallas más pequeñas en muestreos de desembarque puede significar que ya no se descarta tanto obedeciendo a que la CPUE de la pesca de arrastre tiene una

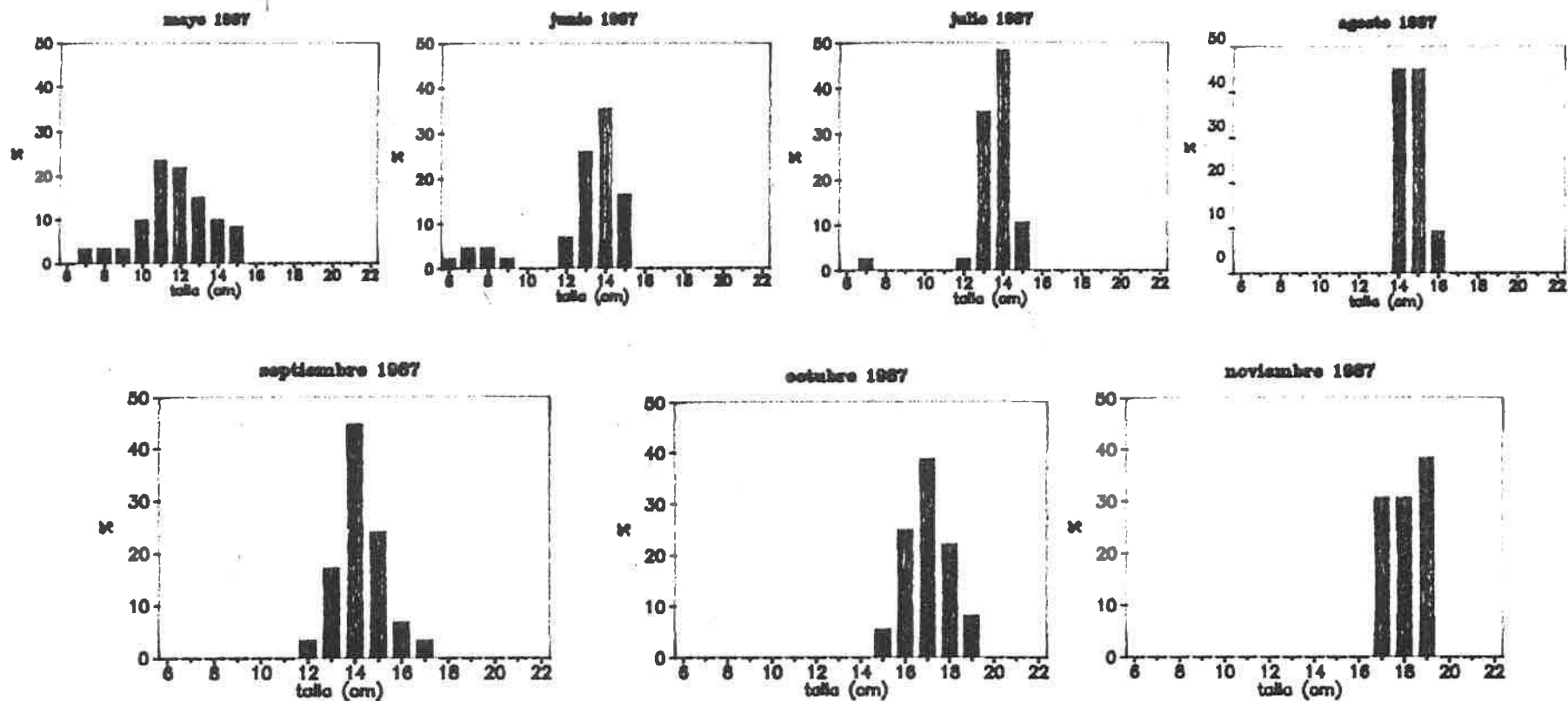


Fig. 5.9 Distribución mensual de frecuencia relativa de tallas de organismos de edad 0. 1987

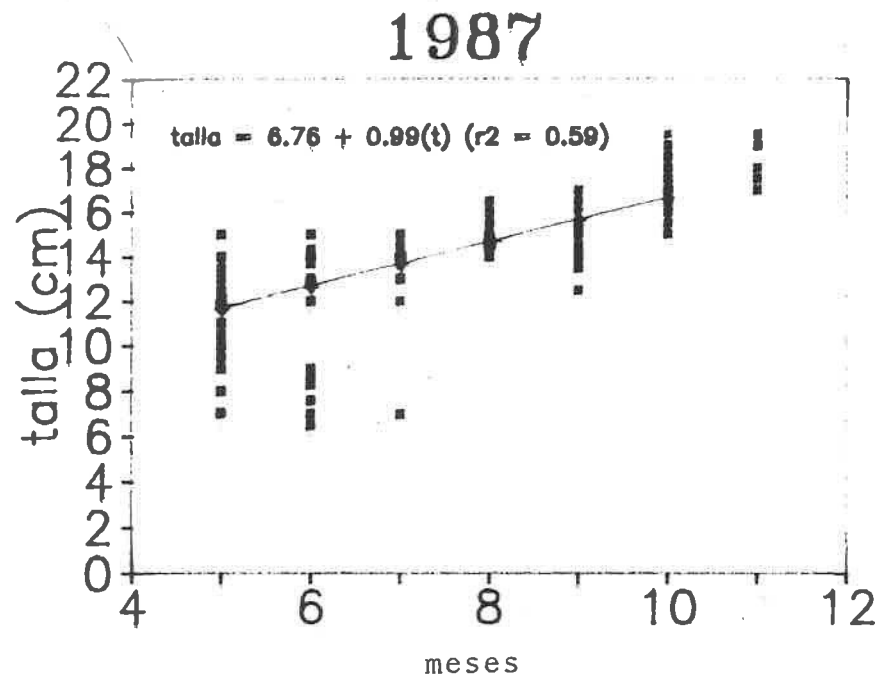


Fig. 5.10 Variación mensual de la talla de organismos de edad 0. 1987

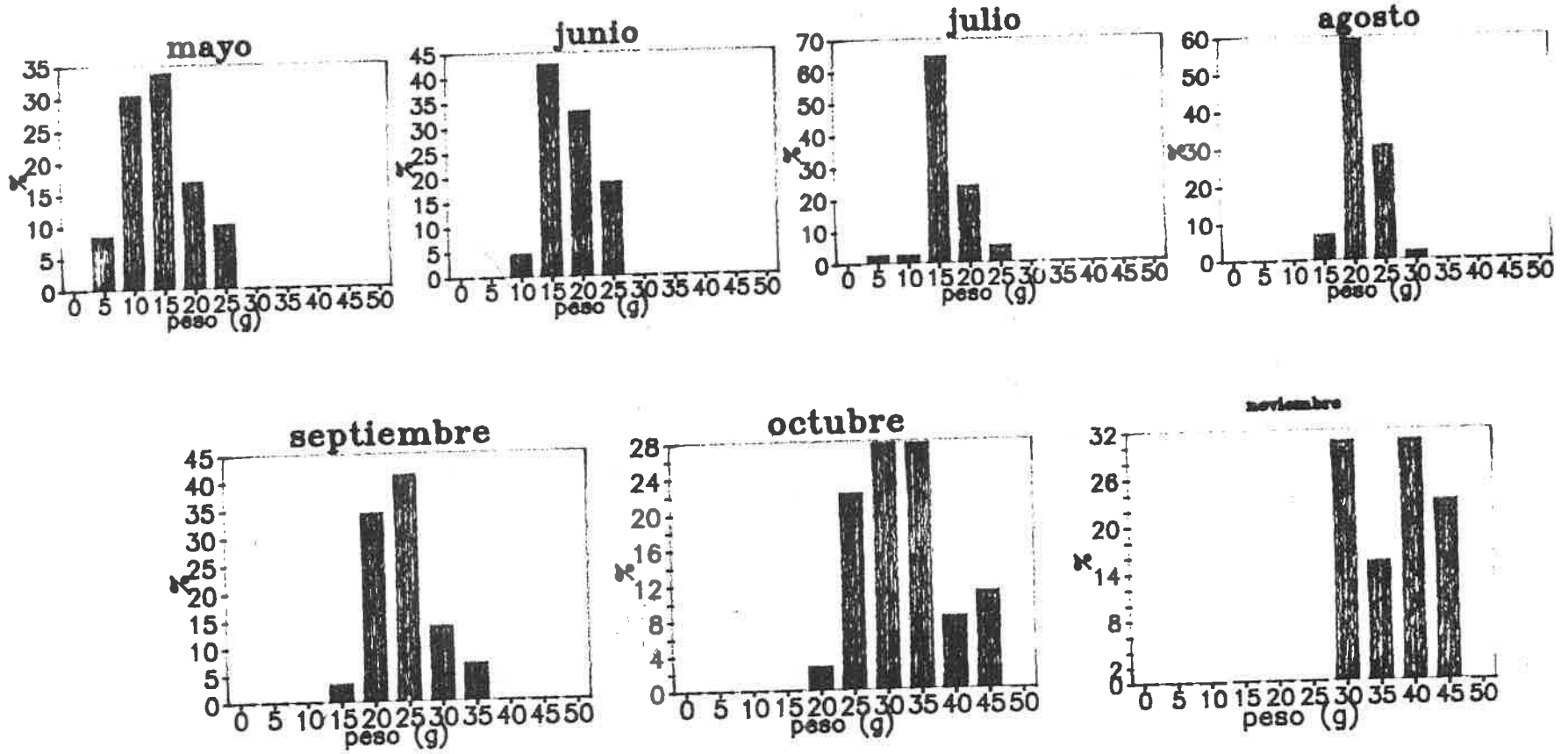


Fig. 5.11 Distribución mensual de frecuencia relativa de pesos de organismos de edad 0. 1987

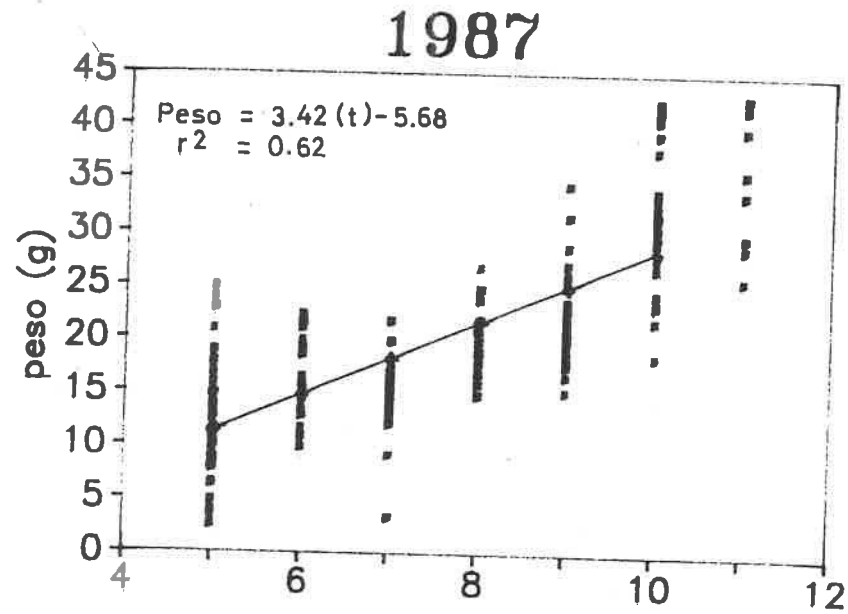


Fig.5.12 Variación mensual del peso de organismos de edad 0. 1987

clara tendencia a bajar. Ahora es necesario aprovechar hasta lo que antes era considerado como morralla.

3. Los organismos de edad 0 presentan, en general, mayor intervalo de variación en peso que en talla. A pesar de eso, el modelo de regresión lineal describe mejor la variación en el tiempo del peso que la de la talla.

4. En diciembre del primer año de vida la bacaladilla alcanza los 17-19 cm de longitud y los 35-55 g de peso. Esto implica un crecimiento bastante vigoroso durante este periodo.

A manera de comparación, en la Tabla 5.1 se presenta la talla de esta especie en varias zonas según diversos autores. En general los resultados aquí presentados concuerdan con los de otros autores, principalmente con los llevados a cabo con individuos del Mediterráneo y cuando se aplica el mismo método. Sólo discrepan de los valores obtenidos por Frogliá y Gramito (1981) y por Gjosaeter et al. (1979). La estimación de Frogliá y Gramito (1981) está por hecha por análisis de frecuencia de tallas, calculando una k mensual un tanto arbitrariamente y sin especificar cómo. La talla de 23.5 cm para el primer año de vida propuesta por Gjosaeter et al., (1979) mediante el conteo de anillos diarios parece exagerada y poco probable.

En nuestra zona de estudio, Veron-Jane (1986) también utilizando Microscopía Electrónica demostró que la formación de anillos no es diaria durante el periodo de crecimiento lento. Inclusive presenta el caso de un organismo de 30 cm de longitud con una edad estimada en tres años y que sólo tenía 320 intervalos de crecimiento diario (ICD). En otras especies también han sido observadas periodicidades no diarias en la formación de

los anillos (Rice 1987).

Tabla 5.1. Talla de la bacaladilla durante el primer año en varias zonas

	Medit,W ¹	M,Ligurico ²	Islandia ³	I,Faroe ⁴	M,Norte ⁵	N,W Escocia ⁶	Biscaya ⁷	M,Norte ⁸	A,Toscano ⁹
F	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
M		9.3							9.8
A									11.6
M		13.0	1.2	1.3		1.3	6.5		13.3
J			3.6	2.5	3.9	3.7			14.8
J		15.8	6.8	6.1	8.4	10.0	9.0		16.2
A			7.7	10.6	12.6	12.0			17.5
S	15.2		8.6						18.7
O		17.5			16.4			17.2	19.8
N									20.8
D	17.4	17.7						23.5	21.7

¹ De Bas y Morales, 1966, por medición directa

² De Pairano, 1986, por medición directa

^{3,4,5,6 y 7} Promedio de varias épocas según datos presentados por Bailey, 1982

⁸ De Gjøsater *et al*, 1979, por conteo de anillos diarios

⁹ De Frogliá y Gramito, 1981, por estimación $L_{\infty}=31.9$; $k=0.086$; $t_0=-1.296$

CAPITULO 6 ESTIMACION DE LAS TASAS DE CRECIMIENTO EN LA NATURALEZA

En cautividad, el crecimiento de los peces puede observarse con relativa facilidad. Además la fecha de nacimiento es conocida y por tanto se puede determinar la edad con exactitud. El crecimiento puede seguirse desde las primeras etapas de la vida del organismo, lo que permite construir una curva de crecimiento representativa y completa.

Este no es el caso para muestras tomadas del medio natural. Muchas veces éstas están sesgadas por diversos factores (selectividad y tipo del arte de pesca, reclutamiento incompleto al caladero, época de muestreo, etc.) y no siempre puede asegurarse que sean representativas de la población.

Existen varios métodos para la estimación de las tasas de crecimiento de poblaciones naturales. Pueden clasificarse en dos tipos principales: los que se basan en el análisis de frecuencia de tallas y los que lo hacen en la lectura de estructuras periódicas en partes duras. El primer tipo de métodos es objeto del presente capítulo.

6.1 Edades a partir de la distribución de frecuencias de tallas

Para la estimación de los parámetros de crecimiento se empleó el paquete ELEFAN (Gayanilo, Soriano y Pauly 1988). Este programa asume que:

- las muestras son representativas de la población;
- las diferencias en longitud son debidas principalmente a diferencias en la edad.
- el crecimiento es similar de un año a otro, es decir, no hay factores que induzcan cambios notables en el crecimiento entre años; y

- la ecuación de Von Bertalanffy (VB) de crecimiento estacional oscilatorio proporciona una aproximación apropiada para describir el crecimiento de los peces.

La ecuación que utiliza es de la forma:

$$L_t = L_\infty(1 - \exp^{-[K(t - t_0) + CK/2\pi \text{ sen}(2\pi(t - t_s))])}$$

donde $t_s = WP + 0.05$; (WP = "Winter point", punto del año donde el crecimiento casi es nulo) L_∞ longitud asintótica; K tasa de crecimiento; C factor de oscilación.

6.1.1 Resultados

En la Tabla 6.1 se presentan los parámetros de la ecuación de VB para algunos años. Los valores de R_n (éste es un coeficiente parecido al coeficiente de correlación) fueron bastante bajos, excepto en 1975 que llegó a 0.938 (al igual que en el de correlación cuanto más cercano a 1 mayor variación estará explicada por el modelo).

Los valores de la longitud asintótica (L_∞) variaron desde 30 cm en 1978 hasta 45 cm en 1950. La tasa de crecimiento varió desde 0.110 en 1955 hasta 0.64 en 1978. El factor de oscilación (C) varió desde 0 en los machos de 1987 hasta 0.8 en 1970 (cuanto más grande es este factor mayor es la oscilación estacional del crecimiento). El punto de menor crecimiento (WP) también varió desde 0 hasta 0.8. (La muestra inicial (MI) y la longitud inicial (LI) son requerimientos específicos del programa).

Con el fin de comparar la variación de los parámetros por sexos se estimaron para machos y hembras por separado en la muestra del 87. Los machos presentaron una tasa de crecimiento dos veces mayor que la de las hembras, un crecimiento continuo (WP = 0) y sin oscilaciones estacionales (C = 0). El mayor crecimiento de los machos es posible (capítulos 9 y 10) pero el que no tenga

Tabla 6.1. Parámetros de la ecuación de Von Bertalanffy de crecimiento estacional oscilatorio.

año	Linf	k	C	WP	MI	LI	Rn	meses muestreados
50	45.00	0.240	0.100	0.100	1	20.0	0.293	7
51	40.00	0.125	0.400	0.200	3	22.0	0.333	11
52	39.00	0.400	0.075	0.000	10	19.5	0.371	12
55	40.80	0.240	0.100	0.200	1	24.0	0.327	4
57	39.00	0.180	0.000	0.000	1	20.5	0.323	12
58	49.00	0.110	0.500	0.520	1	21.5	0.281	9
61	44.70	0.140	0.200	0.000	1	18.0	0.159	11
63	38.00	0.368	0.420	0.420	1	20.0	0.314	6
68	42.00	0.150	0.100	0.200	1	18.0	0.488	1
70	37.00	0.400	0.800	0.600	1	18.5	0.563	4
75	41.00	0.195	0.100	0.200	3	20.0	0.938	3
78	30.00	0.640	0.500	0.800	3	15.5	0.531	6
87 T	42.00	0.230	0.150	0.600	1	25.5	0.284	11
87 M	34.00	0.500	0.000	0.000	6	26.5	0.485	11
87 H	38.00	0.240	0.100	0.200	4	31.0	0.206	11

MI = muestra inicial
LI = longitud inicial

WP = "Winter point"(ver texto)
C = factor de oscilación

Rn = "nuevo coeficiente de correlación"

variaciones estacionales carece de sentido.

En la fig. 6.1 se presenta la distribución reestructurada de frecuencia relativa de tallas obtenida por el programa ELEFAN. Este programa utiliza un filtro de paso alto para las medias corridas. De esta forma se intenta minimizar el "ruido" en la distribución de frecuencias de tallas y poder separar las clases de edad. En estas figuras se presentan las curvas posibles después de la reestructuración de los datos.

6.2 Discusión

Los bajos valores en el coeficiente R_n son difíciles de interpretar. Aún cuando pueda haber un sesgo en el muestreo, ésta no parece ser la causa directa. Años como 1968 en que sólo se muestreó un mes registró un valor más alto que el 57 en que se muestrearon los 12 meses del año (1085 ejemplares). La explicación más posible del bajo valor de R_n es el algoritmo que utiliza el programa para el ajuste de los datos. Desde el punto de vista biológico no tiene ningún sentido que cambien el "WP" y el "C". Es decir, el punto de menor crecimiento puede sufrir pequeñas variaciones de año a año pero siempre coincidirá con las temperaturas bajas del invierno. Igualmente la oscilación del crecimiento está claramente dividida en períodos de crecimiento rápido y de crecimiento lento (capítulo 7) pero no habrá más en un año. Desde el punto de vista matemático es posible que se trate de un problema de "sobreajuste", es decir, utilizar más datos de los necesarios para describir una relación (Draper y Smith 1966; Zar 1974; Butterworth et al. 1989). A pesar de esto es notable que en el único año (1975) en que se alcanza un R_n significativo los parámetros sean los que biológicamente tengan más sentido:

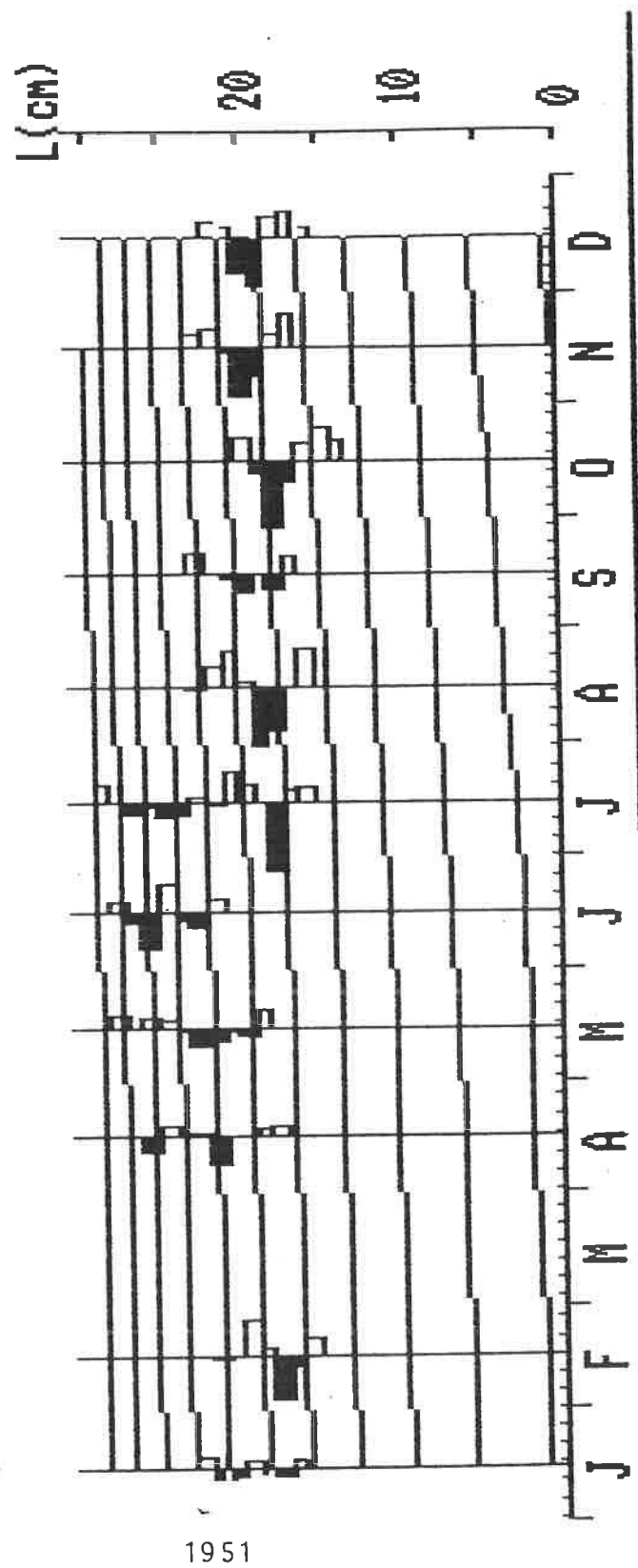
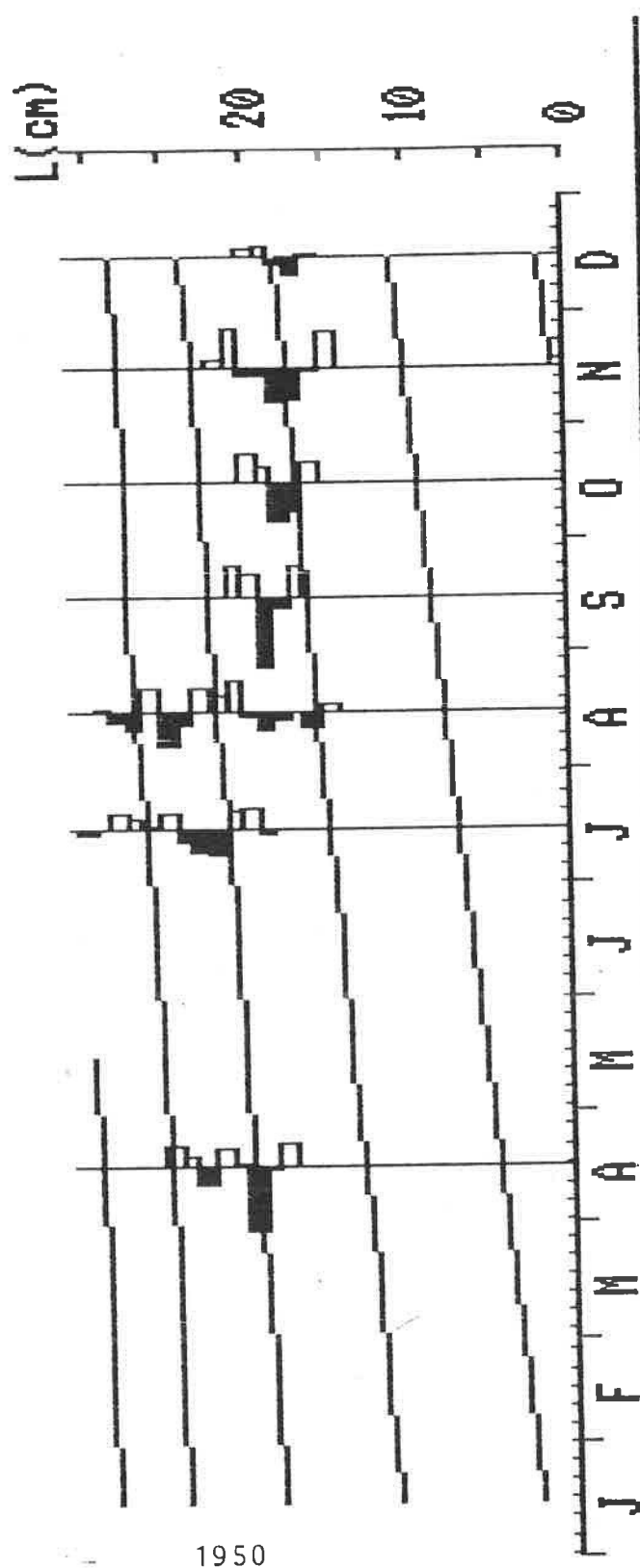


Figura 6.1.a Distribución reestructurada de frecuencia mensual de tallas (Programa ELEFAN). Las líneas indican las posibles curvas de crecimiento. 1950 y 51.

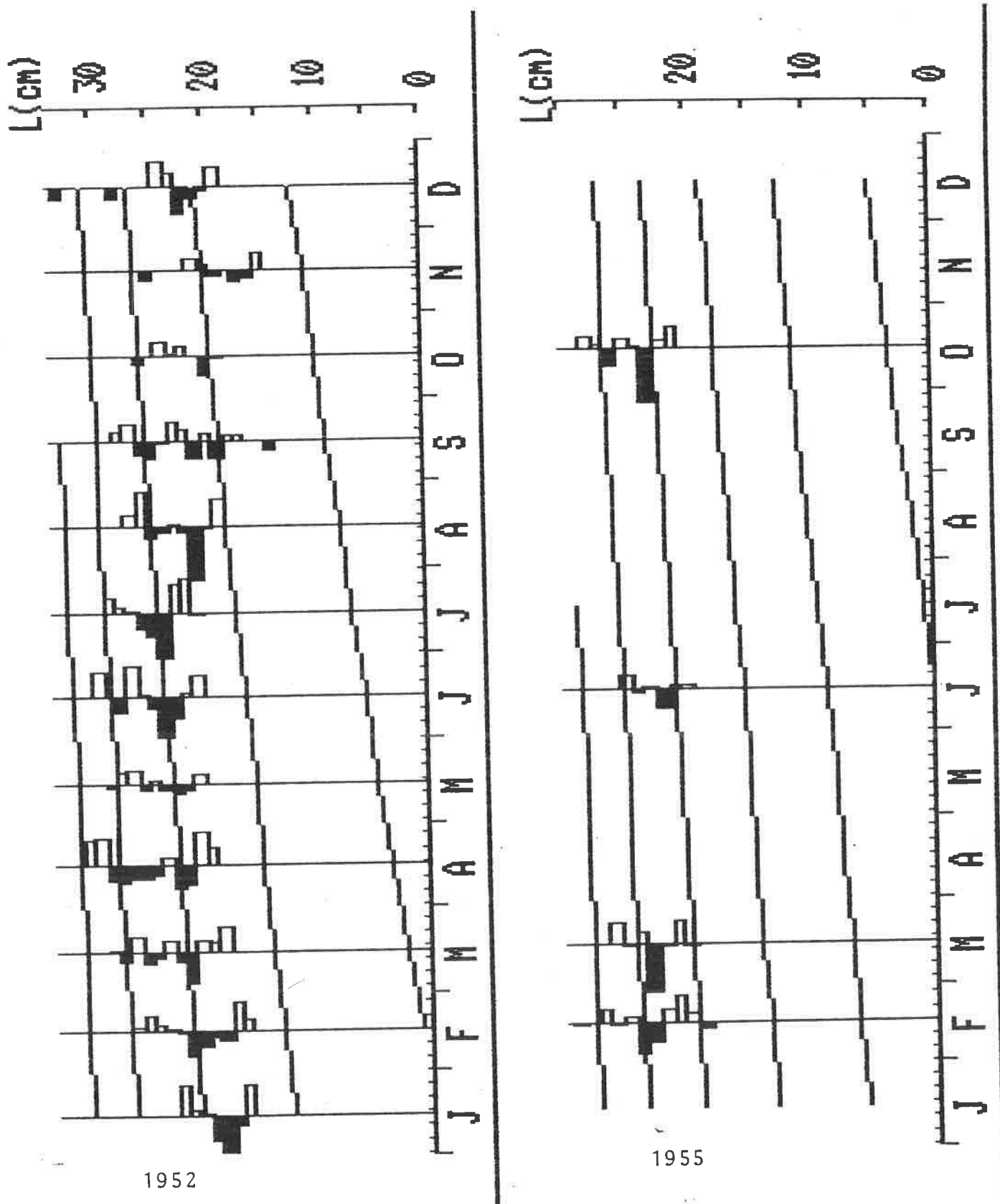
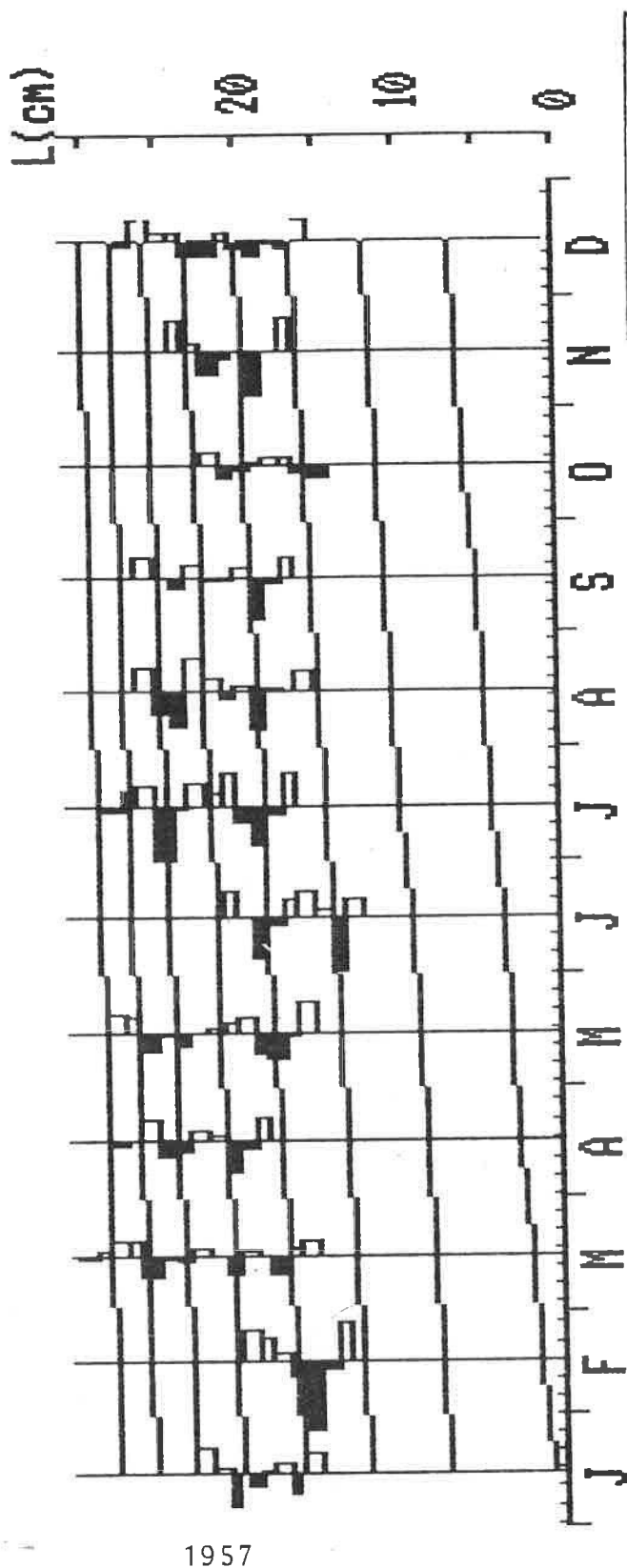
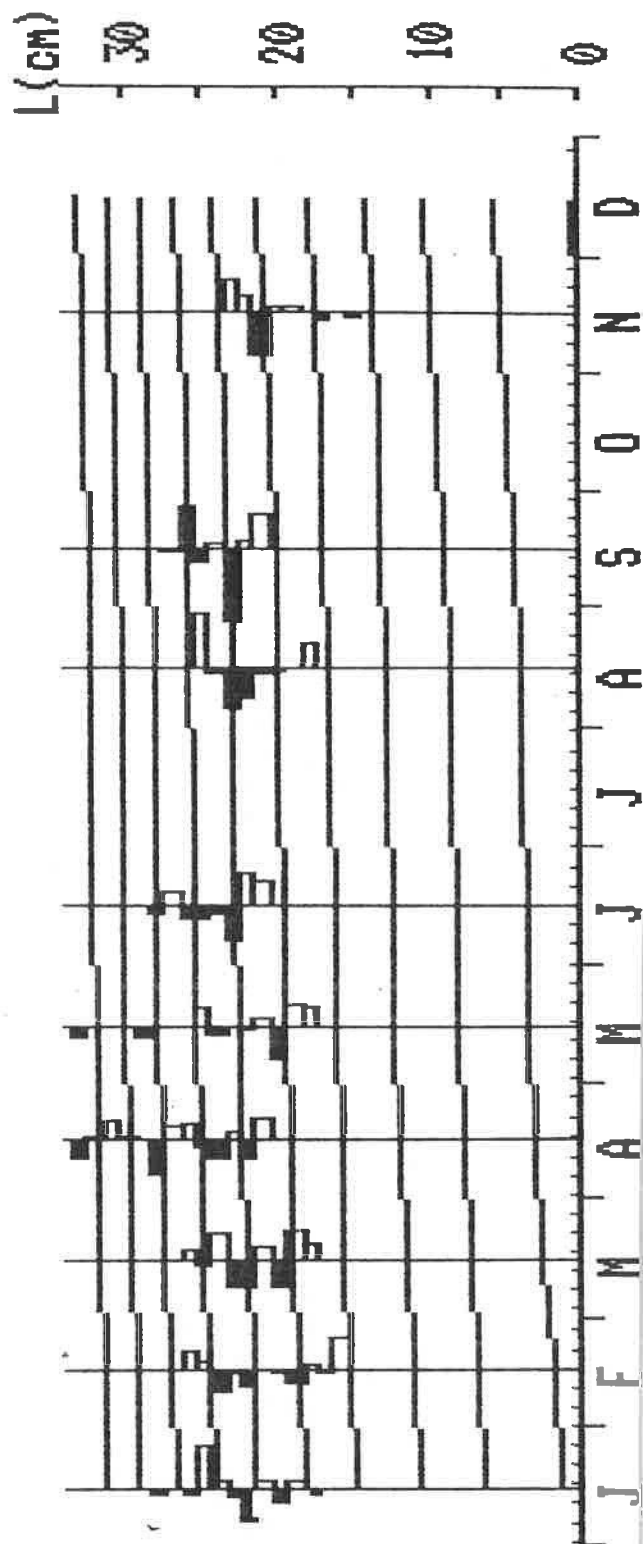


Figura 6.1.b Distribución reestructurada de frecuencia mensual de tallas (Programa ELEFAN). Las líneas indican las posibles curvas de crecimiento. 1952 y 55.

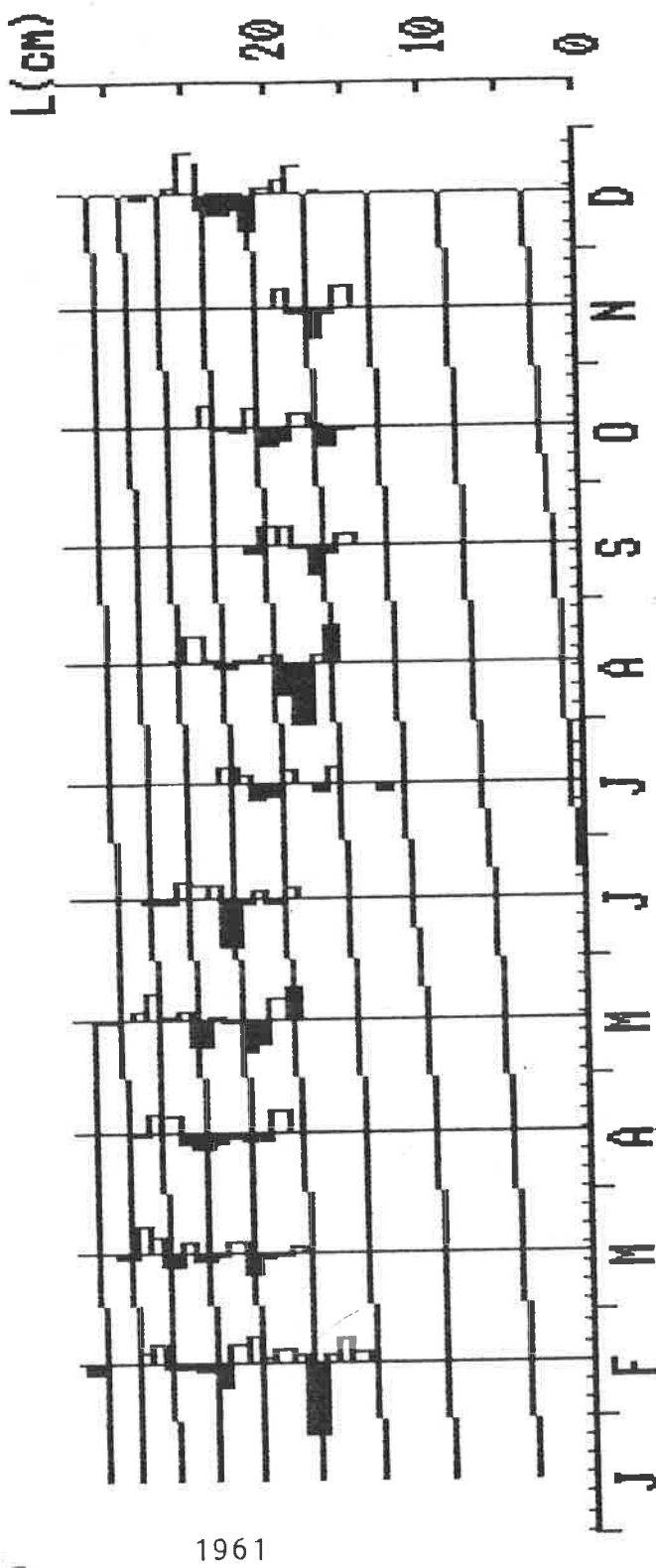


1957

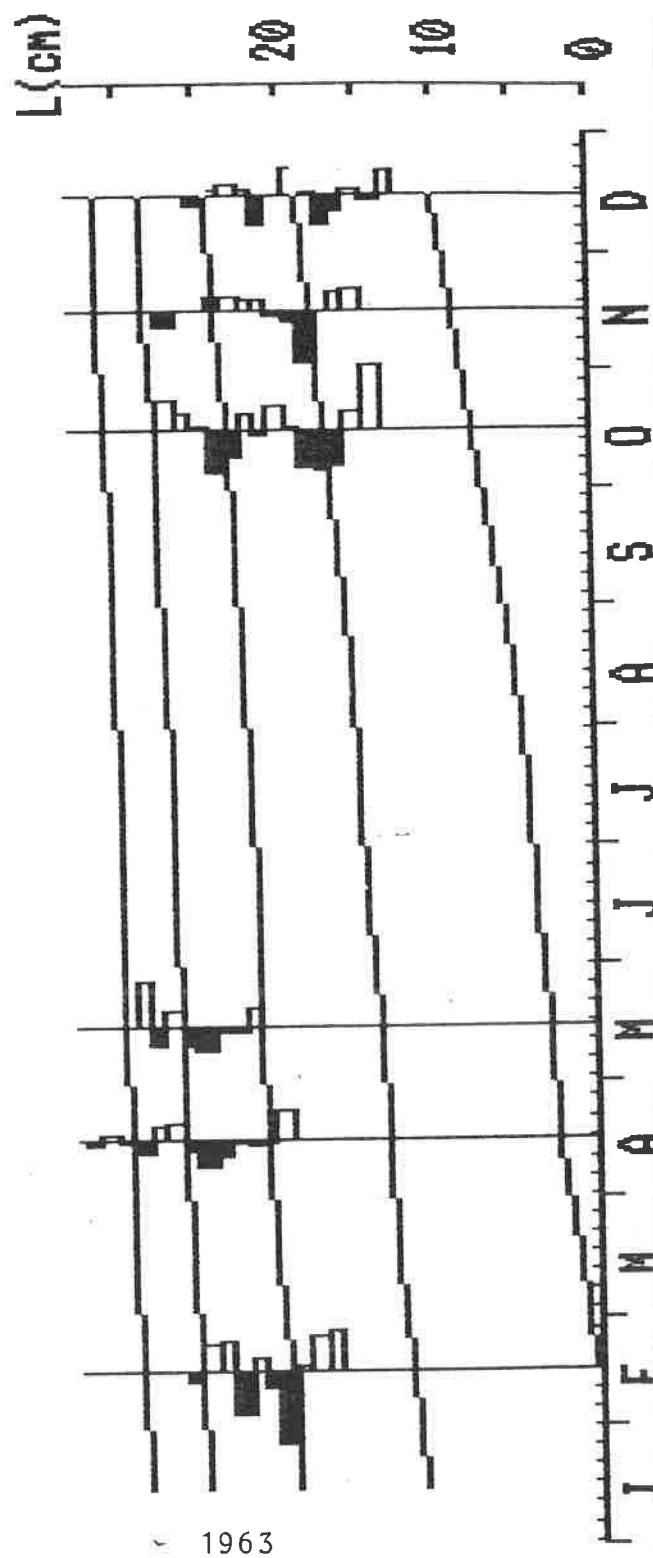


1958

Figura 6.1.c Distribución reestructurada de frecuencia mensual de tallas (Programa ELEFAN). Las líneas indican las posibles curvas de crecimiento. 1957 y 58.



1961



1963

Figura 6.1.d Distribución reestructurada de frecuencia mensual de talías (Programa ELEFAN). Las líneas indican las posibles curvas de crecimiento. 1961 y 63.

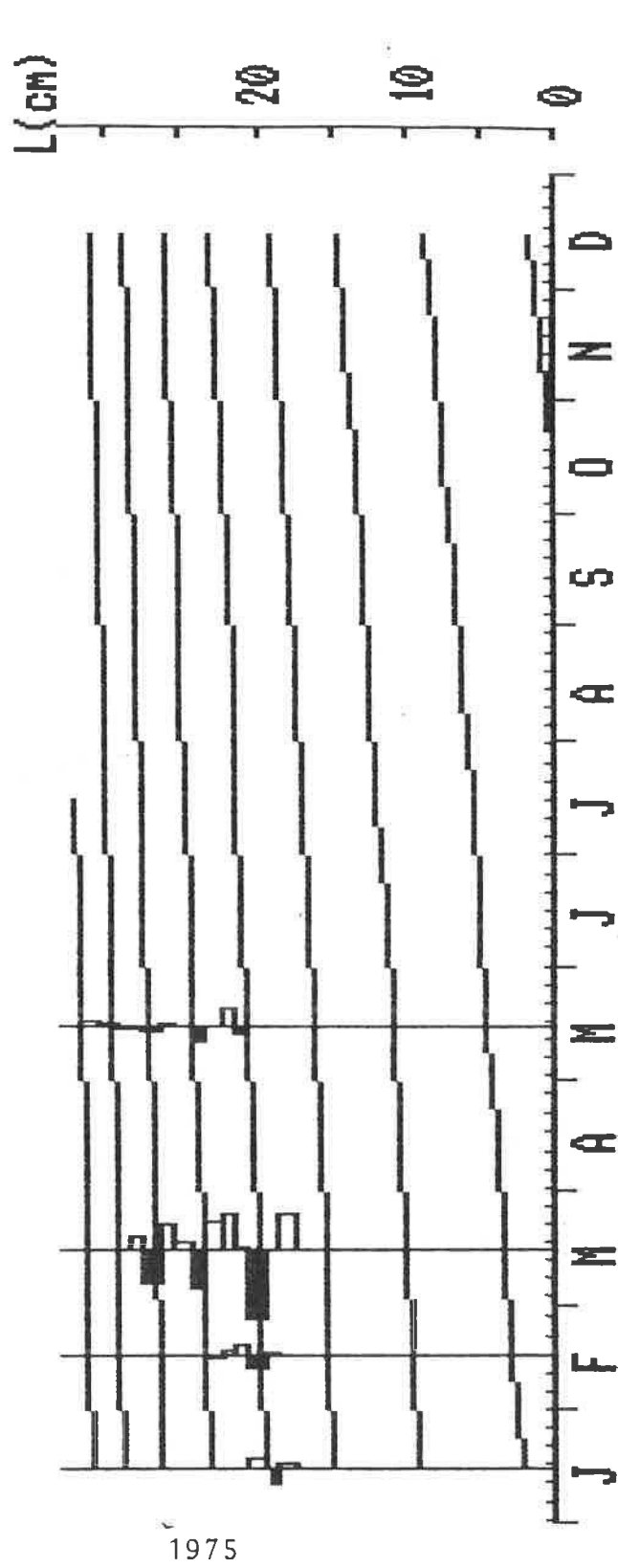
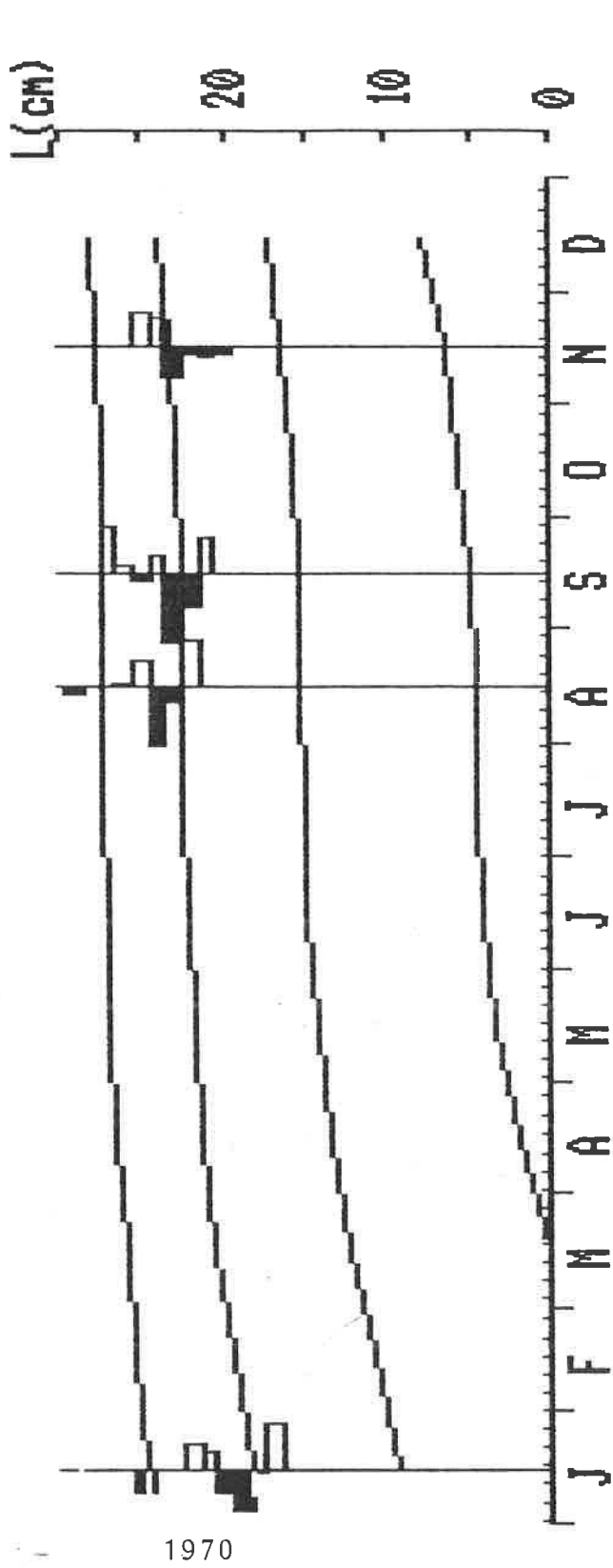


Figura 6.1.e Distribución reestructurada de frecuencia mensual de tallas (Programa ELEFAN). Las líneas indican las posibles curvas de crecimiento. 1970 y 75.

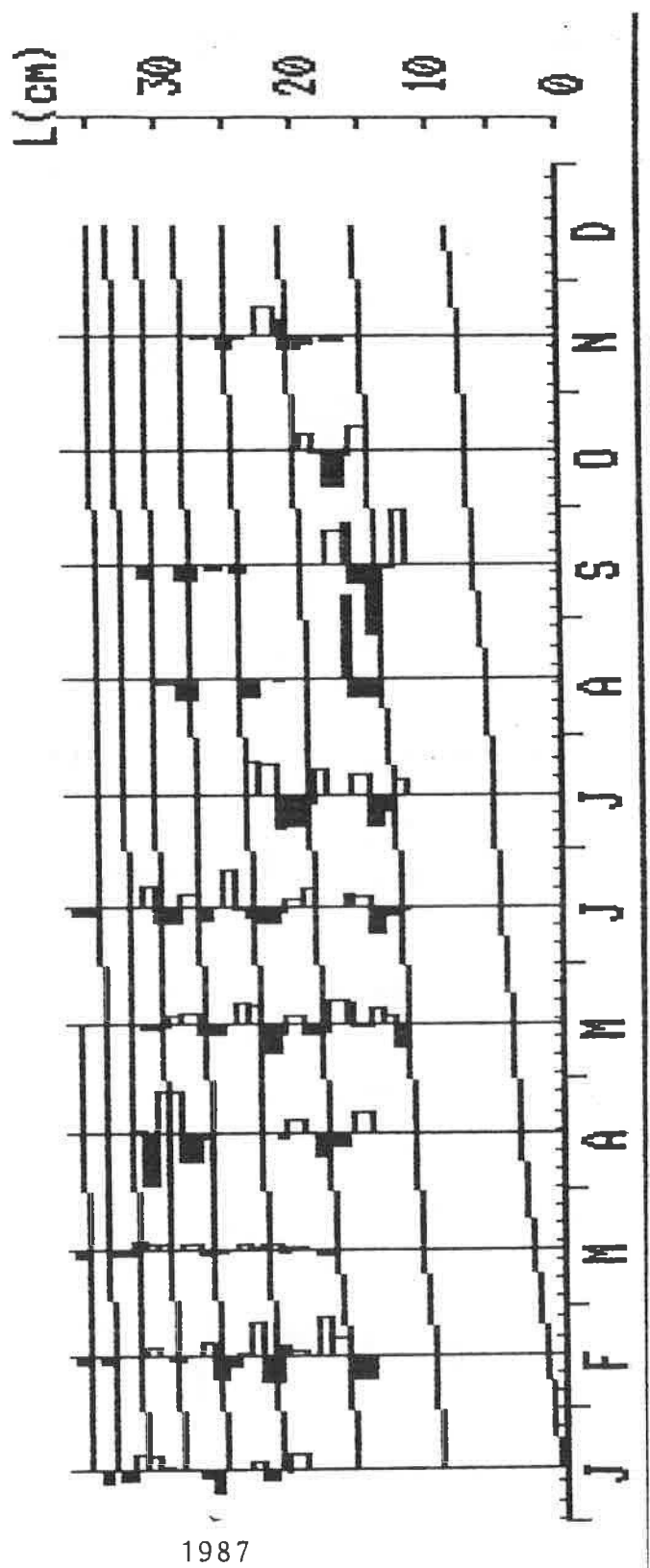
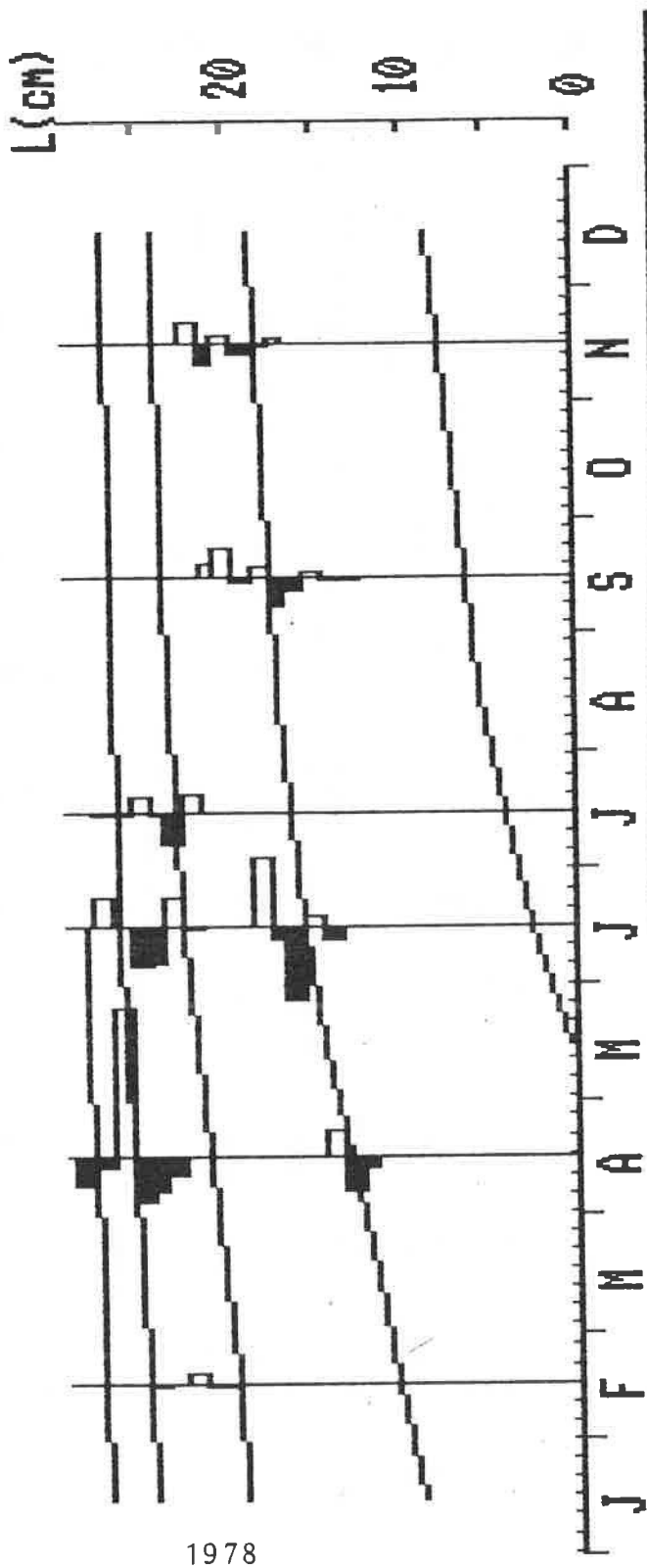


Figura 6.1.f Distribución reestructurada de frecuencia mensual de tallas (Programa ELEFAN). Las líneas indican las posibles curvas de crecimiento. 1978 y 87.

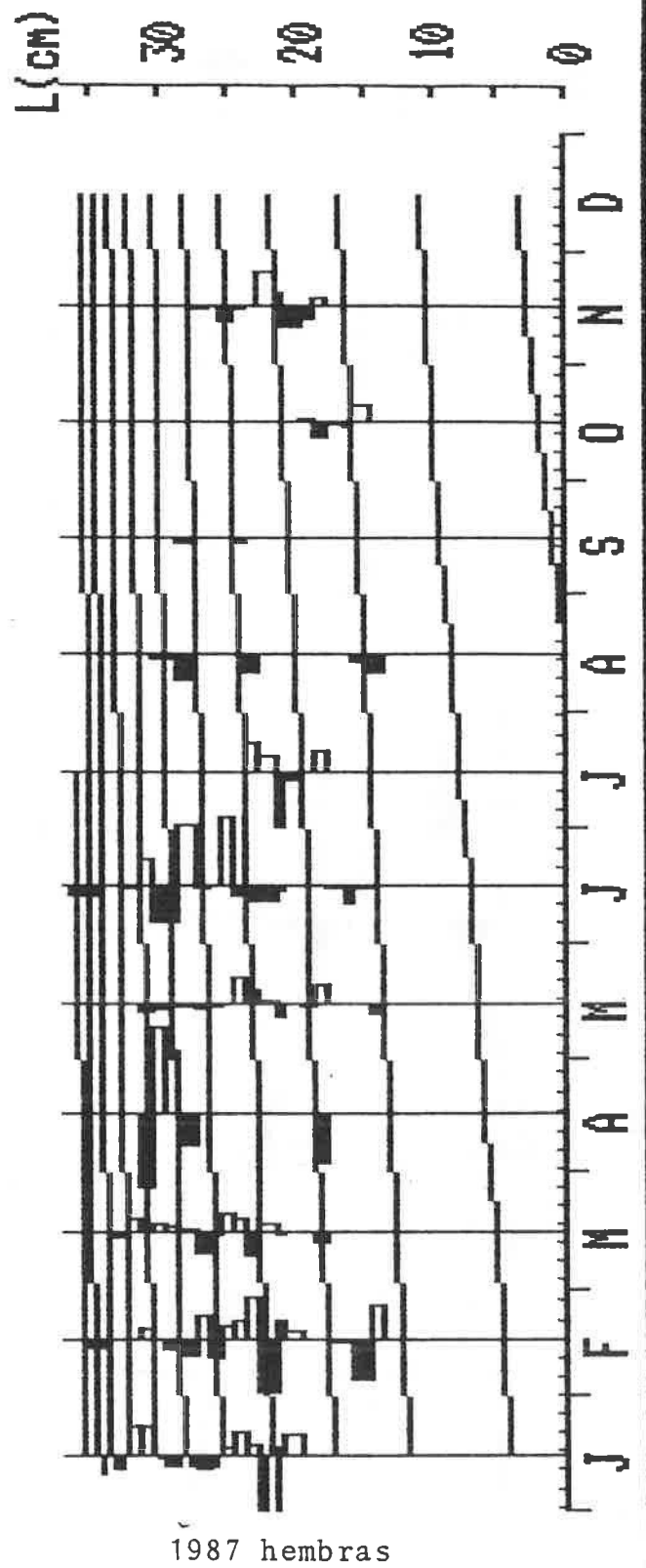
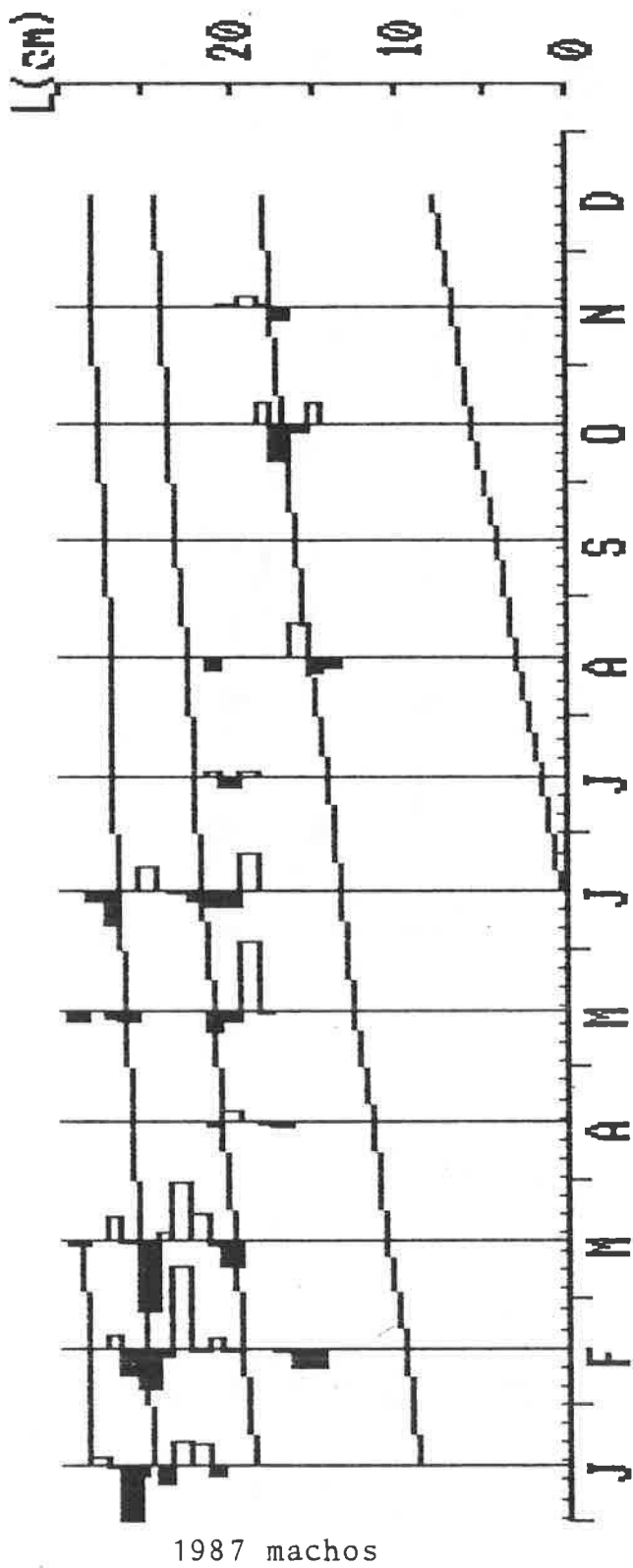


Figura 6.1.g Distribución reestructurada de frecuencia mensual de tallas (Programa ELEFAN). Las líneas indican las posibles curvas de crecimiento. 1987 machos y hembras.

41 cm de longitud asintótica, 0.195 de tasa de crecimiento, crecimiento estacional ($C = 0.1$), punto de menor crecimiento en invierno ($WP = 0.2$), longitud inicial (LI) 20 cm (ésta es la longitud por la que forzosamente debe pasar la curva y en el caso de la bacaladilla éste el promedio general de la talla media anual). Aún así el significado biológico de los parámetros no está claro y debe tomarse con reservas.

El uso de frecuencia de tallas para la determinación de los parámetros de crecimiento ha aumentado últimamente (Pauly 1987; Ebert 1987; Basson, Rosenberg y Bedington 1988; entre muchos otros). Sin embargo requiere de muestreos insesgados muchas veces imposibles de conseguir y algoritmos matemáticos complicados. Puede ser un método complementario al de la observación de partes duras más que alternativo. En realidad lo mejor sería estimar la edad por varios métodos y confrontarlos entre sí. Sólo después de haber obtenido un clave talla-edad altamente confiable podrá prescindirse de la lectura de escamas u otolitos.

CAPITULO 7 DETERMINACION DE LA EDAD POR LECTURA DE OTOLITOS

7.1 Validación del Método.

Como se ha dicho anteriormente, uno de los métodos para la determinación de la edad en teleósteos consiste en la lectura de otolitos y/o otras partes duras. El método presupone que la formación de bandas hialinas y opacas, alternativamente, es estacional y periódica. En las zonas templadas donde hay una marcada estacionalidad, esto suele ser cierto. Sin embargo, es requisito indispensable comprobar que esto es así para la especie y zona de estudio en particular (Beamish y Mcfarlane, 1983; Morales-Nin, 1987).

7.2 Variación intra-anual de la formación de las bandas de crecimiento

Una forma de validación consiste en la observación del borde que presentan los otolitos y comparar la frecuencia de ocurrencia relativa a lo largo de un año. En la Tabla 7.1 se presenta el porcentaje de otolitos con borde hialino y con borde oscuro durante el período de estudio. En la figura 7.1 se presenta el porcentaje de frecuencia relativa de otolitos con borde opaco y hialino en algunos años.

De lo anterior se deduce que el período de crecimiento lento, esto es, la formación de una banda hialina, tiene lugar entre octubre y febrero mientras que el crecimiento más activo es entre marzo y septiembre. Esto viene a corroborar lo señalado por Bas y Morales (1966) y Veron-Jane (1986) para esta especie en la costa catalana.

Los períodos de crecimiento están asociados a factores

Tabla 7.1 Número de otolitos con borde hialino (H) y opaco (O) en cada mes durante el periodo de estudio

AÑO	E		F		M		A		M		J	
	H	O	H	O	H	O	H	O	H	O	H	O
1952							25	75			6	40
1953											3	38
1954			63	5							22	31
1955			32	18	34	6					6	30
1956					5	32	0	16	1	51	0	13
1957	20	10	21	52	5	17	1	7	0	13	2	20
1958	12	1	18	2	5		10	15	0	17	1	10
1959												
1960			12	1								
1961			10	8	18	26	3	21	7	28	3	14
1962	50	2					9	24	3	5	7	24
1963			5	19			4	15	1	15		
1964	34	26	29	34	38	21	5	7	0	13	6	13
1965					35	6						
1966					25	9			2	5	3	35
1967	4	0			2	7			4	15	10	4
1968												
1972												
1973			18	13	18	13	3	17				
1974	224	7	152	32								
1976							4	33	1	29	4	25
1977	25	9	21	24			8	25			0	31
1978			4	1			65	35	70	30	75	35
1982*	100	0	90	10	10	0	5	25	3	63	2	68
1987	49	26	103	68	85	64						

* porcentajes (datos de Veron-Jane 1986)

J	A		S		D		N		D		TOTAL		
	H	O	H	O	H	O	H	O	H	O			
					94	16	47	3	55	0	45	4	264
		4	42				40	2					234
							39	1	61	0			210
							25	15					183
							25	11					72
							13	0	18	0	38	1	354
3	12	8	16	17	7				1	9			135
		3	15	1	8						12	0	105
1	17	7	3			5	7				14	0	27
2	19	3	21			4	9	9	5	16	0		226
2	8							12	2	18	0		166
						12	18	11	0	57	6		163
						7	16	23	8	19	2		358
0	21	7	29										62
				18	3								79
													46
													10
							3	7					163
		156	7										527
							62	3	230	16	134	0	415
													125
							35	10	49	1	27	3	345
0	50			5	34				31	0	46	4	101
0	20			10	2								508
85	15			100	0	85	15	90	10				684
0	33	0	8	17	8	30	0	18	7				

5562

Fig.7.1 Variación mensual del porcentaje de otolitos con borde opaco e hialino

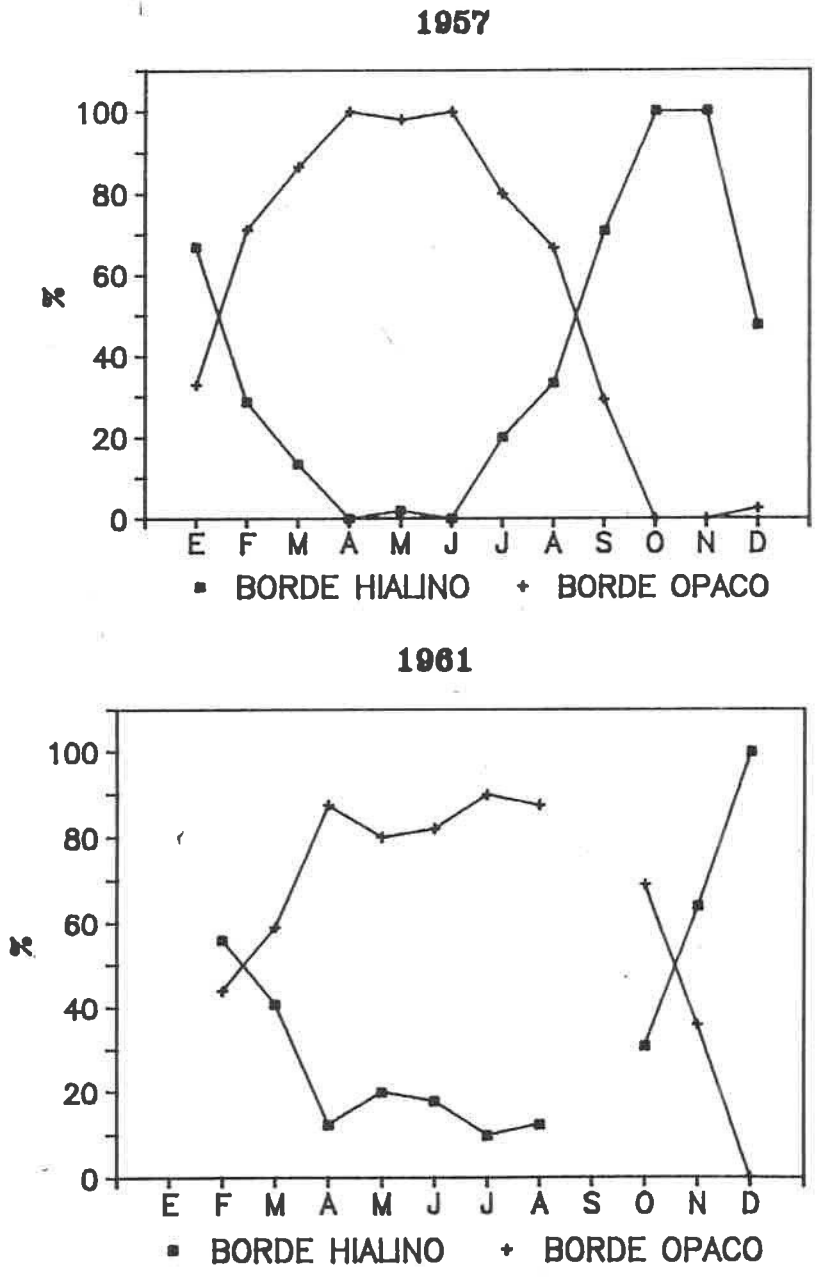
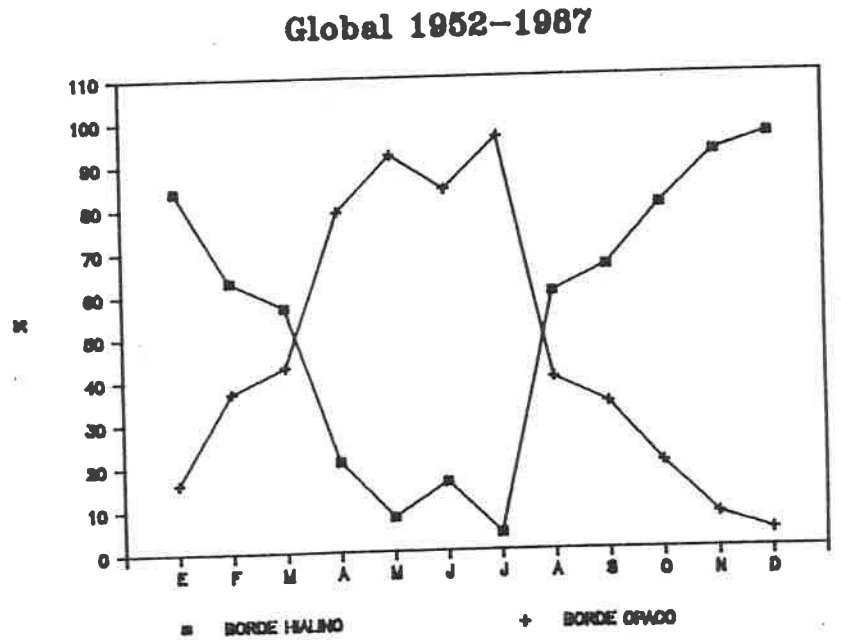
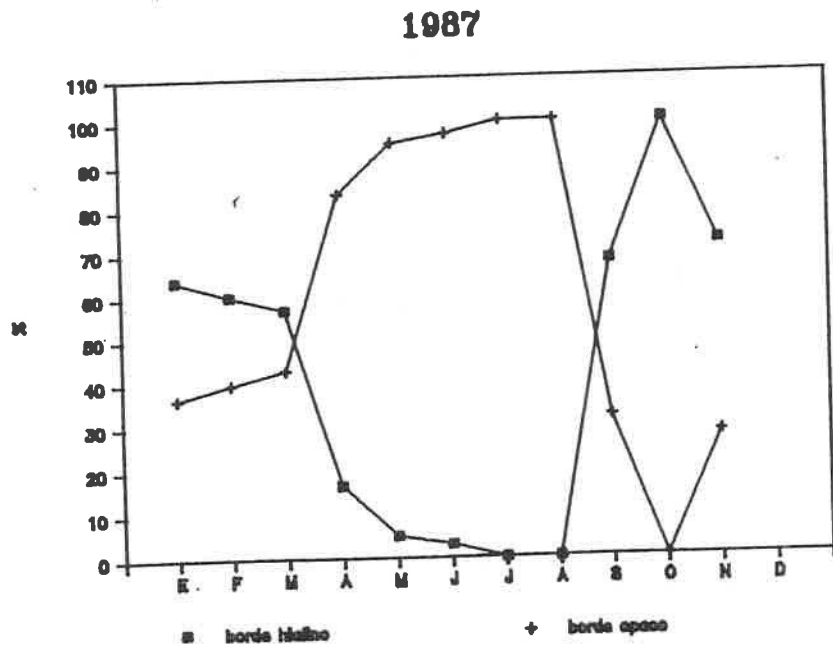
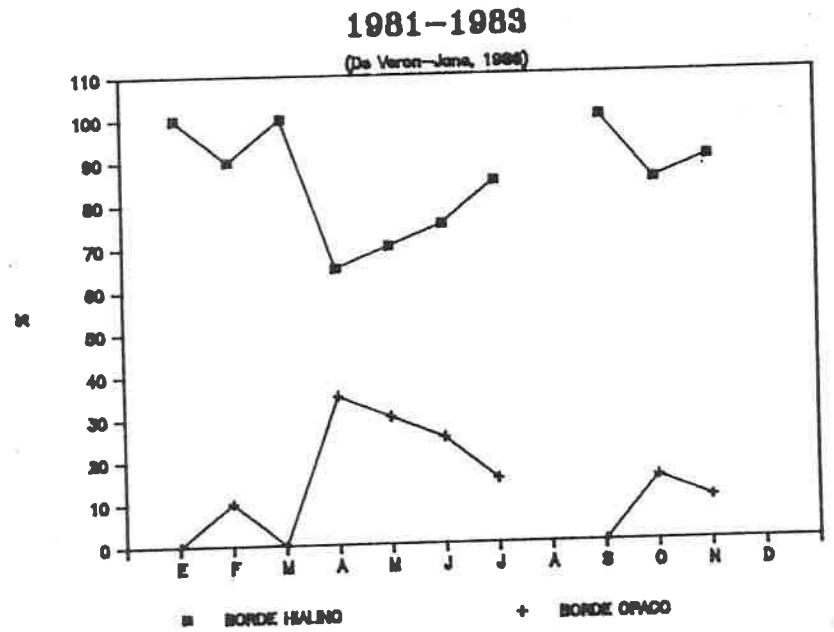
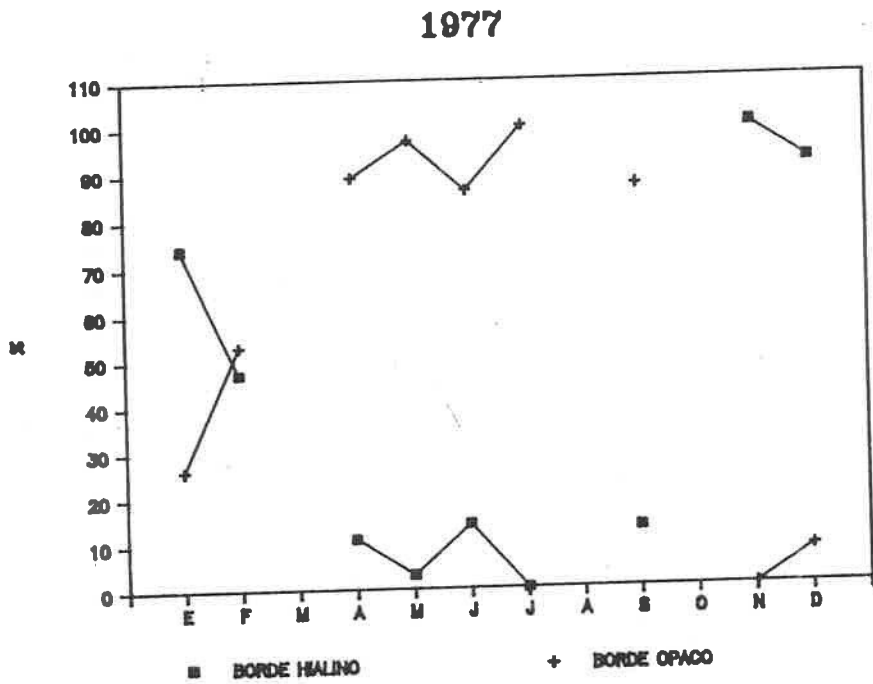


Fig. 7.1.b Variación mensual del porcentaje de otolitos con borde hialino y opaco



intrínsecos y extrínsecos al organismo. En esta especie la formación de la banda opaca coincide con la época de desove. En la Fig. 7.2 se presenta el porcentaje de otolitos con borde opaco y el índice de condición en 1987. Aquí se observa que las series están correlacionadas. El porcentaje de otolitos con borde opaco empieza a subir en febrero. El índice de condición empieza a subir poco después, pero ambos coinciden en los meses de verano. El período de crecimiento activo generalmente va asociado a condiciones favorables tales como abundante alimento y temperaturas adecuadas. En la fig. 7.3 se muestra como la temperatura va asociada al porcentaje de otolitos con borde opaco.

7.3 Comparación interanual del período de formación de las bandas de crecimiento.

Aún cuando en términos generales la formación de las bandas es claramente periódica, puede haber desfases entre un año y otro. En la figura 7.1 se aprecia que este proceso no ha sido igual en todos los años ni en la fecha ni en la intensidad con la que se manifiesta.

Para corroborar lo anterior se llevó a cabo un análisis de correlación cruzada. Se sumaron las observaciones de todos los años para determinar un "año tipo" contra el cual comparar. Se escogieron los años de 1957, 64 y 87 por ser los mejor representados.

La Tabla 7.2 muestra que las series están correlacionadas. En 1964 y 1987 la época de formación de las bandas puede considerarse normal (el valor del coeficiente de correlación más alto se presenta sin desfase). En 1957 la correlación más alta se

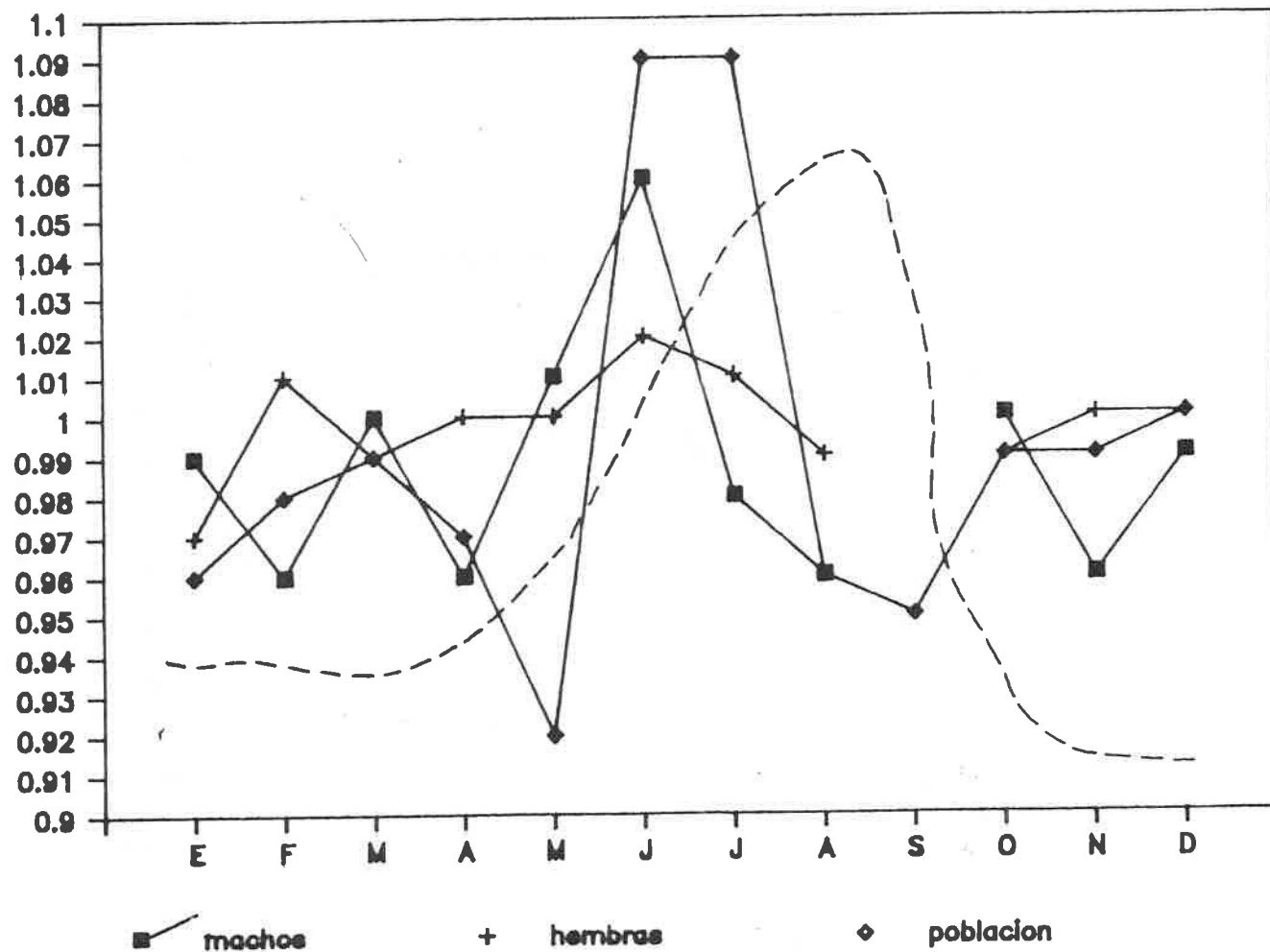


Fig.7.2 Relación entre el porcentaje de otolitos con borde opaco (línea continua) y el índice de condición

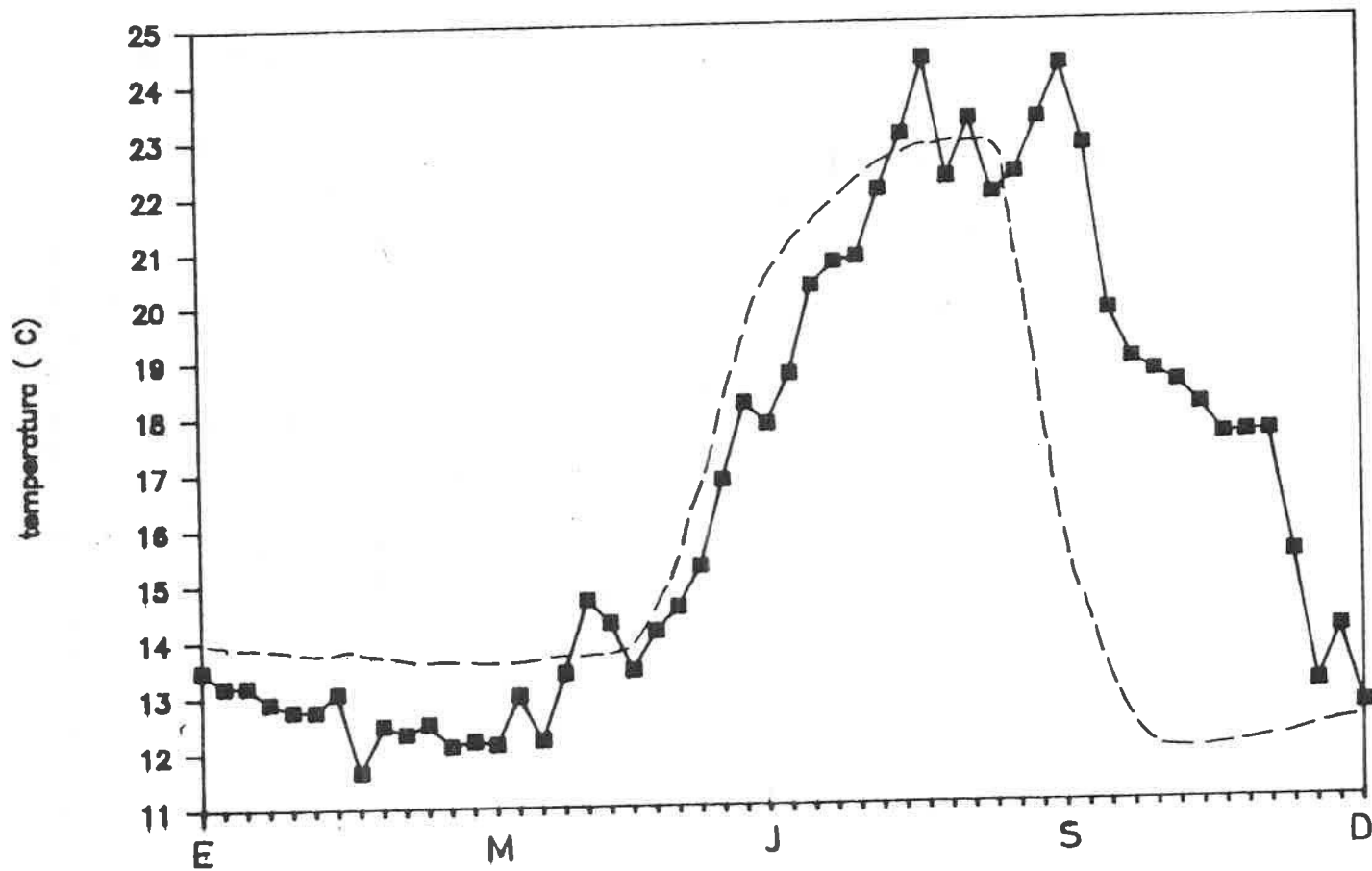


Fig.7.3 Relación entre la variación mensual del porcentaje de otolitos con borde opaco (línea punteada) y la temperatura del mar

da un mes después. Es decir, el borde opaco empezó a formarse antes de lo habitual. Este año ha sido caracterizado como muy productivo (Margalef 1968). El período de crecimiento activo pudo haberse adelantado debido a esta alta productividad. Esta puede ser una evidencia de la influencia que puede tener el ambiente sobre el crecimiento del pez. Estos efectos quedan "grabados" en el otolito del pez y pueden ser reconocidos mediante la observación de las estructuras del otolito. Este punto se trata más extensamente en los capítulos 11 y 12.

Tabla 7.2. Coeficiente de correlación cruzada (r) del porcentaje de otolitos con borde hialino de varios años y el total para todo el período (1952-1987).

Desfase (en meses)	años		
	1957	1964	1987
-5	-0.57	-0.34	-0.58
-4	-0.59	-0.10	-0.37
-3	-0.32	0.37	-0.09
-2	0.07	0.57	0.39
-1	0.46	0.70	0.77
0	0.79	0.73	0.83
1	0.87	0.13	0.59
2	0.60	-0.13	0.24
3	0.18	-0.45	-0.24
4	-0.16	-0.51	-0.57
5	-0.33	-0.37	-0.47

CAPITULO 8 ESTRUCTURA DE EDADES DE LA POBLACION

Una vez que se demostró la validez del método, puede determinarse la edad del ejemplar mediante la observación y conteo de las zonas de crecimiento. Para ello debe tenerse en cuenta la fecha de captura, el pico máximo de desove y el tipo de banda que presenta el borde del otolito (ICSEAF, 1983). En el hemisferio Norte, convencionalmente se ha fijado el 1 de enero como fecha de nacimiento para las especies demersales que realizan la puesta entre enero y abril. Esto coincide bastante bien con la bacaladilla del Mediterráneo Occidental, cuya freza tiene lugar durante esos meses, con un pico máximo en febrero (Bas y Morales, 1966; Macpherson, 1975; 1978; Lucena y García, 1981; Palomera *et al.*, 1983). Orsi Rellini y Peirano (1983) proponen el 1 de febrero como fecha de nacimiento de esta especie en esta zona para fines de determinación de la clase anual a la que pertenece el individuo.

En cuanto a la fecha de captura, se establece que los otolitos con borde opaco de ejemplares capturados entre los meses de febrero y agosto, se asignan a un grupo de edad igual al correspondiente por el número de anillos opacos anuales que presentan.

En este trabajo se contaron los anillos hialinos anuales y según la fecha de captura se determinaba la edad. Por ejemplo, si presentaba un anillo anual y la fecha de captura estaba entre septiembre y diciembre, se asignaba al grupo de edad 0. Se sabe que la freza tiene lugar en febrero y era altamente probable que se tratara de los individuos nacidos en ese año. Si tenía dos bandas hialinas pero era capturado en esas fechas se asignaba al grupo I (aunque de hecho ya tenía un año y medio) y así

sucesivamente.

Bajo las consideraciones anteriores y una vez asignados a los grupos anuales correspondientes, se elaboraron las claves talla-edad que se presentan a continuación.

8.1 La Clave Talla-Edad

La clave Talla-Edad es la herramienta básica para los estudios de crecimiento y de la dinámica de poblaciones. De ahí que de su cuidadosa elaboración dependan todas las conclusiones que posteriormente se obtengan. El hecho de contar con lecturas de otolitos de una serie tan larga hechas bajo el mismo criterio puede ayudar a obtener parámetros más precisos.

8.1.1. Anual

En las Tablas 8.1 a-g se presentan las claves talla-edad con el número de otolitos leídos (n), la talla media por edad con su desviación típica (sd) y el coeficiente de variación (sd/med). Salvo 1969, 1970, 1971, 1974, 1975, 1979 y 1980, la serie cubre el período comprendido entre 1952 y 1983, para luego continuar en 1987. No todos los años tienen las mismas clases anuales representadas sino que las de edad 0 y 5 son menos frecuentes.

En cuanto a los organismos de tallas menores de 17 cm (edad 0), es posible que se trate de una falta de reclutamiento tanto a la zona de pesca como al arte (ver capítulo 5). Como ya se dijo antes, la migración al fondo empieza en mayo (11-14 cm de talla) por lo que obviamente no aparecen hasta la segunda mitad del año. Los juveniles generalmente están más dispersos y a menos profundidad. En cuanto al arte, los más pequeños teóricamente no deberían ser pescados. En realidad lo que ocurre es que se

talla	1952			
	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4
12	0	0	0	0
13	0	0	0	0
14	1	0	0	0
15	6	0	0	0
16	14	0	0	0
17	19	0	0	0
18	24	1	0	0
19	40	1	0	0
20	50	1	0	0
21	33	3	0	0
22	18	2	0	0
23	1	9	2	0
24	0	6	4	0
25	0	11	1	0
26	0	2	9	0
27	0	0	4	0
28	0	0	0	0
29	0	0	0	0
30	0	0	0	0
31	0	0	0	0
32	0	0	0	0
33	0	0	0	1
34	0	0	0	0
35	0	0	0	0
36	0	0	0	0
n	206	36	20	1
media	19.6	23.7	25.8	33.1
sd	1.8	1.3	1.4	0.8
coef var	0.09	0.08	0.05	0.00

talla	1953				
	edad 0	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4
12	9	0	0	0	0
13	5	0	0	0	0
14	4	0	0	0	0
15	3	0	0	0	0
16	0	0	0	0	0
17	0	0	0	0	0
18	0	0	0	0	0
19	0	2	3	0	0
20	0	5	7	0	0
21	0	3	7	1	0
22	0	0	13	1	0
23	0	0	13	3	0
24	0	0	18	13	0
25	0	0	28	9	0
26	0	0	6	5	0
27	0	0	1	0	0
28	0	0	0	0	0
29	0	0	0	0	1
30	0	0	0	0	1
31	0	0	0	0	0
32	0	0	0	0	0
33	0	0	0	0	0
34	0	0	0	0	0
35	0	0	0	0	0
36	0	0	0	0	0
n	21	18	96	40	2
media	13.3	21.4	23.8	25.3	30.1
sd	1.1	1.1	1.8	1.5	0.3
coef var	0.08	0.05	0.08	0.06	0.01

talla	1954		
	edad 1	edad 2	edad 3
12	0	0	0
13	0	0	0
14	0	0	0
15	9	0	0
16	18	0	0
17	11	4	0
18	14	1	0
19	10	3	0
20	12	16	0
21	9	15	0
22	3	28	0
23	1	33	0
24	0	14	0
25	0	1	0
26	0	3	2
27	0	0	1
28	0	0	0
29	0	0	1
30	0	0	0
31	0	0	0
32	0	0	0
33	0	0	0
34	0	0	0
35	0	0	0
36	0	0	0
n	95	118	4
media	18.5	22.4	27.4
sd	2.0	1.8	1.3
coef var	0.11	0.08	0.05

talla	1955			
	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4
12	0	0	0	0
13	0	0	0	0
14	0	0	0	0
15	0	0	0	0
16	0	0	0	0
17	0	0	0	0
18	0	0	0	0
19	2	3	0	0
20	2	3	3	0
21	2	9	1	0
22	6	24	6	0
23	5	42	6	0
24	0	4	19	0
25	0	1	15	0
26	0	0	10	0
27	0	0	4	1
28	0	0	0	0
29	0	0	0	2
30	0	0	0	0
31	0	0	0	0
32	0	0	0	0
33	0	0	0	0
34	0	0	0	0
35	0	0	0	0
36	0	0	0	0
n	17	86	64	3
media	21.9	22.8	24.5	28.8
sd	1.1	1.1	1.7	0.7
coef var	0.05	0.05	0.07	0.02

Tabla 8.1 a. Clave talla-edad anual

1956							1957						
talla	edad 0	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4		talla	edad 0	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4	
12	0	0	0	0	0		12	0	0	0	0	0	
13	0	0	0	0	0		13	7	0	0	0	0	
14	1	0	0	0	0		14	13	5	0	0	0	
15	0	0	0	0	0		15	4	10	0	0	0	
16	1	0	0	0	0		16	2	17	0	0	0	
17	3	0	0	0	0		17	2	34	0	0	0	
18	0	0	0	0	0		18	0	32	5	0	0	
19	0	4	0	0	0		19	0	29	9	0	0	
20	0	3	0	0	0		20	0	18	8	0	0	
21	0	2	7	0	0		21	0	12	7	0	0	
22	0	0	7	12	0		22	0	5	13	1	0	
23	0	0	3	7	0		23	0	2	0	1	0	
24	0	0	3	10	1		24	0	0	10	3	0	
25	0	0	2	7	0		25	0	0	0	6	0	
26	0	0	0	1	1		26	0	0	3	1	0	
27	0	0	0	0	1		27	0	0	0	3	3	
28	0	0	0	0	1		28	0	0	0	0	2	
29	0	0	0	0	4		29	0	0	0	0	1	
30	0	0	0	0	0		30	0	0	0	0	0	
31	0	0	0	0	0		31	0	0	0	0	0	
32	0	0	0	0	0		32	0	0	0	0	1	
33	0	0	0	0	0		33	0	0	0	0	0	
34	0	0	0	0	0		34	0	0	0	0	0	
35	0	0	0	0	0		35	0	0	0	0	0	
36	0	0	0	0	0		36	0	0	0	0	0	
n	5	9	22	37	8		n	28	172	71	15	7	
media	16.6	20.2	22.8	23.8	27.9		media	14.7	18.3	22.3	25.3	28.5	
sd	1.3	0.8	1.2	1.2	1.7		sd	1.1	2.0	2.2	1.4	1.7	
coef var	0.08	0.04	0.05	0.05	0.06		coef var	0.07	0.11	0.10	0.05	0.06	

1958							1959						
talla	edad 0	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4	edad 5	talla	edad 0	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4	edad 5
12	0	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0
13	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0
14	0	0	0	0	0	0	14	0	0	0	0	0	0
15	1	1	0	0	0	0	15	0	0	0	0	0	0
16	2	1	0	0	0	0	16	0	0	0	0	0	0
17	1	3	0	0	0	0	17	2	5	0	0	0	0
18	2	6	3	0	0	0	18	0	11	3	0	0	0
19	0	4	3	0	0	0	19	0	14	4	1	0	0
20	0	4	14	0	0	0	20	0	14	10	0	0	0
21	0	2	13	0	0	0	21	0	13	19	0	0	0
22	0	1	10	0	0	0	22	0	4	17	0	0	0
23	0	0	10	1	0	0	23	0	0	10	2	0	0
24	0	0	3	6	0	0	24	0	0	6	6	1	0
25	0	0	7	3	0	0	25	0	0	3	0	0	0
26	0	0	3	2	0	0	26	0	0	0	4	0	0
27	0	0	0	1	1	0	27	0	0	0	3	1	0
28	0	0	0	1	1	0	28	0	0	0	0	2	0
29	0	0	0	0	0	1	29	0	0	0	0	0	0
30	0	0	0	0	0	0	30	0	0	0	0	0	1
31	0	0	0	0	0	0	31	0	0	0	0	0	1
32	0	0	0	0	0	0	32	0	0	0	0	0	0
33	0	0	0	0	0	0	33	0	0	0	0	0	0
34	0	0	0	0	0	0	34	0	0	0	0	0	0
35	0	0	0	0	0	0	35	0	0	0	0	0	0
36	0	0	0	0	0	0	36	0	0	0	0	0	0
n	6	22	82	14	2	1	n	2	61	80	24	4	2
media	16.8	18.7	22.3	25.2	27.8	29.0	media	17.0	19.9	22.1	25.2	27.3	30.5
sd	1.2	1.6	1.8	1.1	0.8	0.8	sd	0.0	1.4	1.7	1.6	1.6	0.5
coef var	0.07	0.08	0.08	0.05	0.03	0	coef var	0.00	0.07	0.08	0.07	0.06	0.02

Tabla 8.1.b Clave Talla-edad anual

1960					1961						
talla	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4	talla	edad 0	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4	edad 5
12	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0
13	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0
14	0	0	0	0	14	0	0	0	0	0	0
15	3	0	0	0	15	0	1	0	0	0	0
16	4	0	0	0	16	2	3	0	0	0	0
17	4	0	0	0	17	0	12	1	0	0	0
18	2	0	0	0	18	0	20	0	0	0	0
19	1	2	0	0	19	0	8	8	0	0	0
20	0	0	0	0	20	0	9	7	0	0	0
21	2	5	0	0	21	0	4	16	0	0	0
22	2	10	0	0	22	0	5	18	6	0	0
23	0	15	1	0	23	0	3	16	5	0	0
24	0	3	10	0	24	0	0	9	8	2	0
25	0	1	5	0	25	0	0	5	7	0	0
26	0	0	1	1	26	0	0	0	9	2	0
27	0	0	0	1	27	0	0	0	4	1	0
28	0	0	0	0	28	0	0	0	1	2	2
29	0	0	0	0	29	0	0	0	0	2	0
30	0	0	0	0	30	0	0	0	0	1	1
31	0	0	0	0	31	0	0	0	0	0	0
32	0	0	0	0	32	0	0	0	0	0	1
33	0	0	0	0	33	0	0	0	0	0	0
34	0	0	0	0	34	0	0	0	0	0	0
35	0	0	0	0	35	0	0	0	0	0	0
36	0	0	0	0	36	0	0	0	0	0	0
n	10	36	17	2	n	2	65	80	40	10	4
media	18.0	22.8	24.8	26.6	media	16.3	19.2	22.3	25.0	27.5	29.8
sd	2.3	1.2	0.7	0.5	sd	0.8	1.8	1.7	1.7	1.8	1.6
coef var	0.13	0.05	0.03	0.02	coef var	0.08	0.09	0.08	0.07	0.07	0.05

1962							1963			
talla	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4	edad 5	edad 6	talla	edad 1	edad 2	edad 3
12	0	0	0	0	0	0	12	0	0	0
13	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0
14	2	0	0	0	0	0	14	2	0	0
15	8	0	0	0	0	0	15	3	0	0
16	20	0	0	0	0	0	16	7	0	0
17	14	2	0	0	0	0	17	7	0	0
18	8	2	0	0	0	0	18	6	0	0
19	7	2	0	0	0	0	19	4	2	0
20	5	4	0	0	0	0	20	3	3	0
21	7	7	1	0	0	0	21	3	2	0
22	4	12	0	0	0	0	22	0	2	0
23	0	11	0	0	0	0	23	0	3	0
24	0	1	2	0	0	0	24	0	2	0
25	0	3	0	2	0	0	25	0	0	2
26	0	0	0	0	0	0	26	0	0	2
27	0	0	0	0	0	0	27	0	0	0
28	0	0	0	0	0	0	28	0	0	0
29	0	0	0	0	0	0	29	0	0	0
30	0	0	0	0	0	0	30	0	0	0
31	0	0	0	0	2	0	31	0	0	0
32	0	0	0	0	0	0	32	0	0	0
33	0	0	0	0	3	0	33	0	0	0
34	0	0	0	0	0	1	34	0	0	0
35	0	0	0	0	0	0	35	0	0	0
36	0	0	0	0	0	0	36	0	0	0
n	75	44	3	2	5	1	n	35	14	4
media	18.0	22.1	23.3	25.2	32.5	34.3	media	17.9	21.6	26.1
sd	2.2	2.0	1.4	0.1	1.0	0.0	sd	1.8	1.7	0.8
coef var	0.12	0.09	0.06	0.01	0.03	0.00	coef var	0.10	0.08	0.03

Tabla 8.1.c Clave talla-edad anual

1964						1965				
talla	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4	edad 5	talla	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4
12	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0
13	2	0	0	0	0	13	0	0	0	0
14	3	0	0	0	0	14	0	0	0	0
15	6	0	0	0	0	15	0	0	0	0
16	9	0	0	0	0	16	0	0	0	0
17	12	2	0	0	0	17	1	0	0	0
18	3	16	0	0	0	18	0	0	0	0
19	2	14	0	0	0	19	0	1	0	0
20	2	20	0	0	0	20	0	4	0	0
21	1	24	2	0	0	21	0	6	2	0
22	1	15	0	0	0	22	0	13	2	0
23	0	8	2	0	0	23	0	14	2	0
24	0	9	5	0	0	24	0	5	3	0
25	0	10	2	0	0	25	0	1	3	0
26	0	7	7	0	0	26	0	0	2	0
27	0	8	2	1	0	27	0	0	1	0
28	0	5	6	0	1	28	0	0	1	0
29	0	0	6	5	0	29	0	0	0	3
30	0	0	0	4	1	30	0	0	0	0
31	0	0	0	1	0	31	0	0	0	0
32	0	0	0	0	0	32	0	0	0	0
33	0	0	0	0	0	33	0	0	0	0
34	0	0	0	0	1	34	0	0	0	0
35	0	0	0	0	0	35	0	0	0	0
36	0	0	0	0	0	36	0	0	0	0
n	41	138	32	11	3	n	1	44	16	3
media	16.8	21.9	26.4	29.7	31.0	media	17.0	22.2	24.1	29.0
sd	2.0	2.9	2.3	0.9	2.5	sd	0.0	1.3	2.0	0.0
coef var	0.12	0.13	0.09	0.03	0.08	coef var	0.00	0.06	0.08	0.00

1966					1967					
talla	edad 2	edad 3	edad 4	edad 5	talla	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4	edad 5
12	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0
13	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0
14	0	0	0	0	14	0	0	0	0	0
15	0	0	0	0	15	0	0	0	0	0
16	0	0	0	0	16	0	0	0	0	0
17	0	0	0	0	17	0	0	0	0	0
18	0	0	0	0	18	0	0	0	0	0
19	0	0	0	0	19	2	0	0	0	0
20	0	0	0	0	20	1	0	0	0	0
21	2	0	0	0	21	0	0	0	0	0
22	6	0	0	0	22	0	4	0	0	0
23	4	1	0	0	23	0	1	2	0	0
24	3	3	0	0	24	0	2	3	0	0
25	3	3	0	0	25	0	1	1	2	0
26	2	3	0	0	26	0	0	4	3	0
27	2	4	0	0	27	0	0	4	0	0
28	0	5	0	0	28	0	0	0	4	0
29	0	3	2	0	29	0	0	0	0	0
30	0	0	2	0	30	0	0	0	1	1
31	0	0	3	0	31	0	0	0	0	2
32	0	0	1	0	32	0	0	0	0	3
33	0	0	0	1	33	0	0	0	0	1
34	0	0	0	0	34	0	0	0	0	0
35	0	0	0	0	35	0	0	0	0	0
36	0	0	0	0	36	0	0	0	0	1
n	22	22	8	1	n	3	8	14	10	8
media	23.6	26.5	30.6	33.0	media	19.5	23.1	25.4	27.2	32.3
sd	1.8	1.8	1.0	0.0	sd	0.7	1.1	1.5	1.6	1.6
coef var	0.08	0.07	0.03	0.00	coef var	0.04	0.05	0.06	0.06	0.05

Tabla 8.1.d Clave talla-edad anual

descartan en altamar y por tanto no aparecen en los muestreos de desembarque hechos en lonja. Es importante apuntar también que la presencia de estas tallas pequeñas dependerá de la fuerza de la clase anual: fuertes reclutamientos provocaran tal abundancia que aparecieran en las capturas y viceversa.

Por lo que toca a los organismos de mayor edad (tallas grandes), su ausencia obedece más que nada a la estrategia de pesca con la que se captura esta especie. Toda es por arrastre en la plataforma y parte superior del talud. Se ha demostrado una correlación positiva entre la profundidad de captura y la talla del organismo (Maurin, 1960; Sahrage, 1977; Pawson et al., 1978; Crespo et al., 1981; Veron-Jane, 1986, entre muchos otros) y por tanto no son muy susceptibles de ser pescados con la estrategia empleada. Cabe señalar, sin embargo, que en pescas realizadas a grandes profundidades (>800 m) tampoco han aparecidos ejemplares más grandes (D.Lloris, comunicación personal). En el Mediterráneo Occidental la talla máxima encontrada han sido de 41 cm (Orsi Rellini y Peirano, 1983; este estudio).

El resto de las clases anuales (I-IV) puede considerarse bien representado, si bien es desigual en los diferentes años; en 1954 y 1963 sólo se encontraron organismos de las clases I, II y III, mientras que en otros había hasta 6 clases anuales (1958, 1959, 1961, 1962, 1977, 1981, 1982 y 1987). El número de otolitos disponibles cada año tampoco es uniforme pues mientras para 1968 sólo se dispuso de 38 en 1987 se leyeron 965. Este desigual muestreo constituye un factor de sesgo considerable sobretodo para fines de análisis estadísticos como se verá más adelante.

En la figura 8.1 se muestran las tallas medias por años para los grupos de edad I, II y III a lo largo de toda la serie.

1968						1972					
talla	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4	edad 5	talla	edad 0	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4
12	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0
13	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0
14	0	0	0	0	0	14	2	0	0	0	0
15	0	0	0	0	0	15	1	0	0	0	0
16	1	0	0	0	0	16	0	0	0	0	0
17	1	0	0	0	0	17	0	24	0	0	0
18	0	1	0	0	0	18	0	18	0	0	0
19	0	1	0	0	0	19	0	3	1	0	0
20	0	1	0	0	0	20	0	0	2	0	0
21	0	2	1	0	0	21	0	1	1	0	0
22	0	1	2	0	0	22	0	0	2	0	0
23	0	1	1	1	0	23	0	0	1	1	0
24	0	0	3	0	0	24	0	0	2	0	0
25	0	0	1	1	0	25	0	0	1	1	0
26	0	0	0	3	0	26	0	0	0	3	0
27	0	0	0	3	1	27	0	0	0	2	1
28	0	0	0	3	1	28	0	0	0	3	1
29	0	0	0	1	2	29	0	0	0	1	2
30	0	0	0	1	0	30	0	0	0	1	0
31	0	0	0	0	2	31	0	0	0	0	2
32	0	0	0	0	0	32	0	0	0	0	0
33	0	0	0	0	0	33	0	0	0	0	0
34	0	0	0	0	0	34	0	0	0	0	0
35	0	0	0	0	0	35	0	0	0	0	0
36	0	0	0	0	0	36	0	0	0	0	0
n	2	7	8	13	6	n	3	46	10	12	6
media	16.5	20.6	23.1	26.9	29.2	media	14.5	17.9	22.1	26.9	29.2
sd	0.5	1.6	1.3	1.7	1.5	sd	0.4	0.8	1.8	1.8	1.5
coef var	0.03	0.08	0.05	0.06	0.05	coef var	0.03	0.04	0.08	0.07	0.05

1973					1976				
talla	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4	talla	edad 0	edad 1	edad 2	edad 3
12	0	0	0	0	12	0	0	0	0
13	0	0	0	0	13	0	0	0	0
14	0	0	0	0	14	0	0	0	0
15	0	0	0	0	15	0	0	0	0
16	1	0	0	0	16	0	5	0	0
17	20	0	0	0	17	1	5	0	0
18	13	0	0	0	18	0	21	4	0
19	2	0	0	0	19	2	16	6	0
20	1	0	0	0	20	0	16	11	1
21	1	1	0	0	21	0	15	8	0
22	2	3	2	0	22	0	6	1	0
23	0	4	2	0	23	0	0	0	0
24	0	3	11	0	24	0	0	0	0
25	0	1	8	1	25	0	0	0	0
26	0	1	6	4	26	0	0	2	2
27	0	0	2	1	27	0	0	0	1
28	0	0	3	0	28	0	0	0	0
29	0	0	1	0	29	0	0	0	0
30	0	0	0	2	30	0	0	0	0
31	0	0	0	0	31	0	0	0	0
32	0	0	0	0	32	0	0	0	0
33	0	0	0	0	33	0	0	0	0
34	0	0	0	0	34	0	0	0	0
35	0	0	0	0	35	0	0	0	0
36	0	0	0	0	36	0	0	0	0
n	40	13	35	8	n	3	84	32	4
media	18.1	23.2	25.1	27.0	media	18.3	19.5	20.5	25.0
sd	1.3	1.3	1.6	1.8	sd	0.9	1.6	1.8	2.9
coef var	0.07	0.06	0.07	0.07	coef var	0.05	0.08	0.09	0.12

Tabla 8.1.e Clave talla-edad anual

talla	1977					
	edad 0	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4	edad 5
12	0	0	0	0	0	0
13	0	0	0	0	0	0
14	2	0	0	0	0	0
15	17	1	0	0	0	0
16	13	0	0	0	0	0
17	5	4	1	0	0	0
18	19	13	1	0	0	0
19	11	38	11	0	0	0
20	0	38	17	0	0	0
21	0	22	26	1	0	0
22	0	8	25	0	0	0
23	0	0	25	0	0	0
24	0	0	13	1	0	0
25	0	0	2	1	0	0
26	0	0	1	0	0	0
27	0	0	0	2	0	0
28	0	0	0	1	1	0
29	0	0	0	3	0	1
30	0	0	0	0	1	1
31	0	0	0	0	3	1
32	0	0	0	0	1	1
33	0	0	0	0	1	2
34	0	0	0	0	0	0
35	0	0	0	0	0	0
36	0	0	0	0	0	0
n	67	124	122	9	7	6
media	17.0	19.9	21.9	26.6	31.1	31.6
sd	1.5	1.2	1.6	2.6	1.5	1.7
coef var	0.09	0.06	0.07	0.10	0.05	0.05

talla	1978					
	edad 0	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4	edad 5
12	3	0	0	0	0	0
13	7	0	0	0	0	0
14	10	0	0	0	0	0
15	8	2	0	0	0	0
16	2	4	0	0	0	0
17	0	5	0	0	0	0
18	0	1	0	0	0	0
19	0	0	0	0	0	0
20	0	1	0	0	0	0
21	0	1	1	0	0	0
22	0	4	6	0	0	0
23	0	5	18	1	0	0
24	0	3	12	2	0	0
25	0	0	16	1	0	0
26	0	0	2	0	0	0
27	0	0	4	2	0	0
28	0	0	0	1	3	0
29	0	0	0	0	1	0
30	0	0	0	0	0	0
31	0	0	0	0	0	0
32	0	0	0	0	0	0
33	0	0	0	0	0	0
34	0	0	0	0	0	0
35	0	0	0	0	0	0
36	0	0	0	0	0	0
n	30	26	59	7	4	
media	14.0	19.8	24.2	25.5	28.3	
sd	1.1	3.2	1.3	1.8	0.4	
coef var	0.08	0.16	0.05	0.07	0.02	

talla	1981					
	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4	edad 5	edad 6
12	0	0	0	0	0	0
13	0	0	0	0	0	0
14	0	0	0	0	0	0
15	1	0	0	0	0	0
16	0	0	0	0	0	0
17	1	0	0	0	0	0
18	1	0	0	0	0	0
19	1	0	0	0	0	0
20	0	2	0	0	0	0
21	0	2	0	0	0	0
22	0	0	0	0	0	0
23	0	0	0	0	0	0
24	0	1	1	0	0	0
25	0	0	0	0	0	0
26	0	0	0	1	0	0
27	0	0	1	1	0	0
28	0	0	0	0	1	0
29	0	0	0	0	0	0
30	0	0	0	1	0	0
31	0	0	0	0	1	1
32	0	0	0	1	0	0
33	0	0	0	0	0	0
34	0	0	0	1	0	0
35	0	0	0	0	0	0
36	0	0	0	0	0	1
n	4	5	2	5	2	2
media	17.5	21.4	25.8	29.8	29.5	33.5
sd	1.3	1.4	1.3	3.0	10.2	2.5
coef var	0.07	0.07	0.05	0.10	0.35	0.07

talla	1982					
	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4	edad 5	edad 6
12	5	0	0	0	0	0
13	0	0	0	0	0	0
14	0	0	0	0	0	0
15	1	0	0	0	0	0
16	1	0	0	0	0	0
17	0	2	0	0	0	0
18	0	1	0	0	0	0
19	1	2	1	0	0	0
20	0	2	2	0	0	0
21	0	1	1	0	0	0
22	0	1	2	0	0	0
23	0	1	1	0	0	0
24	0	0	1	2	0	0
25	0	0	1	0	0	0
26	0	0	3	0	0	0
27	0	0	0	1	0	0
28	0	1	0	1	0	0
29	0	0	0	1	1	0
30	0	0	0	0	2	0
31	0	0	0	1	1	0
32	0	0	0	0	1	1
33	0	0	0	0	0	0
34	0	0	0	0	1	1
35	0	0	0	0	1	0
36	0	0	0	0	0	1
n	8	11	12	6	7	3
media	12.7	20.4	22.9	27.2	31.6	34.0
sd	3.4	3.0	2.4	2.5	2.0	1.6
coef var	0.27	0.15	0.10	0.09	0.06	0.05

Tabla 8.1.f Clave talla-edad anual

talla	1983			
	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4
12	11	0	0	0
13	5	0	0	0
14	3	0	0	0
15	0	0	0	0
16	0	0	0	0
17	0	0	0	0
18	0	0	0	0
19	0	0	0	0
20	0	0	0	0
21	0	0	0	0
22	0	0	1	0
23	0	1	0	0
24	0	0	1	0
25	0	0	2	0
26	0	0	0	0
27	0	1	0	0
28	0	0	0	0
29	0	0	0	0
30	0	0	1	1
31	0	0	0	1
32	0	0	0	3
33	0	0	0	0
34	0	0	0	0
35	0	0	0	0
36	0	0	0	0
n	19	2	5	5
media	11.6	25.0	25.2	31.5
sd	1.9	2.0	2.6	0.8
coef var	0.17	0.08	0.10	0.02

talla	1987						
	edad 0	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4	edad 5	edad 6
12	54	0	0	0	0	0	0
13	38	0	0	0	0	0	0
14	71	3	0	0	0	0	0
15	44	25	1	0	0	0	0
16	22	7	1	0	0	0	0
17	23	13	0	0	0	0	0
18	12	21	4	0	0	0	0
19	10	13	8	0	0	0	0
20	2	16	22	0	0	0	0
21	0	15	37	1	0	0	0
22	0	10	35	3	0	0	0
23	0	7	25	5	0	0	0
24	0	3	23	23	2	0	0
25	0	0	16	43	3	0	0
26	0	0	12	64	6	0	0
27	0	0	5	57	7	0	0
28	0	0	4	38	10	1	0
29	0	0	2	22	19	1	0
30	0	0	0	14	7	0	0
31	0	0	0	7	9	0	0
32	0	0	0	0	2	4	0
33	0	0	0	0	2	2	1
34	0	0	0	0	3	0	0
35	0	0	0	0	0	1	2
36	0	0	0	0	0	0	2
n	276	133	195	277	70	9	5
media	14.2	18.6	22.5	26.7	28.9	31.8	35.0
sd	2.7	2.7	2.4	1.9	2.3	1.9	1.1
coef var	0.19	0.14	0.11	0.07	0.08	0.06	0.03

Tabla 8.1.g Clave talla-edad anual

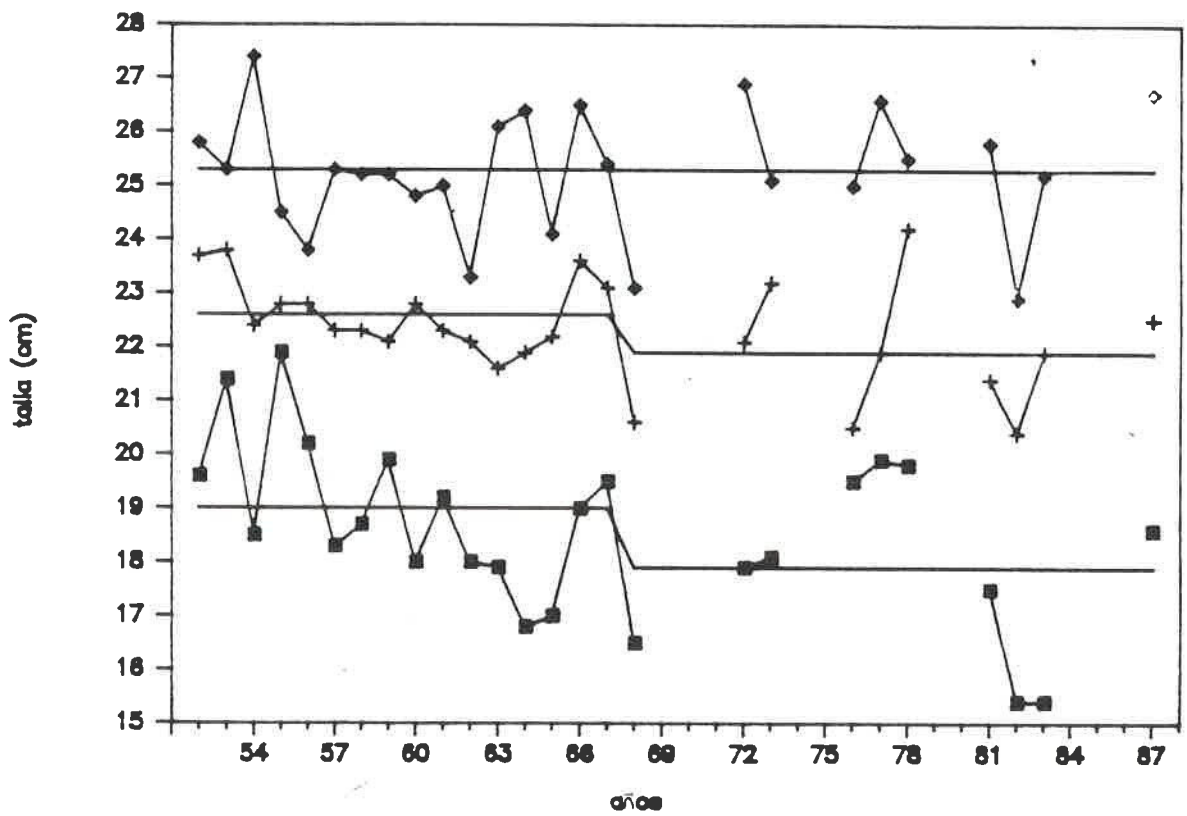


Fig. 8.1 Variación de la talla media anual de los grupos de edad I (■), II (+) y III (◇) durante el período de estudio. Se indican los promedios en los períodos 1952-67 y 1968-87.

Se indica el promedio de talla durante el período 1952-1967 y 1968-1987. Este criterio de separación se hizo con base en observaciones previas sobre un cambio significativo en la talla media de los ejemplares capturados durante estos períodos, presumiblemente debido, entre otros factores, a un incremento en el esfuerzo pesquero (Bas y Calderon-Aguilera 1989).

Es notable que en los grupos de edad I y II, que son precisamente los que sufren la presión pesquera más fuerte, ha habido un descenso en el promedio de la talla media entre dichos períodos, mientras que en la clase III no lo hay.

El análisis de autocorrelación no indicó períodos significativos en la variación de la talla media de las clases anuales antes mencionadas. De igual modo el análisis de correlación cruzada entre ellas tampoco fue significativo; el valor más alto ($r=0.59$) se presentó entre las clases I y II en el mismo momento. Esto último podría indicar que ambas clases reaccionan de manera similar a las variaciones ambientales o de pesca, mientras que la clase III no lo manifiesta tan claramente. Esta tendencia a la regularidad a medida que avanza la edad ya había sido observada en esta especie por Bas y Morales (1966). En otras palabras, la "capacidad de respuesta" disminuye con la edad. Este hecho está bien documentado sobretodo en toxicología y estudios de contaminación.

Los periodogramas de las series de las tallas medias por edad de las 3 clases consideradas presentaron amplitudes de mayor energía en la frecuencia de 2.7 - 3.5 años. Tomando en cuenta ésto, trabajos anteriores (Bas y Calderon-Aguilera *op. cit.*) y el patrón de muestras disponibles se elaboraron las claves talla-edad por períodos de 2 - 3 años. De esta manera se intentó

conseguir una mayor significancia estadística al aumentar el tamaño de muestra.

8.1.2. Claves Talla-Edad por períodos.

a) 1952-1954

Este período se caracteriza por una fuerte presencia de organismos de edad 1 (319 ejemplares; 49% del total, Tabla 8.2 a), con una moda en los 20 cm de talla. El valor modal de la clase II se alcanza a los 23 cm, mientras que la clase III es más bien platicúrtica en su distribución de frecuencias con ligeras modas en los 24 y 26 cm de talla. La clase IV apenas está representada y llega a los 33 cm de longitud.

b) 1955-1957

La abundancia de organismos es notable durante estos años en los que las clases I a III se encuentran bien representadas. La clase 0 se sitúa claramente en los 14 cm. La clase IV presenta mayor dispersión de tallas. La talla media de las clases I, II y III se encuentra alrededor de los 20, 23 y 25 cm de longitud, respectivamente.

c) 1958-1960

En este período se encontraron organismos de hasta 5 años. La clase II es claramente predominante (53%) pero al igual que las demás clases su talla media es ligeramente inferior a la registrada en el período anterior.

d) 1961-1965

Nuevamente la clase de edad II es más abundante con una moda en los 22 cm. La moda de la clase I baja hasta los 17 cm, mientras que las clases III y IV son más bien leptocúrticas con

clave talla edad 1952-1954

talla	edad 0	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4
12	9	0	0	0	0
13	5	0	0	0	0
14	4	1	0	0	0
15	3	15	0	0	0
16	0	32	0	0	0
17	0	30	4	0	0
18	0	38	2	0	0
19	0	60	7	0	0
20	0	67	24	0	0
21	0	45	25	1	0
22	0	29	43	1	0
23	0	2	55	5	0
24	0	0	38	17	0
25	0	0	40	10	0
26	0	0	11	16	0
27	0	0	1	13	0
28	0	0	0	0	0
29	0	0	0	1	1
30	0	0	0	0	1
31	0	0	0	0	0
32	0	0	0	0	0
33	0	0	0	0	1
34	0	0	0	0	0
35	0	0	0	0	0
36	0	0	0	0	0

clave talla-edad 1955-1957

talla	edad 0	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4
12	0	0	0	0	0
13	7	0	0	0	0
14	14	5	0	0	0
15	4	18	0	0	0
16	3	17	0	0	0
17	5	34	0	0	0
18	0	32	5	0	0
19	0	35	12	0	0
20	0	23	11	3	0
21	0	16	23	1	0
22	0	11	44	19	0
23	0	7	53	14	0
24	0	0	17	32	1
25	0	0	11	28	0
26	0	0	3	12	1
27	0	0	0	7	5
28	0	0	0	0	3
29	0	0	0	0	7
30	0	0	0	0	0
31	0	0	0	0	0
32	0	0	0	0	1
33	0	0	0	0	0
34	0	0	0	0	0
35	0	0	0	0	0
36	0	0	0	0	0

clave talla-edad 1958-1960

talla	edad 0	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4	edad 5
12	0	0	0	0	0	0
13	0	0	0	0	0	0
14	0	0	0	0	0	0
15	1	4	0	0	0	0
16	2	5	0	0	0	0
17	3	12	0	0	0	0
18	2	19	6	0	0	0
19	0	19	9	1	0	0
20	0	18	24	0	0	0
21	0	17	37	0	0	0
22	0	7	45	0	0	0
23	0	0	51	4	0	0
24	0	0	12	22	1	0
25	0	0	11	16	0	0
26	0	0	3	7	1	0
27	0	0	0	4	3	0
28	0	0	0	1	3	0
29	0	0	0	0	0	1
30	0	0	0	0	0	1
31	0	0	0	0	0	0
32	0	0	0	0	0	0
33	0	0	0	0	0	0
34	0	0	0	0	0	0
35	0	0	0	0	0	0
36	0	0	0	0	0	0

clave talla-edad 1961-1965

edad 0	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4	edad 5	edad 6
0	0	0	0	0	0	0
0	2	0	0	0	0	0
0	7	0	0	0	0	0
0	18	0	0	0	0	0
2	39	0	0	0	0	0
0	46	5	0	0	0	0
0	37	18	0	0	0	0
0	21	27	0	0	0	0
0	19	38	0	0	0	0
0	15	55	5	0	0	0
0	10	60	8	0	0	0
0	3	52	9	0	0	0
0	0	26	18	2	0	0
0	0	19	14	2	0	0
0	0	7	20	2	0	0
0	0	8	7	2	0	0
0	0	5	8	2	3	0
0	0	0	6	10	0	0
0	0	0	0	5	2	0
0	0	0	0	1	2	0
0	0	0	0	0	1	0
0	0	0	0	0	3	0
0	0	0	0	0	1	0
0	0	0	0	0	0	0

Tabla 8.2.a Clave talla-edad por periodos

modas en los 26 y 29 cm de talla, respectivamente. Los organismos de edad 5 abarcaron desde los 28 a los 34 de longitud y de edad 6 se encontró un organismo de 34 cm (Tabla 8.2:d).

e) 1966-1968

Comprende organismos de las clases de edad I a V. Destaca el hecho de la mayor abundancia de la clase III (a diferencia de los otros en los que era la clase I o II). La clase I es poco abundante, la II tiene la moda en los 22 cm y las demás son más bien platicúrticas, con un intervalo de variación de hasta 8 cm de talla.

f) 1972-1973

En este par de años la clase I vuelve a ser predominante (talla media = 17.6 cm), seguida de la III y la II, ésta última sin una moda definida y un valor promedio alrededor de los 23 cm. La III tiene la moda a los 24 cm y la IV a los 26 cm de talla (Tabla 8.2:f).

g) 1976-1978

De aquí en adelante el tamaño de muestra aumenta considerablemente. La clase I es claramente abundante con una media alrededor de los 20 cm; la II cerca de los 23 cm y el resto de las clases presentan una distribución bastante dispersa.

h) 1981-1983

Al igual que en el periodo antes mencionado, las muestras proceden de campañas oceanográficas (TRANSFER y AQUDE, respectivamente). Esto permite obtener un espectro de tallas (luego también de edades) más amplio. Destaca la abundancia de organismos de edad 0 gracias al empleo de sobrecopo. Cabe

clave talla-edad 1966-1968						clave talla-edad 1951-1983							
talla	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4	edad 5	edad 0	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4	edad 5	edad 6	
12	0	0	0	0	0	73	9	0	0	0	0	0	
13	0	0	0	0	0	40	1	0	0	0	0	0	
14	0	0	0	0	0	19	1	0	0	0	0	0	
15	0	0	0	0	0	4	5	2	0	0	0	0	
16	1	0	0	0	0	0	12	4	0	0	0	0	
17	1	0	0	0	0	0	7	8	0	0	0	0	
18	0	1	0	0	0	0	6	5	1	0	0	0	
19	2	1	0	0	0	0	3	6	2	0	0	0	
20	1	1	0	0	0	0	1	9	5	1	0	0	
21	0	4	1	0	0	0	0	14	9	2	0	0	
22	0	11	2	0	0	0	0	19	9	2	0	0	
23	0	6	4	1	0	0	0	28	21	23	0	0	
24	0	5	9	0	0	0	0	12	26	6	0	0	
25	0	4	5	3	0	0	0	12	26	10	0	0	
26	0	2	7	6	0	0	0	7	28	8	1	0	
27	0	2	8	3	1	0	0	3	16	13	3	0	
28	0	0	5	7	1	0	0	1	7	15	4	0	
29	0	0	3	3	2	0	0	0	1	14	3	0	
30	0	0	0	4	1	0	0	0	2	8	9	2	
31	0	0	0	3	4	0	0	0	0	6	14	6	
32	0	0	0	1	3	0	0	0	0	11	8	6	
33	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	7	2	
34	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	4	
35	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	
36	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	3	

clave talla-edad 1972-1973					
talla	edad 0	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4
12	0	0	0	0	0
13	0	0	0	0	0
14	2	0	0	0	0
15	1	0	0	0	0
16	0	1	0	0	0
17	0	44	0	0	0
18	0	31	0	0	0
19	0	5	1	0	0
20	0	1	2	0	0
21	0	2	2	0	0
22	0	2	5	2	0
23	0	0	5	3	0
24	0	0	5	11	0
25	0	0	2	9	1
26	0	0	1	9	4
27	0	0	0	4	2
28	0	0	0	6	1
29	0	0	0	2	2
30	0	0	0	1	2
31	0	0	0	0	2
32	0	0	0	0	0
33	0	0	0	0	0
34	0	0	0	0	0
35	0	0	0	0	0
36	0	0	0	0	0

lave talla-edad 1976-78					
edad 0	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4	edad 5
3	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0
12	0	0	0	0	0
25	3	0	0	0	0
15	9	0	0	0	0
6	14	1	0	0	0
19	35	5	0	0	0
13	54	17	0	0	0
0	55	28	1	0	0
0	38	35	1	0	0
0	18	32	0	0	0
0	5	43	1	0	0
0	3	25	3	0	0
0	0	18	2	0	0
0	0	5	2	0	0
0	0	4	5	0	0
0	0	0	2	4	0
0	0	0	3	1	1
0	0	0	0	1	1
0	0	0	0	3	1
0	0	0	0	1	1
0	0	0	0	0	2
0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0

Tabla 8.2.b Clave talla-edad por periodos

mencionar que en ambos casos se emplearon barcos y artes comerciales, sólo que la captura estaba totalmente comprada de antemano. Aquí se reproduce básicamente la clave talla-edad presentada por Veron-Jane (1986). Es de destacar la baja talla media observada sobretodo en las clases anuales inferiores, principalmente de la edad 1 (15.2 cm).

i) 1987

En la tabla 8.1.g se presenta la clave talla edad para este año. Las clases más jóvenes son más abundantes. Destaca una ligera bimodalidad en la edad 1 (15 y 18 cm), mientras que el resto de las clases son más o menos normales. La clase II abarca organismos desde 15 hasta 29 cm de talla. Las clases III y IV comprenden tallas con un intervalo de hasta 11 cm de diferencia. Este disminuye en edades sucesivas y los de edad 6 sólo comprenden organismos entre 34 y 36 cm de longitud.

8.1.3 Clave Talla-Edad Global

A modo de resumen, en la Tabla 8.3 se presenta una clave talla-edad agrupando todas las observaciones realizadas (4764 otolitos). La clase II fue la más abundante (1545 ejemplares) seguida de la I y la III. Esto es claro reflejo de que son estas tres clases de edad las que sostienen la pesquería y por tanto son las que aparecen en los muestreos de desembarque. La presencia de individuos jóvenes, como ya se ha dicho, dependerá de la fecha de muestreo (agosto-diciembre), mientras que los mayores se capturan en los primeros meses del año, sobretodo en la época de reproducción (ver Parte II).

Si bien la distribución de tallas es aparentemente normal dentro de cada clase anual, es de destacar el hecho del amplio

Tabla 8.3 Clave talla-edad de la bacaladilla del Mediterráneo Occidental considerando 4766 lecturas de otolitos. (1952-1987)

talla	edad 0	edad 1	edad 2	edad 3	edad 4	edad 5	edad 6	edad 7
12	139	9	0	0	0	0	0	0
13	97	3	0	0	0	0	0	0
14	122	17	0	0	0	0	0	0
15	82	88	3	0	0	0	0	0
16	44	123	5	0	0	0	0	0
17	37	201	18	0	0	0	0	0
18	33	219	46	1	0	0	0	0
19	23	212	88	3	0	0	0	0
20	2	201	159	9	1	0	0	0
21	0	148	232	19	2	0	0	0
22	0	87	294	44	2	0	0	0
23	0	24	318	66	24	0	0	0
24	0	6	163	161	12	0	0	0
25	0	0	133	153	19	0	0	0
26	0	0	51	165	28	1	0	0
27	0	0	23	121	35	4	0	0
28	0	0	10	67	45	9	0	0
29	0	0	2	38	57	8	0	0
30	0	0	0	17	28	14	2	0
31	0	0	0	7	24	22	6	0
32	0	0	0	0	16	17	6	0
33	0	0	0	0	4	16	3	0
34	0	0	0	0	3	3	5	0
35	0	0	0	0	0	4	3	0
36	0	0	0	0	0	3	5	0
n	579	1338	1545	871	300	101	30	2
media	14.3	18.5	22.2	25.4	27.8	31.1	33.1	37

espectro de tallas que puede comprender cada una. Así por ejemplo un organismo de 15 cm de longitud puede tener 2 años de edad lo mismo que uno de 29 (obviamente ambos casos son extremadamente raros), lo que puede indicar una fuerte variación en la tasa de crecimiento. Esto puede deberse a crecimiento diferencial entre machos y hembras. Si hay una desproporción entre sexos puede sesgar la estimación de la talla media por edad. Este tema se trata más ampliamente en el capítulo 10.

8.2 Evolución de las Cohortes

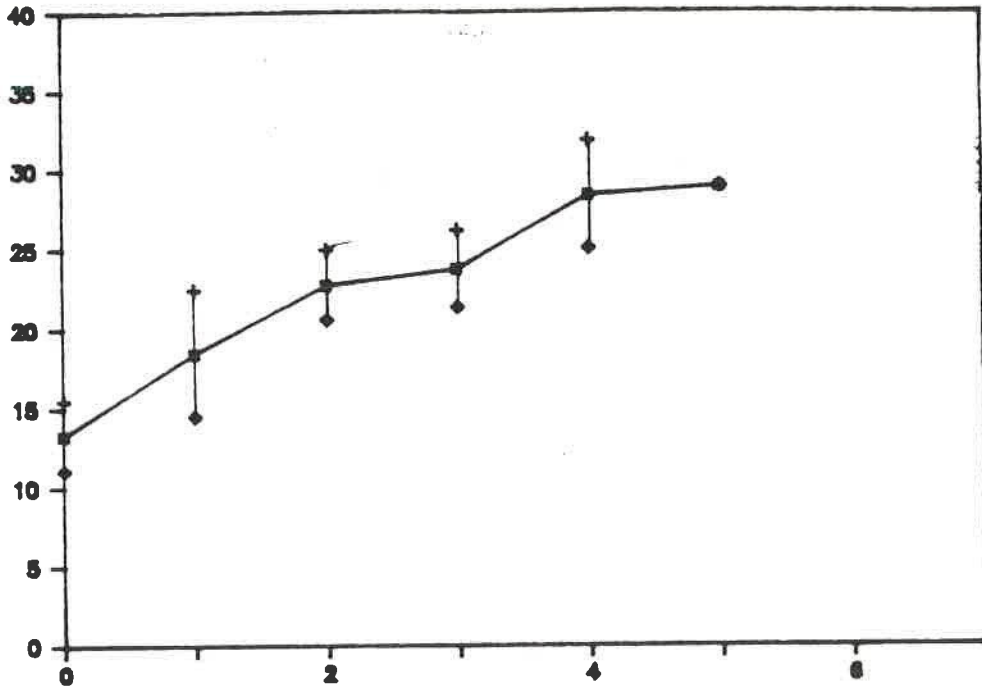
Mucho más sentido biológico que la clave talla-edad anual tiene hacerlo por cohortes. Sin embargo, no todas las cohortes tiene igual fuerza y por tanto no siempre se puede seguir su evolución al no haber ejemplares de todas las tallas. La Fig. 8.2 presenta la talla media por edad de las cohortes mejor representadas de la serie. Ahí puede verse que el crecimiento ha sido distinto en cada una de ellas.

La cohorte del 53 semeja una sigmoide; un rápido crecimiento de los 0 a los 2 años, muy poco entre 2 y 3, otro incremento claro entre 3 y 4 para luego hacerse asintótica entre esta edad y los 5 años. La del 54 registra el menor incremento de talla entre los de edad 1 y 2 para hacerse completamente lineal de ahí a los 5.

La cohorte del 56 es la mejor representada de la serie con ejemplares de edad 0 a 6 años. Aquí puede apreciarse al menos 4 etapas con distinto crecimiento; dos de poco crecimiento (0-1 y 3-4 años) y otras dos de crecimiento más activo. Destaca la acentuada pendiente de los cuatro años en adelante cuando cabría esperar una disminución en la tasa de crecimiento.

Los organismos nacidos en 1957 se caracterizan por presentar un crecimiento bastante lineal. La pendiente se hace más pronunciada

cohorte 1953



cohorte 1954

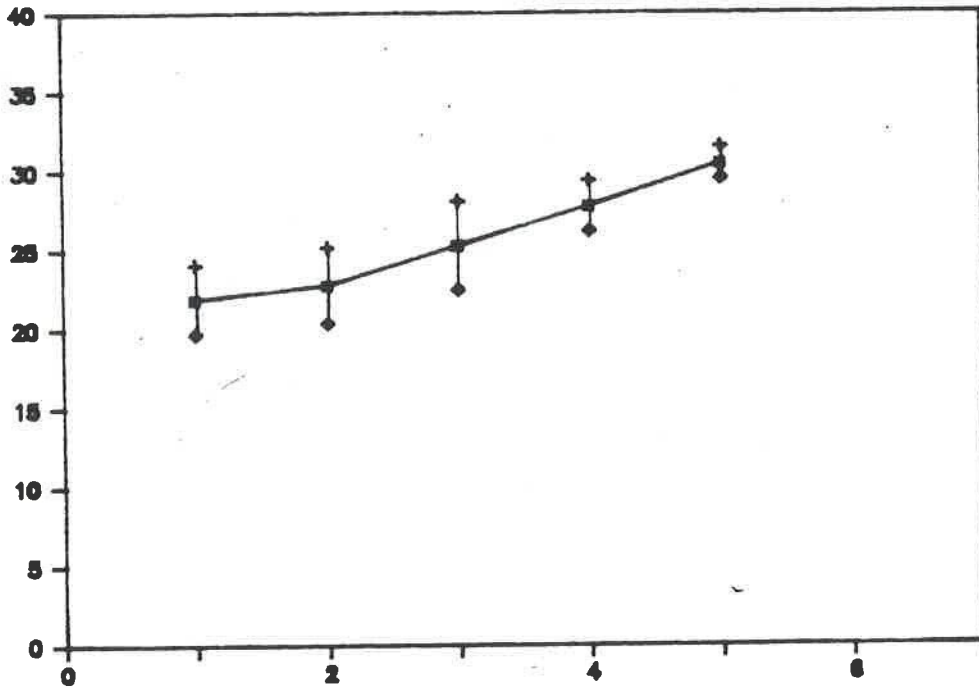
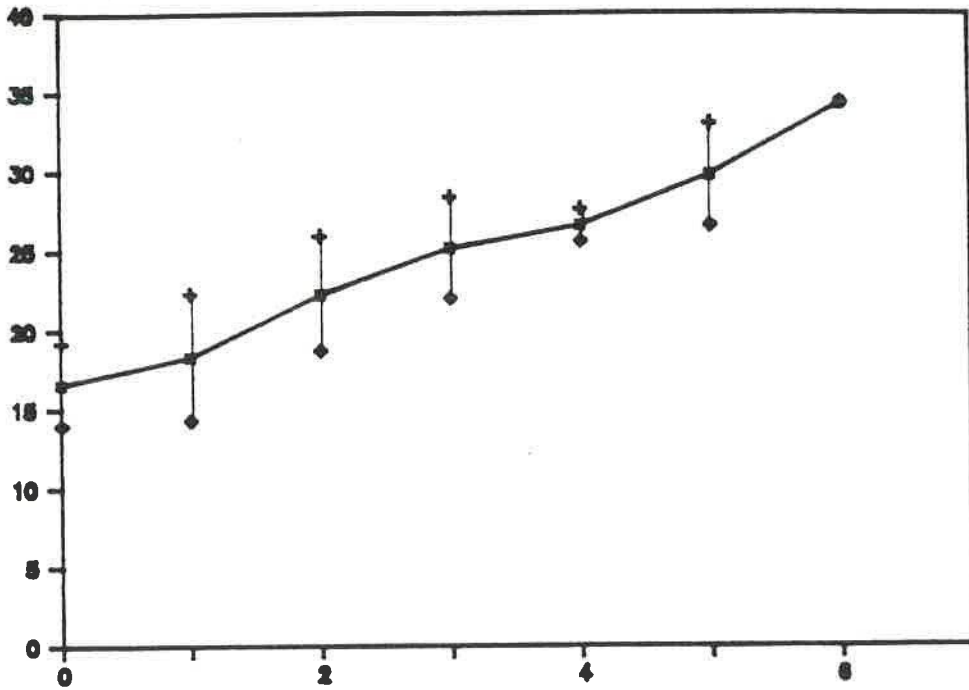


Fig. 8.2.a Talla media por edad (+/- 2 dt)

cohorte 1956



cohorte 1957

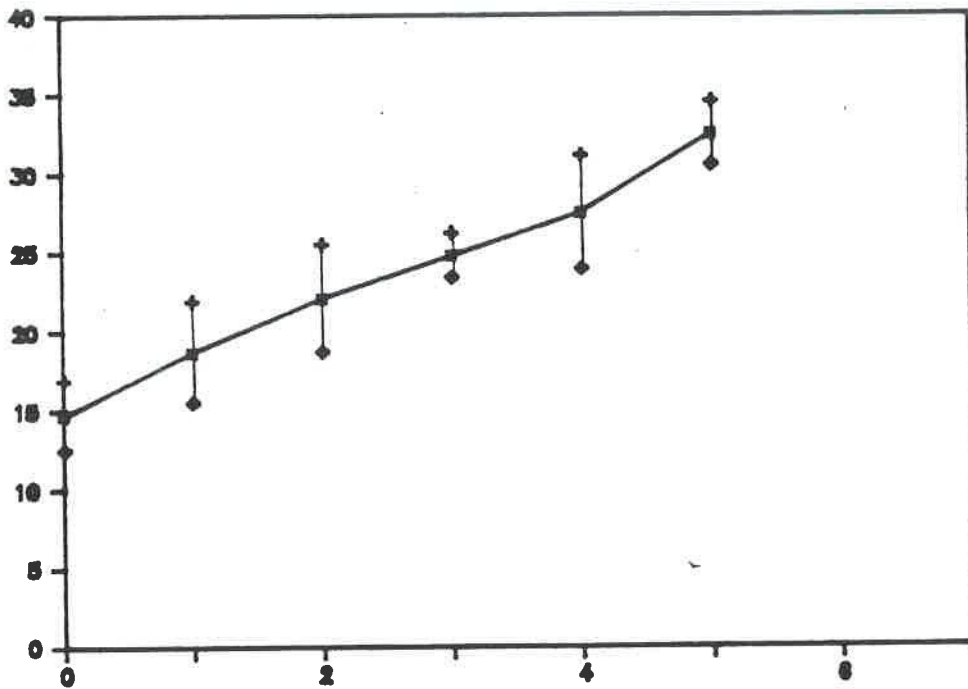


Fig. 8.2.b Talla media por edad (± 2 dt)

de los cuatro años en adelante.

La cohorte de 1961 presenta semejanzas con la del 56 aunque con pendientes poco más acentuadas. En la de 1962 destaca el fuerte incremento de talla entre los 3 y 4 años; lo contrario sucede en la del 63 en la que en dichas edades fue casi nulo.

De los organismos nacidos en 1972 se encontraron individuos de edad 0, 1 y 5, por lo que es difícil seguir su crecimiento. La cohorte del 75 es notable por su crecimiento de trayectoria lineal y acentuada pendiente y con organismos de hasta 7 años de edad.

Las siguientes cohortes no están muy bien representadas (básicamente por falta de muestreo). En la del 76 se vuelve a registrar un fuerte incremento en las tallas mayores mientras que en las del 77 tienden a hacerse asintóticas con la edad.

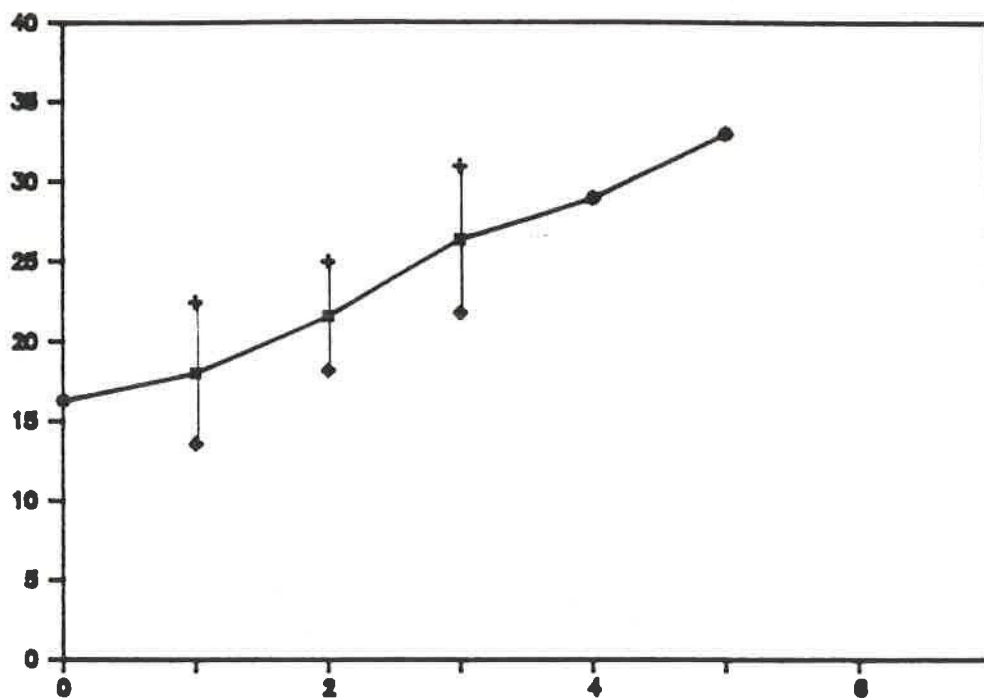
8.3 Discusión

Los resultados obtenidos muestran que las tallas medias por edad sufren variaciones en el tiempo. Estas variaciones pueden deberse a:

i) Crecimiento diferencial entre cohortes. Los organismos nacidos en un determinado año manifiestan un crecimiento distinto a los nacidos en otros años. Pueden existir factores genéticos que a su vez respondan a ciertas condiciones externas ó a mecanismos propios de autorregulación ya mencionados. La estimación de una clave talla-edad por año calendario de muestreo involucra varias cohortes. Esto puede explicar la variación de la talla media por edad en determinada clase de edad (fig. 8.1).

ii) Efecto del ambiente. Los factores bióticos tales como

cohorte 1961



cohorte 1962

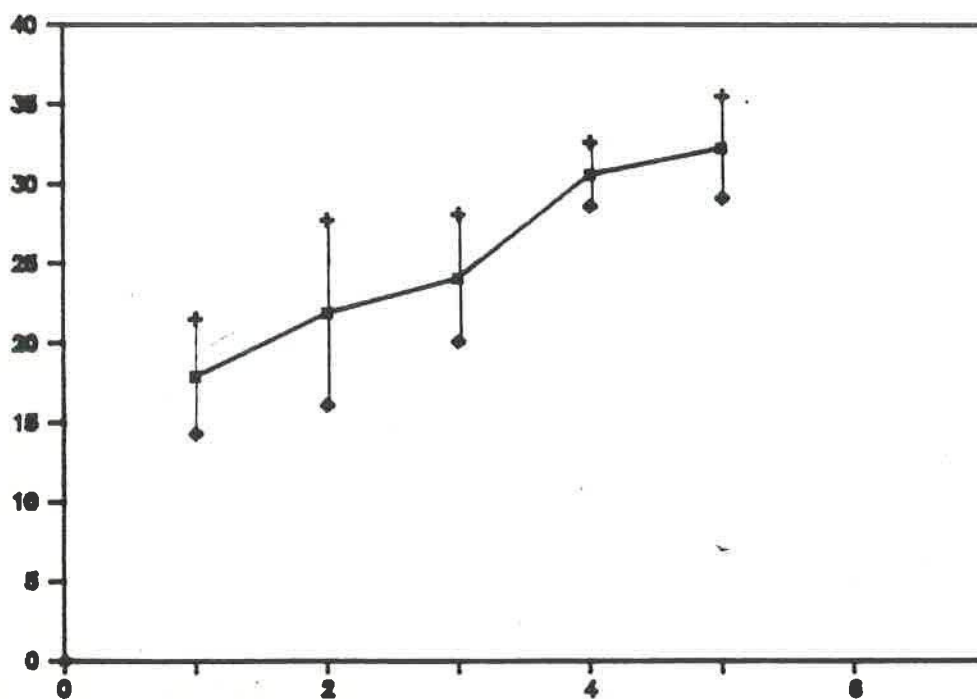
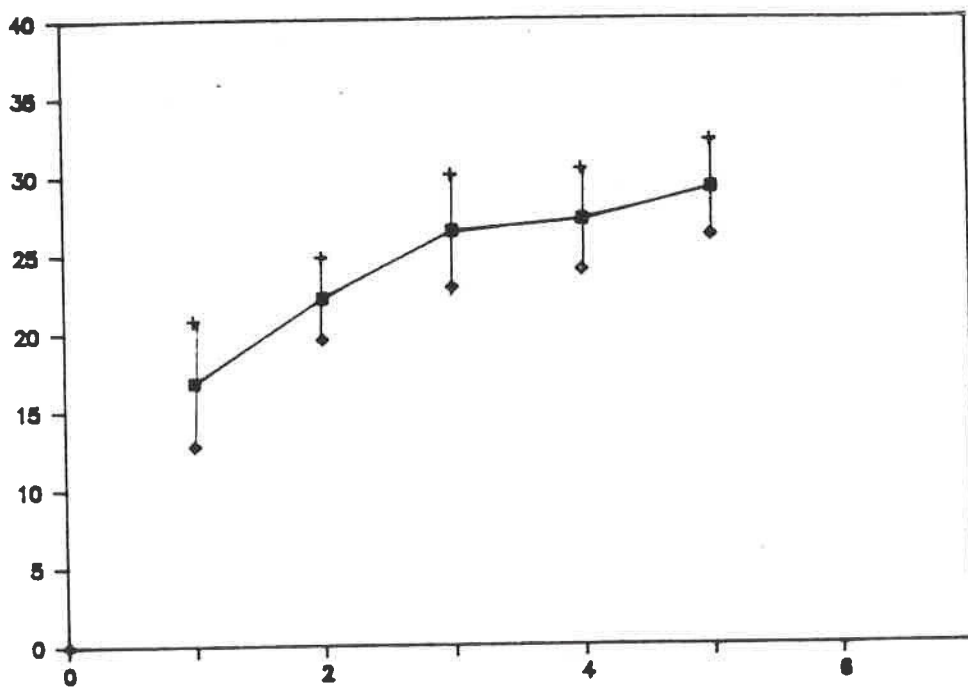


Fig. 8.2.c Talla media por edad (+/- 2 dt)

cohorte 1963



cohorte 1975

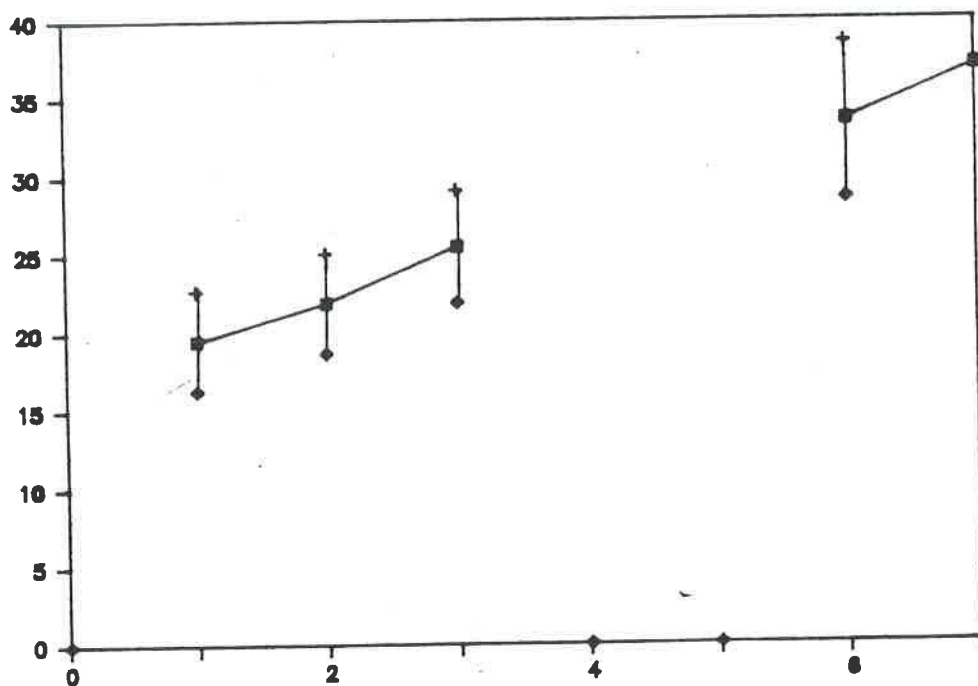
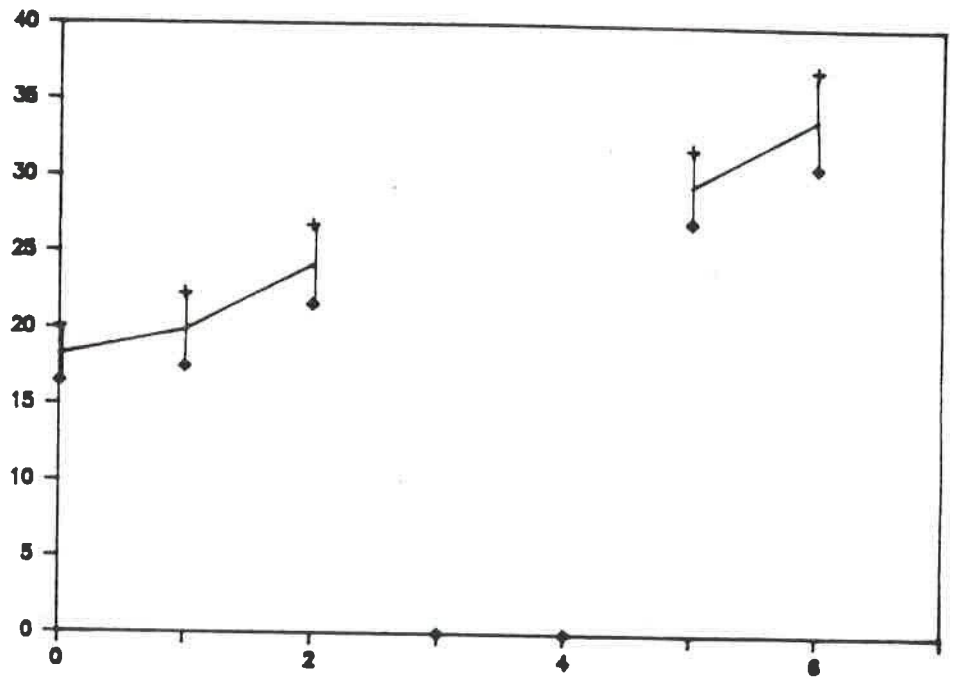


Fig. 8.2.d Talla media por edad (+/- 2 dt)

cohorte 1976



cohorte 1977

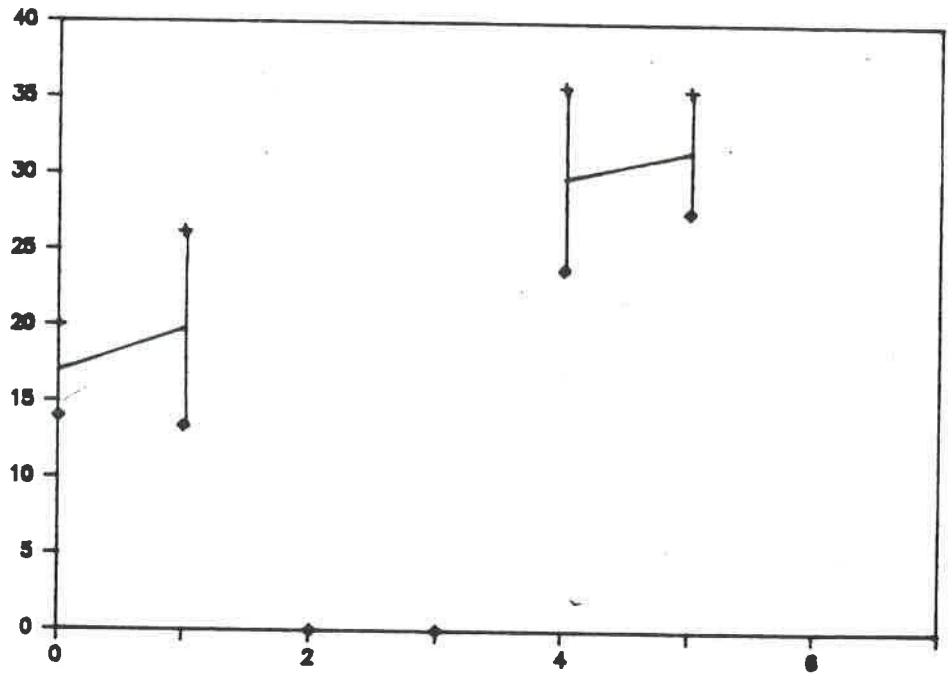


Fig. 8.2.e Talla media por edad (± 2 dt)

productividad primaria, abundancia de alimento, competencia, depredación o parasitismo, pueden afectar el crecimiento. Los factores abióticos como la temperatura del mar, ciclos lunares y solares, rotación del polo magnético y antropogénicos como pesca y contaminación, también pueden influir en el crecimiento. En el capítulo 12 este punto se trata más extensamente. Es notable que los cambios en la talla media por edad también se manifiesten en las variaciones en el ancho de los anillos anuales medidos en el corte transversal del otolito. Esto permite la calibración de las series de crecimiento para su posterior análisis.

iii) Errores en la lectura de otolitos. Para esta especie ya Bailey (1970) apuntaba los problemas que existen para determinar la edad. Dicho autor encontró organismos con modas claramente distintas en lo 8-9 cm y 13-15 cm de longitud. En ninguno de los dos grupos estaba definida la banda de crecimiento invernal y por tanto tendrían que clasificarse como de edad 0. Sin embargo, habiendo capturado larvas de 1-2 cm el mes anterior resultaba difícil esperar una tasa de crecimiento tan alta que los hubiera hecho alcanzar esa talla, sino más bien era posible que los del segundo grupo fueran los nacidos el año anterior y hubieran crecido más lento (aunque cabría preguntarse porque no habían sido capturados antes).

La evaluación de una zona de crecimiento como opaca o hialina es bastante relativa, ya que no depende tanto de la densidad óptica ni del contenido de materia orgánica sino de que la zona adyacente sea más o menos transparente que la zona en cuestión (Mina, 1968). De aquí es fácil deducir el carácter subjetivo (criterio del investigador) de la determinación de la edad.

A este respecto cabe aludir al trabajo de Sych (1974) en el

que afirma que la determinación de edad por estructuras duras es más bien un problema de interpretación (es decir, de descodificación de la información) más que de lectura. Dicho autor señala como defectos en la codificación de la información contenida en los otolitos la indiferenciación de las zonas de crecimiento, su falta o exceso. La recepción de la información consiste en la observación de la imagen física y su identificación por comparación con ciertas imágenes de referencia fijadas en la mente del investigador. En esta etapa las fallas podrían deberse a una mala percepción de la imagen o a una incorrecta identificación. El procesamiento de la información consiste entre otras cosas en suplir esas deficiencias y confrontar la información con la fecha de captura del pez y de desove para obtener el número de años desde el nacimiento (Sych, 1974, fig. 3, p.80).

En el caso de la merluza del cabo (*Merluccius capensis*), por ejemplo, Lleonart y Morales (1985) encontraron graves deficiencias en las claves talla-edad, debido básicamente a la diversidad de criterios en la determinación de la edad, ya que los datos provenían de investigadores de varios países.

La confrontación de varios métodos para la determinación de la edad como medición de anillos anuales en cortes transversales, retrocálculo o conteo de ICD por microscopía electrónica puede contribuir a una mejor determinación de la edad de los organismos en la naturaleza.

CAPITULO 9 MODELOS DE CRECIMIENTO RELACIONADOS CON LA EDAD

9.1 Características generales de las curvas de crecimiento aplicadas en el estado adulto.

A diferencia de los peces en cautividad a los que se les puede seguir desde las primeras etapas de la vida del organismo, como ya se había señalado anteriormente, en el estudio de poblaciones explotadas sólo se dispone de los estados más avanzados. Si bien en principio se pueden construir curvas tanto con peso como con longitud, es preferible la longitud porque generalmente el punto de inflexión se encuentra después del primer año, así que sólo es la parte de la curva que tiene curvatura decreciente la que tiene que ser descrita por la fórmula (Ricker, 1979).

Para el ajuste de los datos de talla-edad se probó el modelo de Von Bertalanffy. Para los de peso-edad se utilizó el modelo de Gompertz.

9.1.1 Modelo de Von Bertalanffy (Pütter)

Este es el modelo más usado en el estudio de dinámica de poblaciones marinas sometidas a explotación. Ricker (1979) prefiere llamarlo de Pütter en reconocimiento al primer investigador que lo propuso.

Von Bertalanffy distinguía tres tipos metabólicos en los animales:

- 1) metabolismo proporcional a la superficie corporal o a la $2/3$ potencia del peso;
- 2) metabolismo proporcional al peso ó
- 3) metabolismo intermedio entre ambas situaciones.

En un principio asignaba a los peces al primer tipo, pero después se vió que en realidad pertenecen al tipo intermedio. Para su

teoría adoptó la sugerencia de Pütter en cuanto a que la tasa de incremento en biomasa (w) es proporcional a la diferencia entre una tasa de anabolismo que es proporcional a la $2/3$ potencia de la biomasa y una tasa de catabolismo que es proporcional a la biomasa. Esto implica una relación de la forma, en símbolos de peso

$$dw/dt = bw^{2/3} - aw \quad (1)$$

dividiendo todo por $w^{2/3}$, y asumiendo que el peso (w) es proporcional al cubo de la longitud (l), obtenemos la correspondiente expresión en términos de longitud

$$dl/dt = b - al \quad (2)$$

donde a y b son constantes positivas, diferentes de las de la Ec. (1).

Haciendo $K = a$ y $L^\infty = b/a$, la Ec. (2) queda

$$dl/dt = K(L^\infty - l) \quad (3)$$

mostrando que la tasa (absoluta) de incremento en longitud es proporcional a la diferencia entre la longitud asintótica L^∞ y la longitud real. Esto puede ser integrado en la forma empleada por Pütter y (en símbolos de peso) por Brody

$$l = L^\infty - ce^{-Kt} \quad (4)$$

donde l , longitud del pez en cualquier tiempo t ; L^∞ , longitud asintótica; K , un parámetro que indica la tasa a la cual el incremento en longitud disminuye, el coeficiente de crecimiento de Pütter (también llamado coeficiente de Brody) que tiene las dimensiones de $1/\text{tiempo}$; c , un parámetro igual a la diferencia entre L^∞ y el valor de l cuando $t = 0$. Haciendo

$$t_0 = (\ln(c/L^\infty))/K \quad (5)$$

la Ec. (4) puede ser cambiada a la forma usada por Bertalanffy en

la cual los dos parámetros están en el exponente y que es la comunmente usada

$$l = L_{\infty}(1 - e^{-K(t-t_0)}) \quad (6)$$

9.1.2 Modelo de Gompertz

Este modelo propuesto por Gompertz el siglo pasado fue usado originalmente para describir la distribución de edades en una población humana. En pesquerías ha sido utilizado para describir tanto el crecimiento en peso como en longitud, particularmente en larvas (Prager et al. 1987). Expresada en símbolos de peso y en su forma integrada queda:

$$W_t = W_0 \exp(G(1 - \exp(-gt))) \quad (7)$$

donde W_t es el peso y t es la edad del pez. Los tres parámetros estimados son W_0 , peso hipotético cuando $t = 0$; G , un parámetro de crecimiento; g , un segundo parámetro de decrecimiento; el producto de Gg es la tasa instantánea de crecimiento para una talla específica cuando $t = 0$; g es la tasa instantánea de decrecimiento de esta talla.

9.2 Resultados y discusión.

Se dispuso de información de talla, peso, edad y sexo (además de la ya mencionada en el Capítulo 3), para un total de 26 años de los 38 que comprende el periodo de estudio (1950-1987). Se leyeron un total de 5571 otolitos de los cuales sólo se utilizaron en el análisis 4952 lecturas ya que otras fueron desechadas por dudosas.

Para los años que contaban con suficientes datos se probaron varios modelos para ver cuál describía mejor el crecimiento de esta especie. Para ello se utilizaron los paquetes BMD (versión

PC, programa AR) FISHPARM (Prager et al, 1987) y CREIXMENT (Lleonart 1984, no publicado).

El paquete BMD y el FISHPARM emplean un ajuste no lineal iterativo. Requieren de valores iniciales aproximados a los buscados. El programa CREIXMENT utiliza datos de frecuencia de tallas por edad. Incorpora los ajustes por el método de Ford-Walford, el de Allen y el de Tomlisson y Abramson. Proporciona los parámetros de la ecuación de Von Bertalanffy con sus intervalos de confianza al 95% y la estimación de la varianza.

Por su reconocida tradición e importancia y porque sus parámetros son la base de muchos modelos de aplicación en el estudio de pesquerías (e.g. Producción, Mortalidad, VPA) se hizo énfasis en el modelo de Von Bertalanffy. En la Tabla 9.1 se presentan los parámetros L_{∞} , k y t_0 (con su coeficiente de variación) por sexo para todos los años en los cuales se ajustó el modelo.

Hay diferencias entre los valores obtenidos tanto entre sexos en un mismo año como entre los diferentes años. El coeficiente de variación también es distinto entre sexos y entre años.

No parece existir correlación aparente entre el tamaño de muestra (número de otolitos leídos (n) y cantidad de clases anuales representadas (N)) y la convergencia o no del ajuste. Esto es evidente en 1957, año del que se dispuso de 293 lecturas de otolitos y 5 clases anuales en cada sexo, o en 1977 que contaba con 335 lecturas y 5 y 6 clases anuales para machos y hembras, respectivamente.

La no convergencia siempre estuvo asociada con grandes valores de longitud infinita teórica (L_{∞}) y coeficientes de variación superiores al 1000%. Los valores de este parámetro casi siempre

Tabla 9.1. Parametros de la curva de crecimiento de Von Bertalanffy.

año	Linf				k				to		n		N		TOTAL	? sexo
	M	C.V.%	H	C.V.%	M	C.V.%	H	C.V.%	M	H	M	H	M	H		
1952	25.50	12.70	36.30	31.70	0.78	124.30	0.20	89.70	-1.06	-1.77	24	108	3	4	263	131
1953	29.20	29.70	43.20	78.30	0.32	137.40	0.13	186.00	-2.72	-4.00	38	82	3	4	354	234
1956	24.50	13.50			0.95	641.00			-1.06		17	21	3	4	81	43
1961	25.90	6.70	44.70	49.00	0.77	52.30	0.14	114.00	-0.58	-3.05	54	30	4	5	90	6
1962	23.30	5.40	48.90	0.18	1.24	66.80	0.16	38.50	-0.34	-1.79	31	54	4	6	252	167
1964	26.80	8.70	33.81	11.70	1.00	60.10	0.40	44.00	-0.29	-1.26	59	116	3	5	259	84
1965	49.14	>1000	35.90	74.80	0.21	16.80	0.17	195.00	-0.48	-3.68	23	38	2	3	64	3
1973	27.60	4.30	0.00	0.00	0.70	26.60	0.00	0.00	-0.46	0.00	20	21	1	1	101	60
1978	33.50	13.00	26.60	3.70	0.34	32.60	1.84	26.60	-1.57	-0.64	66	28	5	6	126	32
1987	34.00	6.70			0.25	18.80			-2.34		287	441	6	8	966	238
GLOBAL	44.40	0.00	52.00		0.11		0.15		-2.80	-2.5						

* = no converge n = no. de lecturas consideradas. N = cantidad de clases anuales presentes ?sexo = indiferenciado o ignorado

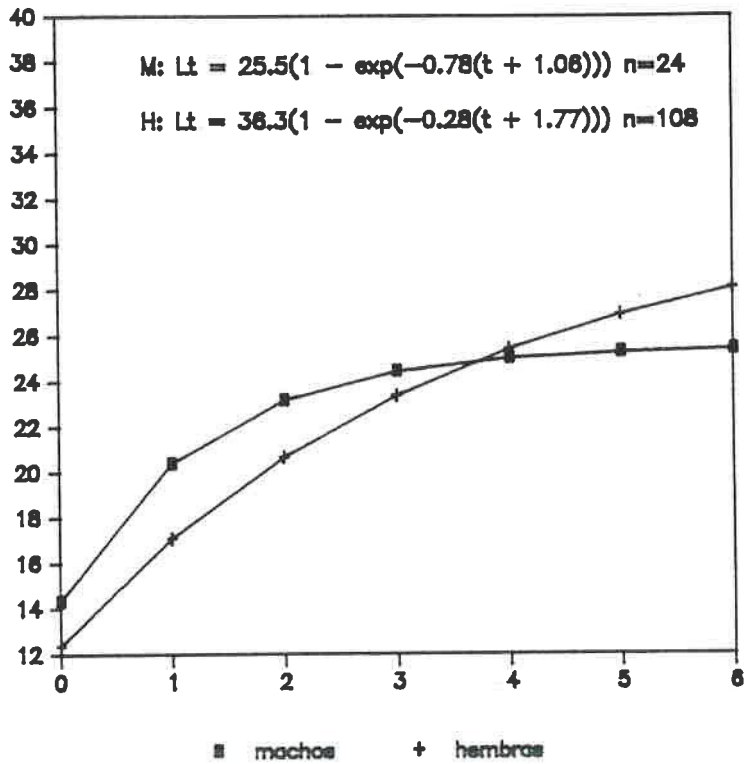
son mayores para las hembras que para los machos. Esto es explicable ya que prácticamente no existen machos mayores de 4 años de edad (sólo en 1982 y 1987 se encontraron un ejemplar macho de 5 años). Esta ausencia de machos en tallas y edades mayores ya había sido observada por otros autores y en otras zonas (ver capítulo 3.3.1).

En la fig. 9.1 se presentan las curvas teóricas de crecimiento para todos los años separados por sexos (construidas empleando los parámetros de la Tabla 9.1). Como en ella puede verse, los machos parecen crecer más rápidamente que las hembras durante los 3 primeros años de vida para luego ser sobrepasados por las hembras. De hecho, como se mencionaba anteriormente, no hay machos que alcancen los 5 años de edad.

La estimación de los parámetros de las curvas de crecimiento puede estar influida por, entre otros, dos factores: 1) una fuerte desproporción de organismos muestreados entre las distintas clases anuales y 2) una falta de representantes de edades mayores. Por lo que toca al primer punto, más del 60% del total de los individuos pertenecieron a las clases de edad I y II. Estas edades, a su vez, presentan el mayor intervalo de tallas (ver capítulo 8). O sea, una inmensa nube de puntos de valores de la ordenada para una sólo observación de las abscisas. Obviamente para poder ajustar una curva de crecimiento de 3 parámetros se necesitan por lo menos 4 clases de edad. (Una posible solución sería utilizar unidades de tiempo inferiores al año, pero esto implicaría introducir una mayor incertidumbre en la determinación de la edad. Ver Gulland 1983 para una discusión más amplia sobre este punto).

La ausencia de edades mayores es más difícil de explicar. En el

1952



1953

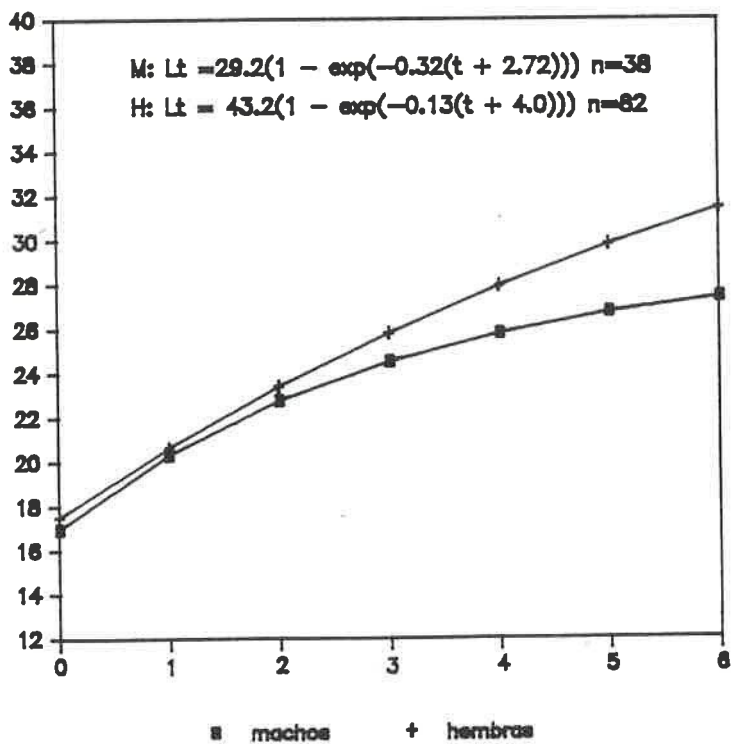
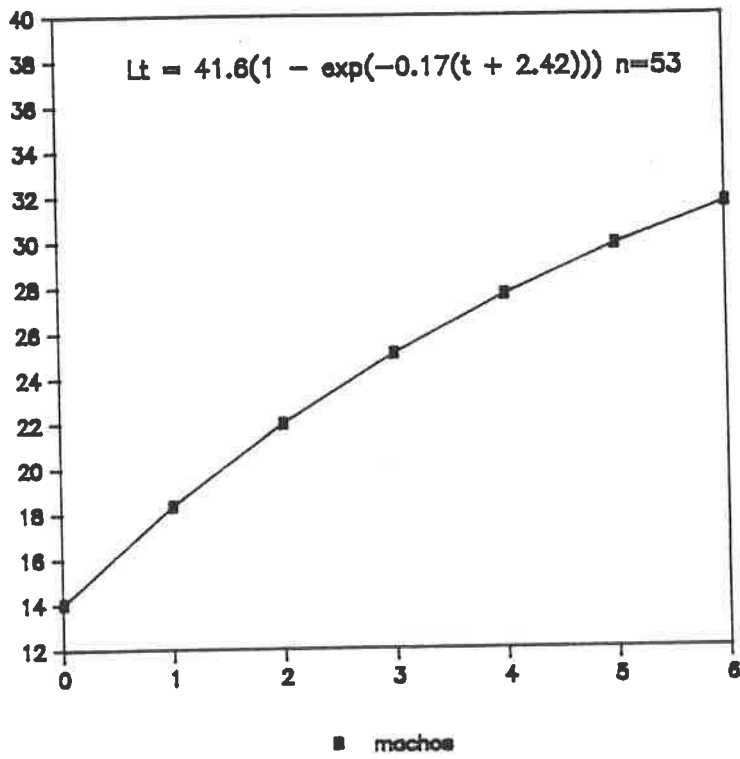


Fig. 9.1 Curva teórica de crecimiento según el Modelo de Von Bertalanffy

1954



1956

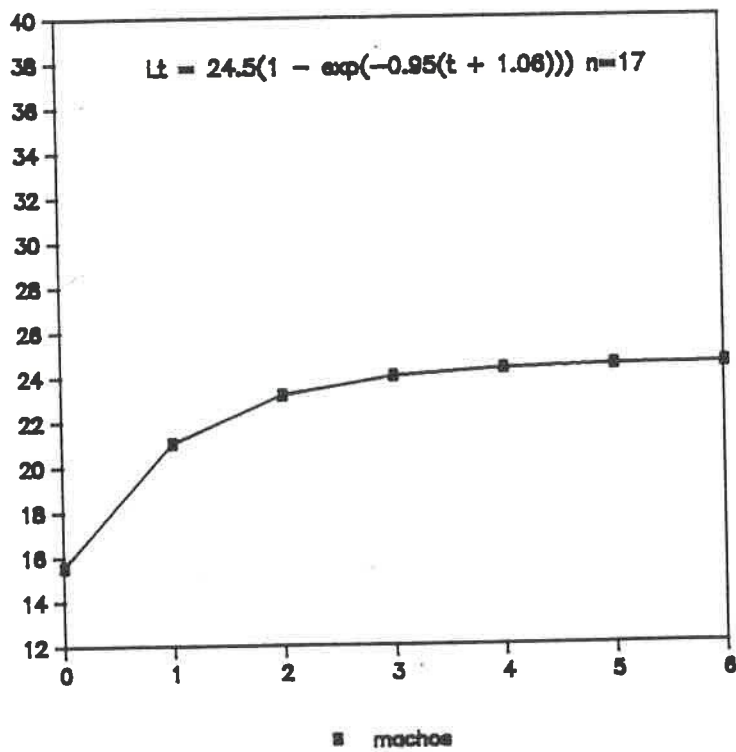
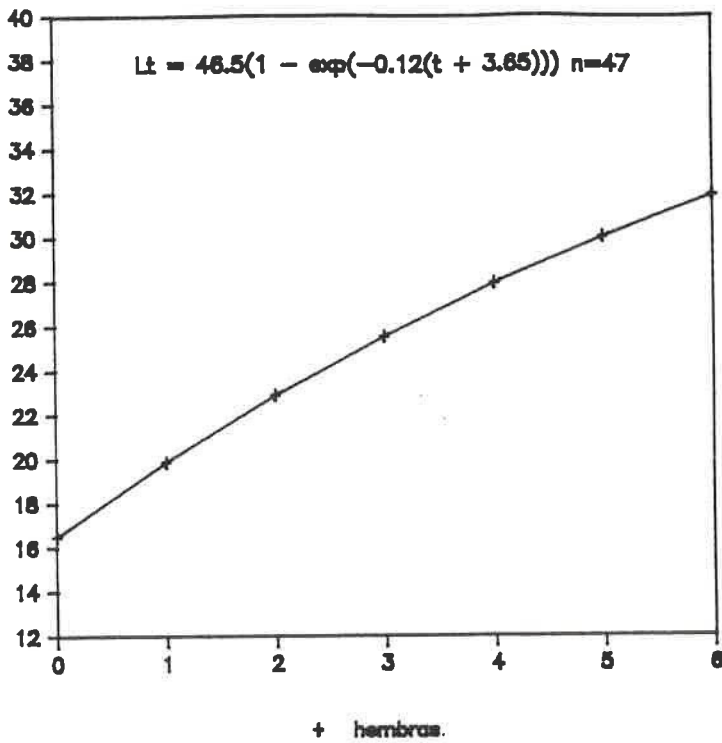


Fig. 9.1.b Curva teórica de crecimiento según el modelo de Von Bertalanffy

1958



1961

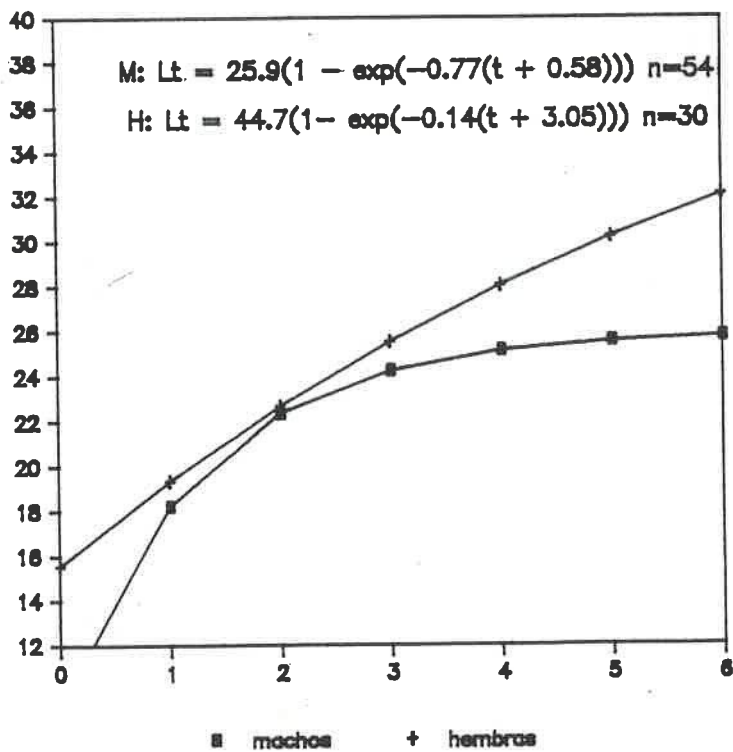
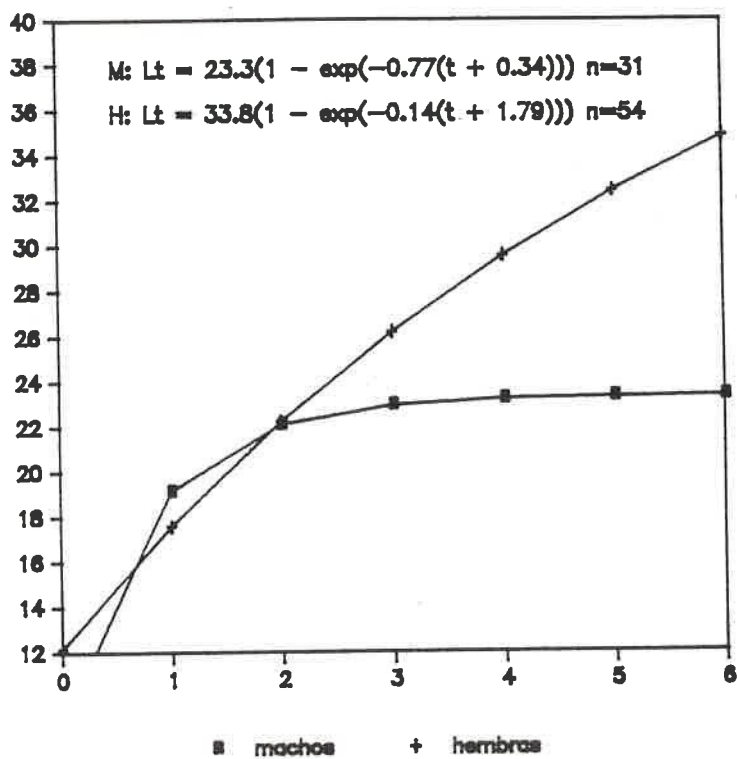


Fig.9.1 c Curva teórica de crecimiento según el modelo de Von Bertalanffy

1962



1964

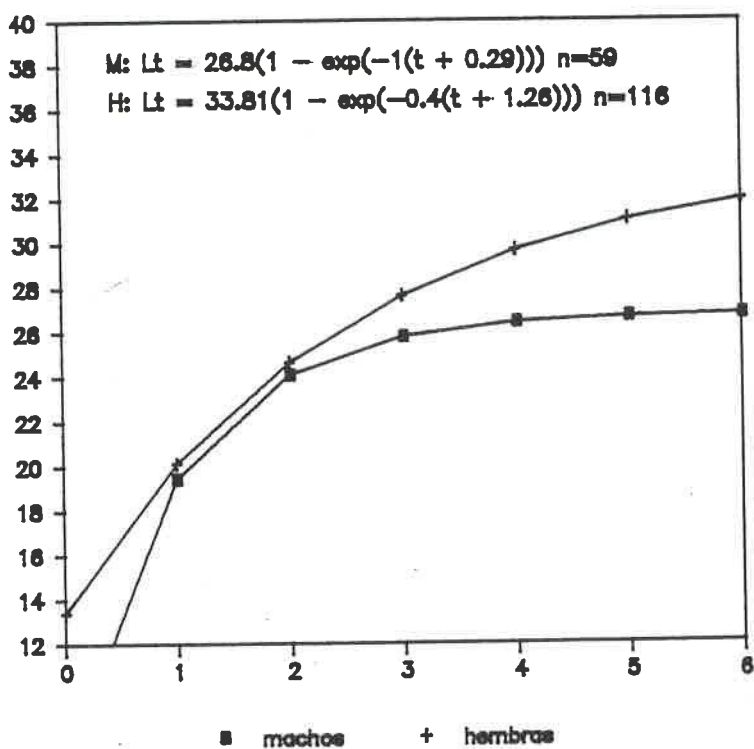
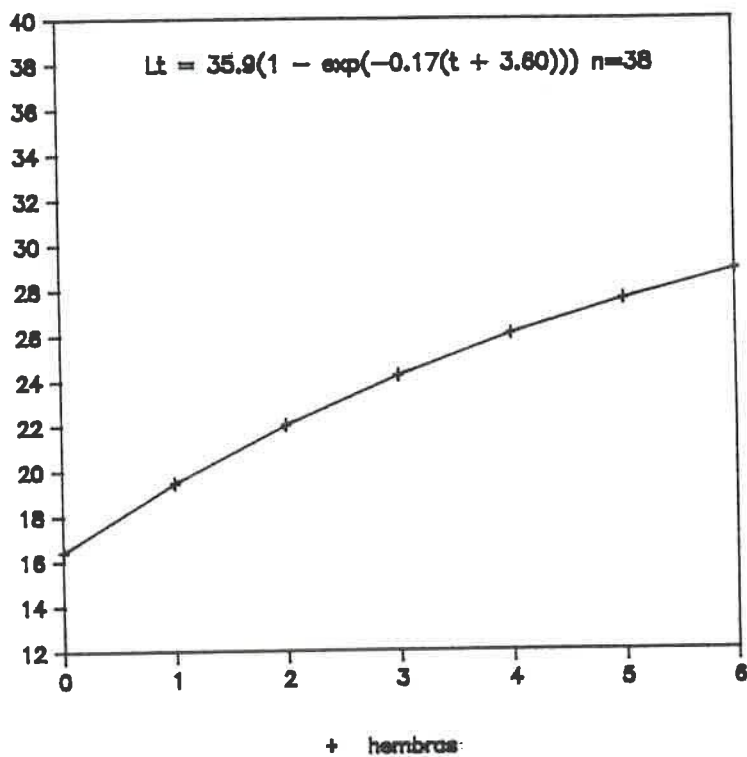


Fig. 9.1.d Curva teórica de crecimiento según el modelo de Von Bertalanffy

1965



1973

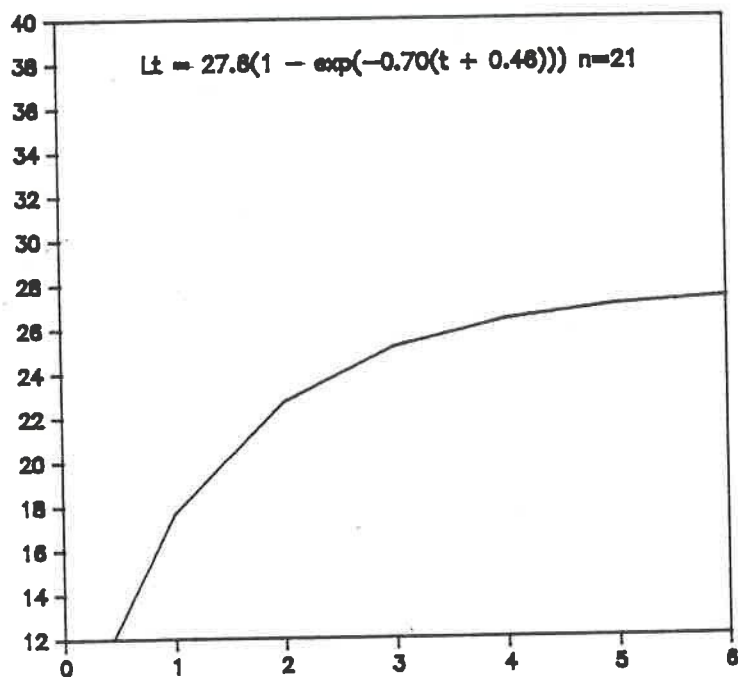
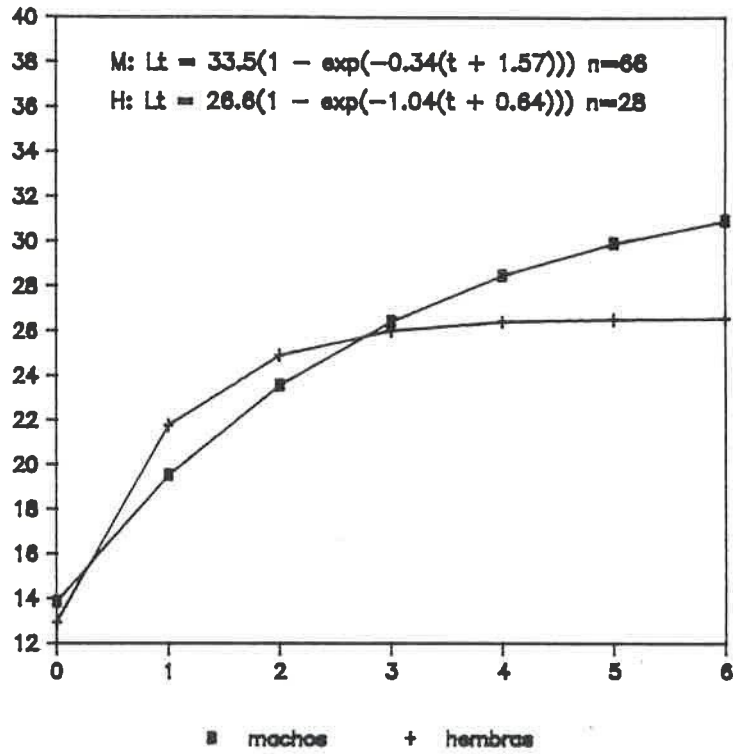


Fig. 9.1.e Curva teórica de crecimiento según el modelo de Von Bertalanffy

1978



1987

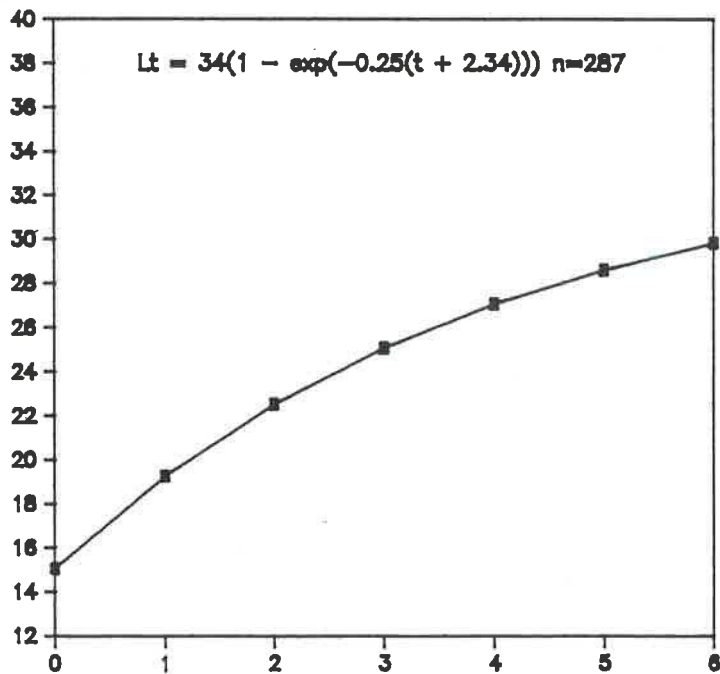


Fig. 9.1.f Curva teórica de crecimiento según el modelo de Von Bertalanffy

TOTAL 1952-1987

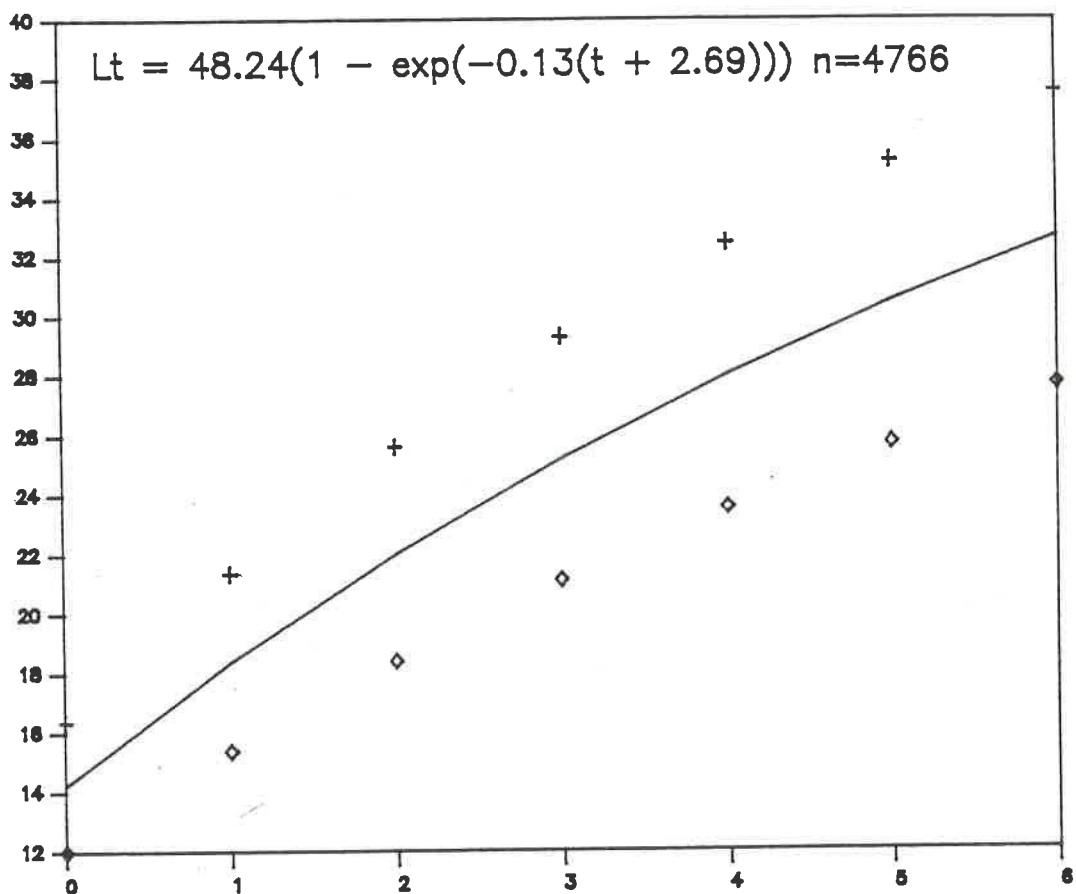


Fig. 9.1.g Curva teórica de crecimiento según el modelo de Von Bertalanffy. Se indica el intervalo de confianza al 95%

Mediterráneo nadie ha reportado organismos de más de 8 años de edad (Matta 1959; Bas 1964; Bas y Morales 1966; Raitt 1968; Frogliá y Gramitto 1981; Crespo y Lucena 1981; Bailey 1982; Orsi Rellini y Peirano 1983; 1985; Veron Jane 1986; Peirano 1986). La cuestión está en que no se sabe si no existen - se mueren de viejos, pues por su tamaño no serían presa fácil- o no se ha mostrado en la zona que habitan. A pesar que la pesca comercial en general se limita a los 800 m de profundidad, se han llevado a cabo campañas oceanográficas a grandes profundidades (como la BATIMAR en la costa catalana, D.Lloris, comunicación personal y en el Mar Ligure, Orsi Rellini y Peirano 1985) y tampoco se han encontrado ejemplares mayores de 41 cm. Una posibilidad más sería que durante la lectura del otolito hubieran pasado desapercibidas algunas bandas de crecimiento o que de hecho se hubieran vuelto totalmente inconspicuas.

En la Tabla 9.2 se presentan la talla media observada y estimada por edad (1 a 5 años) durante el período de estudio. La talla observada (cifra superior a la derecha del año) se expresa con su desviación típica (DT) (Si se desea ver tamaño de muestra ver tablas 8.1 a-g) y corresponde a ambos sexos. La talla estimada (cifra inferior a la derecha del año) se indica por separado para machos y hembras y fue obtenida a partir de los parámetros de la Tabla 9.1. En los años para los que no se contaba con otolitos (1969, 1970, 1971, 1974, 1975, 1979, 1980, 1984, 1985 y 1986) sólo se presenta el valor de la talla estimada utilizando la ecuación global que comprende 4766 observaciones:

$$L_t = 48.24(1.-\exp(-0.13(t-(-2.69))))$$

En general hay bastante concordancia entre las tallas

Tabla 9.2. Talla media observada (con su desviacion tipica, cifra superior) y estimada (M y H; cifra inferior) para las clases de edad 1 a 5 durante el periodo de estudio (ver explicacion en texto).

ANO	1		2		3		4		5	
1952	19.6	1.8	23.7	1.9	25.8	1.4	33.1	0.8		
	20.4	17.1	23.1	20.6	24.4	23.3	25.0	25.3	25.2	26.9
1953	21.4	1.1	23.8	1.8	25.3	1.5	30.1	0.3		
	20.3	20.6	22.7	23.3	24.5	25.8	25.8	27.9	26.7	29.7
1954	18.5	2.0	22.4	1.8	27.4	1.3				
	18.3	17.7	21.3	22.1	25.0	26.2	27.6	30.0	29.8	33.4
1955	21.9	1.1	22.8	1.1	24.5	1.7	28.8	0.7		
	18.5		22.2		25.3		28.1		30.6	18.4
1956	20.2	0.8	22.8	1.2	23.8	1.2	27.9	1.7		
	21.0	14.9	23.1	17.6	23.9	20.2	24.2	22.7	24.2	25.2
1957	18.3	2.0	22.3	2.2	25.3	1.4	28.5	1.7		
	15.3	10.0	19.3	21.8	22.5	25.3	25.6	28.6	28.5	31.6
1958	18.7	1.6	22.3	1.8	25.2	1.1	27.8	10.8	29.0	0.0
	16.9	19.8	20.0	22.8	22.9	25.5	25.7	27.9	28.3	30.0
1959	19.9	1.1			25.2	1.6	27.3	1.6	30.5	0.5
	17.1		20.2		23.2		26.0		28.7	
1960	18.0	2.3	22.8	1.2	24.8	0.7	26.6	0.5		
	17.9	18.8	21.3	21.2	24.5	23.5	27.5	25.8	30.3	27.9
1961	19.2	1.8	22.3	1.7	25.0	1.7	27.5	1.8	29.8	1.6
	18.2	19.3	22.3	22.6	24.2	25.5	25.1	28.0	25.5	30.2
1962	18.0	2.2	22.1	2.0	23.3	1.4	25.2	0.1	32.5	1.0
	19.1	17.6	22.0	22.2	22.9	26.1	23.1	29.5	23.2	32.3
1963	17.9	1.8	21.6	1.7	26.1	0.8				
	18.5		22.2		25.3		28.1		30.6	23.9
1964	16.8	2.0	21.9	2.9	26.4	2.3	29.7	0.4	31.0	2.5
	19.4	20.1	24.0	24.6	25.8	27.6	26.4	29.6	26.6	31.0
1965	17.8	0.8	22.2	1.3	24.1	2.0	29.0	0.8		
		19.4	22.0		24.2		29.6		33.3	
1966			23.6	1.8	26.5	1.8	30.6	1.0	33.0	0.0
	18.5		22.2		25.3		28.1		30.6	
1967	19.5	0.7	23.1	1.1	25.4	1.5	27.2	1.6	32.3	1.6
	16.7	18.7	20.0	21.5	23.0	24.3	26.0	27.1		29.8
1968	16.5	0.5	20.6	1.6	23.1	1.3	26.9	1.7	29.2	1.5
	18.4		21.5		24.4		27.1		29.5	
1969										
	18.5		22.2		25.3		28.1		30.6	
1970										
	18.5		22.2		25.3		28.1		30.6	
1971										
	18.5		22.2		25.3		28.1		30.6	
1972	17.9	0.8	22.1	1.8	26.9	1.8	29.2	1.5		
	18.5		22.2		25.3		28.1		30.6	
1973	18.1	1.3	23.2	1.3	25.1	1.6	27.8	1.8		
	17.6		22.6		25.1		26.3		26.9	
1974										
	18.5		22.2		25.3		28.1		30.6	
1975										
	18.5		22.2		25.3		28.1		30.6	
1976	19.5	1.6	20.5	1.8	25.0	2.7				
	16.5		20.3		24.0		27.4		30.6	
1977	19.9	1.2	21.9	1.6	26.6	2.6	31.1	1.5	31.6	1.7
	18.0		22.1		25.2		28.2		31.0	
1978	19.8	3.2	24.2	1.3	25.5	1.8	28.3	0.5		
	19.5	21.7	23.5	24.8	26.4	25.9	28.4	26.3	29.9	26.5
1979										
	18.5		22.2		25.3		28.1		30.6	
1980										
	18.5		22.2		25.3		28.1		30.6	
1981	17.5	1.2	21.4	1.4	25.8	0.8	29.8	3.0	29.5	10.2
	15.9		20.7		24.6		27.7		30.1	
1982	12.7	3.4	20.4	3.0	22.9	2.4	27.2	2.5	31.6	2.0
	15.9		20.7		24.6		27.7		30.1	
1983	11.6	1.9	25.0	2.0	25.2	2.6	31.5	0.8		
	15.9		20.7		24.6		27.7		30.1	
1984										
	18.5		22.2		25.3		28.1		30.6	
1985										
	18.5		22.2		25.3		28.1		30.6	
1986										
	18.5		22.2		25.3		28.1		30.6	
1987	18.6	2.7	22.5	2.4	26.7	1.9	28.9	2.3	31.8	1.9
	19.2	19.4	22.5	22.8	25.0	26.0	27.0	29.2	28.5	32.3
ALORAL	18.5		22.2		25.3		27.7		31.1	
	18.5		22.2		25.3		28.1		30.6	

observadas y las estimadas. Las diferencias generalmente no pasaron de 1 DT de la talla observada. Esto indica que la discrepancia se debe al factor sexo. Las hembras siempre tuvieron una L_{∞} mayor que los machos. Si la proporción de sexos no es muy diferente de 1, el valor total estará comprendido entre el de los machos y el de las hembras. Esto es así como puede verse en la Tabla 9.2.

Por lo que toca al crecimiento en peso, se intentó describirlo mediante el modelo de Gompertz. En la Tabla 9.3 se presentan los parámetros de este modelo (W_0 = peso hipotético cuando $t_0 = 0$, G y g = parámetros de crecimiento). El mejor ajuste se registró para los datos de 1972 llegando a un $r^2 = 0.88$ y cuyos parámetros presentaron también bajos valores de coeficientes de variación. El valor de $W_0 = 10.4$ g es más o menos el peso promedio de los individuos más jóvenes (10-12 cm de longitud) que se reclutan al arte. Otros años también aceptablemente descritos por el modelo fueron 1978, 1957, 1962, 1964 y poco menos 1987.

Para los otros años el modelo describe pobremente los datos. Esto puede deberse a varios factores entre los que se pueden mencionar los siguientes:

- 1) Falta de individuos más jóvenes. Este problema ya ha sido ampliamente discutido en los capítulos 5 y 8 y como ahí se decía obedece básicamente tanto a la práctica de descarte en altamar que impide sean obtenidos a partir de muestreos de desembarque como a la mayor o menor fuerza de la clase anual que determina que su presencia sea más o menos conspicua.
- 2) Ausencia de organismos de pesos (edades) mayores. Este punto ha sido igualmente tratado al respecto del crecimiento en longitud.

Tabla 9.3. Parametros del modelo de Gompertz de crecimiento en peso con sus coeficientes de variacion (%CV) por año.

ANO	Wo	% CV	G	% CV	g	% CV	r2 ajust.
1952*	30.6	9.4	12.30	252	0.039	281	0.63
1953*	70.3	---	---	---	---	---	---
1954*	17.0	17.6	14.20	283	0.048	318	0.53
1955*	45.2	18.3	15.60	248	0.130	259	0.24
1956*	27.2	18.9	12.40	389	0.031	433	0.67
1957	15.6	11.6	2.79	4.6	0.400	16.5	0.73
1958	19.1	23.8	2.45	10.7	0.340	34.4	0.52
1959*	32.3	8.0	1.45	238	0.024	257	0.72
1960*	39.8	20.9	2.37	>1000	0.009	>1000	0.45
1962	33.6	19.2	3.68	45.7	0.120	77.5	0.73
1963	23.5	16.3	3.00	55.8	0.170	86.6	0.56
1964	8.6	29.7	3.15	6.8	0.650	15.9	0.69
1965*	19.2	---	3.90	---	0.160	---	0.24
1967	63.0	46.3	37.70	>1000	0.006	>1000	0.53
1972	10.4	26.4	3.31	4.7	0.440	23.5	0.88
1976	36.9	17.4	41.20	>1000	0.007	>1000	0.24
1977	31.2	6.0	44.00	>1000	0.009	>1000	0.67
1978	17.6	21.6	2.21	8.5	0.700	15.5	0.75
1987 M.	22.7	10.3	1.88	7.4	0.430	19.2	0.66
1987 F	21.6	14.4	2.81	4.2	0.300	14.8	0.61

* = no converge despues de 50 iteraciones.

Zweifel y Lasker (1976) encontraron que se necesitaban 2 ciclos de curvas de Gompertz para describir el crecimiento de larvas de *Engraulis*. Por su parte Ricker (1979) afirma que obviamente algo más sofisticado que 2 tasas de crecimiento deben controlar el proceso de crecimiento.

Para concluir, cabría apuntar que todas las aseveraciones aquí manifestadas se refieren sólo a la muestra con la que se han efectuado todos los análisis. Dado el gran número de ejemplares muestreados y la considerable longitud de la serie (no hay, al menos publicada, una serie histórica de estas características para ninguna otra especie del Mediterráneo occidental) puede estimarse como representativa de la población pescable. Sobre este punto pueden hacerse dos observaciones: por un lado la captura de individuos por barcos comerciales no es al azar, sino que, evidentemente, los pescadores buscan las zonas de mayor concentración de organismos, fácil accesibilidad, las artes empleadas son más o menos selectivas, etc. Esta no aleatoriedad en el muestreo impediría el empleo de cualquier tipo de técnica estadística desde un punto de vista rigurosamente teórico. Por otra parte, la distribución espacial de esta especie (ver capítulo 4.4) impide considerar al stock explotable como representativo de toda la población natural.

Lo anterior no debe entenderse como una falta de validez a lo aquí expuesto; la principal fuente de información y base de trabajo de las pesquerías en todo el mundo son los muestreos de desembarque (Gulland, 1966; 1983; Ricker, 1975; Holden y Raitt, 1975; Pauly, 1980; 1987; entre muchos otros). Asimismo, la finalidad de la aplicación de un modelo de crecimiento de una especie explotada es describirlo precisamente en la parte de su

ciclo de vida que sufre el proceso de explotación (Gulland, 1983). Suposiciones como el crecimiento asintótico con la edad ayudan más bien a la descripción matemática del fenómeno que a la explicación biológica de éste (Ricker, 1979).

CAPITULO 10 COMPARACION DE LAS TASAS DE CRECIMIENTO

El crecimiento, expresado como el incremento en peso y/o longitud, es el resultado de complejas interacciones de factores internos y externos (ver fig. 1.3). En el Capitulo 1.4 se presentó un breve repaso sobre la posible influencia de determinados factores sobre el crecimiento de peces. La cuantificación de dicha influencia así como el mecanismo exacto de actuación de cada uno es un punto aún oscuro (Ricker, 1979; Brett, 1979, entre muchos otros). Lo que sí se sabe por la Teoría Ecológica es que una misma especie puede reaccionar de manera distinta a un mismo estímulo según las condiciones ambientales de su entorno inmediato. En ese sentido es de esperar cambios en la tasa crecimiento en función de varios factores algunos de los cuales se analizan a continuación.

10.1 Diferencias entre sexos

Los parámetros de las curvas de Von Bertalanffy (VB) de machos y hembras para cada año fueron comparados entre sí utilizando la T^2 de Hotelling. Esta prueba asume que las estimaciones de L_{∞} , k y t_0 de ambos grupos se obtuvieron de 2 distribuciones de probabilidad conjunta normales, con 3 variables y una estructura de varianza común. Esto es necesario para poder obtener la matriz de varianza-covarianza global. Lamentablemente no existe una prueba de normalidad para una distribución de probabilidad conjunta de 3 variables. Sin embargo, un tamaño de muestra suficientemente grande puede compensar una falta de normalidad (Bernard, 1981).

En todos los casos para los cuales el modelo converge (i.e. describe adecuadamente a los datos) la diferencia entre los

parámetros de las curvas de machos y hembras es altamente significativa ($p > 0.01$) (Tabla 10.1).

Los años en los cuales el modelo no converge (1956, 1957, 1959, 1960, 1963, 1976 y 1977) la diferencia entre sexos no es significativa ($p < 0.05$). Desde luego que esto no tiene ningún sentido estadístico y por tanto no modifica lo anteriormente planteado respecto al crecimiento diferencial en machos y hembras de esta especie. También se había hablado antes (capítulo 9) sobre la ausencia de machos mayores de 4 años, hecho que dificulta aún más la comparación entre sexos.

De cualquier manera esto viene a corroborar lo anteriormente encontrado por otros autores respecto al mayor crecimiento de hembras que de machos (ver referencias en Tabla 10.4)

10.2 Diferencias Interanuales

Las poblaciones de peces se encuentran sometidas a condiciones ambientales que pueden variar año con año. Esto a su vez puede provocar cambios en la tasa de crecimiento (k) en la población. En la figura 10.1 se presenta la k en cada año con su intervalo de confianza al 95%. Este valor se computo para toda la muestra colectada en un año calendario y sin distinción de sexos. Para ello se utilizó el programa CREIXMENT (Lleonart 1984, no publicado). También se señala la k global para todo el periodo (1952-1987) obtenida de la misma forma antes indicada. Resulta evidente la variabilidad de la tasa de crecimiento en cada año así como en general un amplio intervalo de confianza. Esto podría deberse, entre otras, a las siguientes causas:

a) falta de ajuste del modelo a los datos. Este punto ha sido reiteradamente tratado en secciones anteriores así que no se

Tabla 10.1 Comparacion de los parametros de la curva de VB entre machos y hembras en cada año durante el periodo de estudio.

año	1952	1953	1954	1955	1956	1957	1958	1959	1960
T2	55.52**	11.34*	n.c	n.c	0.835	0.69	36.61**	0.021	0.042
	1961	1962	1963	1964	1965	1966	1967	1968	1972
	79.13**	260.5	0.001	163.11	n.c	n.c.	n.c	---	---
	1973	1976	1977	1978	1981-83	1987			
	n.c	0.0083	n.c	750.0	n.c	8245**			

--- sin datos

n.c. no computable

* $p > 0.05$

** $p > 0.01$

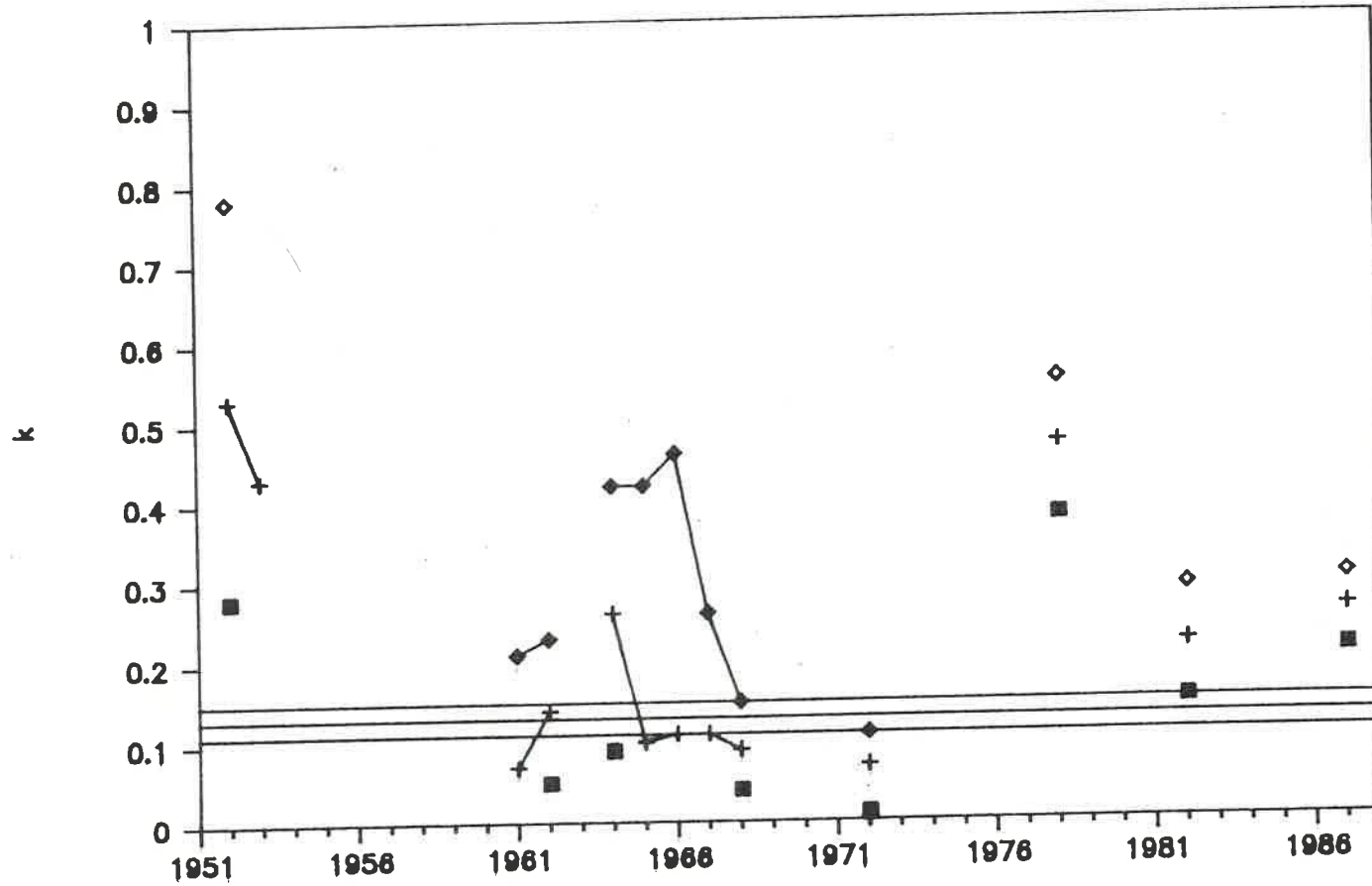


Fig.10.1 Variación de las tasas de crecimiento anual (k) con sus intervalos de confianza al 95%. Las líneas continuas indican la k global para todo el período también con su intervalo de confianza

insistirá más sobre ello. Baste decir que el tamaño de muestra (no. de otolitos) es muy distinto en cada año. Ya que el error típico es función de la desviación típica y de la raíz cuadrada del tamaño de muestra, para una misma desviación, el intervalo de confianza es mucho mayor cuanto menor sea el tamaño de muestra. Obsérvese, por ejemplo, como en 1953, el período 1981-1983 y 1987 el intervalo de confianza es más estrecho gracias al considerable tamaño de muestra.

b) diferencias entre sexos. Como se señaló en la sección anterior, la diferencia entre la tasa de crecimiento de machos y la de hembras es altamente significativa. Por lo tanto, es de esperar que las diferencias entre las tasas de crecimiento para cada año sean considerables cuando se computan conjuntamente para ambos sexos.

c) estructura de edades de la población. A pesar que se parte de la base que la estructura de la población es estable (i.e. la población siempre está compuesta por la misma proporción de organismos de cada edad), ésto no siempre se cumple, o, al menos, la población muestreada puede no reflejarlo. Ya se había señalado (capítulo 8) que la proporción de cada clase de edad depende de la fuerza de la clase anual. Esta diferencia entre cohortes se discute más adelante.

d) factores ambientales naturales y antropogénicos. Establecer una relación causa-efecto resultaría demasiado arriesgado, aunque es evidente su influencia. Este punto se trata extensamente en los próximos capítulos.

10.3 Diferencias entre individuos de una misma cohorte.

Resulta redundante mencionar que los organismos aún nacidos aproximadamente en la misma fecha y lugar y bajo las mismas

condiciones presentaran crecimientos distintos debido a factores genéticos individuales.

En la figura 10.2 se muestran las diferencias entre la talla máxima y la talla mínima observadas en cada clase de edad para las cohortes 1953, 1954, 1956 y 1957. Estas cohortes fueron seleccionadas porque tenían al menos 5 clases de edad y estaban seguidas unas con otras. Como ahí puede verse la diferencia de tallas tiende a disminuir con la edad. Asimismo es notorio que dicha diferencia sea mayor en las cohortes de 1956 y 1957 que en las de 1953 y 1954. Aun cuando ésto debe tomarse con cautela, diferencias de este tipo podrían indicar cambios en las condiciones ambientales en diferentes periodos. Es decir, en condiciones de poca variabilidad las diferencias se esperaría que fueran menores y visceversa.

10.4 Diferencias en las tasas de crecimiento de varias cohortes.

En el capítulo 8.3 se hizo una descripción de la evolución de las cohortes. Aquí se comparan estadísticamente las 3 cohortes mejor representadas: 1953, 1956 y 1976. En la Tabla 10.2 se indican los valores de los parámetros del modelo de VB para cada cohorte con su correspondiente error típico y coeficiente de variación. Para ello se utilizó el programa FISHPARM (Prager et al, 1987).

Las diferencias entre los parámetros son claras y para evaluarlas se empleó la prueba de T^2 de Hotelling (Bernard, 1981) cuyas características ya fueron descritas anteriormente. El error típico de los parámetros estimados es bastante bajo excepto para la L_{∞} de la cohorte de 1956 (ésto viene a reforzar, una vez más, la conveniencia de aplicar modelos de crecimiento a las cohortes

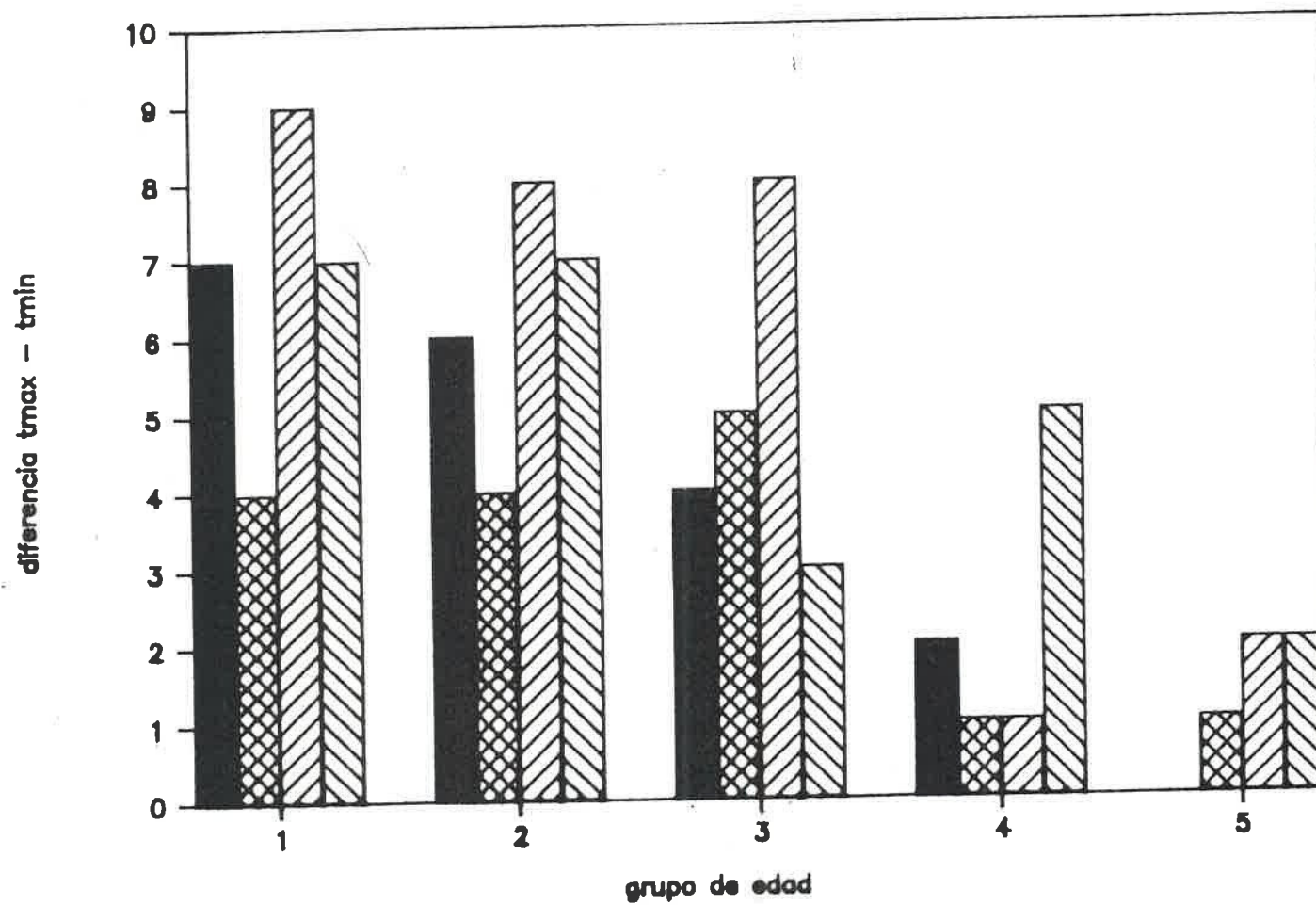


Fig. 10.2 Diferencia (cm) entre la talla máxima y la mínima observadas en cada clase de edad de las cohortes del 53, 54, 56 y 57

y no a los datos de un año. Además de tener más sentido biológico, en general se obtiene una mayor significancia estadística).

Aún cuando las diferencias entre los parámetros de las cohortes son altamente significativas ($p > 0.01$), el valor T^2 observado fue mayor entre las cohortes de 1953 y 1956 y menor entre la de 1956 y 1976. Las consideraciones ya hechas en anteriores secciones y lo claro de las diferencias, harían ocioso hablar más sobre ello.

10.5 Diferencias entre Localidades

Como se mencionaba en la introducción del presente capítulo, una misma especie puede reaccionar de manera distinta a un mismo estímulo según las condiciones ambientales de su entorno inmediato. De ahí que dependiendo de los factores genéticos de la especie exista un punto de 'condiciones óptimas' a lo largo de su área de distribución geográfica y 'condiciones límites' en los extremos de la misma. En el caso de la bacaladilla su distribución geográfica parece estar determinada por condiciones de temperatura y salinidad (ver capítulo 1). E.g. Bailey 1982 sugiere que la temperatura óptima está entre los 3.4 y 4.5 °C. En el Mediterráneo occidental la temperatura a profundidades mayores de 80 m se mantiene todo el año entre los 11 y los 13 °C (ver capítulo 12). Si bien la distinción de stocks dentro de una misma área puede ser más discutible, parece existir un acuerdo general en cuanto a que en el Mediterráneo existe un stock aislado al del Atlántico (Bailey 1982; Bas y Calderon-Aguilera 1989, entre muchos otros).

En la Tabla 10.3 se presentan los parámetros de la ecuación de VB en diferentes áreas. Como ahí puede verse los valores son

Tabla 10.2 Parametros de la curva de VB para las cohortes 1953, 1956 y 1976.
 Se indica tambien el error tipico (S.E) y el coeficiente de variacion (CV) de cada uno y el valor calculado de T2 de Hotelling.

Parametro	Cohorte	Estimado	SE	CV
L inf	1953	30.33	1.50	0.51
	1956	47.09	13.05	0.27
	1976	43.45	4.40	0.10
k	1953	0.35	0.05	0.15
	1956	0.13	0.07	0.51
	1976	0.17	0.04	0.23
t0	1953	-1.56	0.18	-1.16
	1956	-2.72	0.61	-0.22
	1976	-1.56	0.18	-1.16

T2 observada

cohorte	1953	1956	1976
1953	----	2706**	1863**
1956		----	71.90**

** p > 0.01

bastante distintos aún dentro de la misma zona. Así por ejemplo en el Mediterráneo se han determinado tasas de crecimiento que van desde 0.13 (este estudio) hasta 1.03 (Frogliá y Gramitto 1981). En el W de Escocia se ha fijado entre 0.15 (Raitt 1968) y 0.46 (Bailey 1982). Es muy posible que estas variaciones tan grandes puedan deberse tanto al método empleado en la estimación de los parámetros como a las características de las muestras (fecha de muestreo, profundidad, proporción de sexos, composición de edades, etc.) En el Mediterráneo no se han reportado organismos mayores de 7 años mientras que en el Atlántico Norte los hay hasta de 12 años (Kompowski 1978).

Inclusive si, como se ha visto, la diferencia entre sexos es significativa (Robles Pariente 1970; Kompowski 1978; Bailey 1982, este estudio, entre muchos otros) el valor obtenido de la tasa de crecimiento variará considerablemente si se calcula globalmente o por sexos separadamente.

Evidentemente los valores obtenidos, o mejor dicho la precisión de los mismos, dependerá también de lo apropiado que resulte el modelo para describir los datos; en el Mar del Norte donde pueden encontrarse organismos de edad avanzada (> 10 años) y talla considerable (> 40 cm) el crecimiento se muestra asintótico (como lo asume el modelo de VB). Esto se manifiesta en una L_{∞} mayor que la del Mediterráneo. Debido a la correlación negativa entre la L_{∞} y la k , la tasa de crecimiento es mayor en el Mediterráneo que en el Mar del Norte.

En la fig. 10.3 se presenta la curva teórica de crecimiento de Islandia (Kompowski 1978) y la calculada para el Mediterráneo (este estudio). La mayor tasa de crecimiento puede deberse a una temperatura superior. El metabolismo acelerado por la temperatura

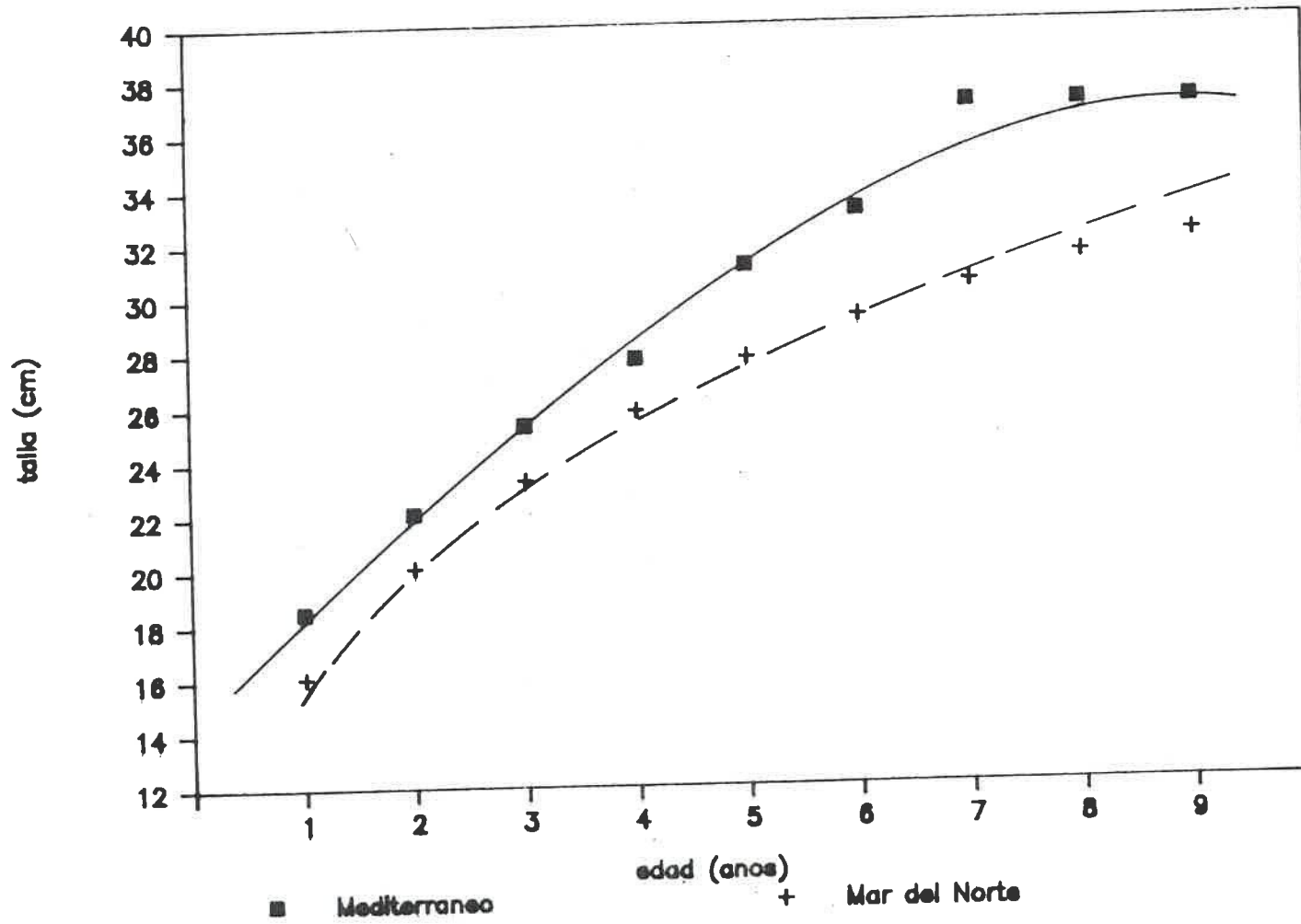


Fig.10.3 Curva teórica de crecimiento de la bacaladilla en el Mediterráneo y en el Mar del Norte

ocasionará un crecimiento más rápido pero poco sostenido. En otras palabras, crecen más rápido pero también mueren más jóvenes. La información disponible parece apoyar esta hipótesis (Tabla 10.4).

La tasa de crecimiento dependerá a su vez de la eficiencia ecológica de la especie (i.e. la cantidad de alimento que es convertida en crecimiento). En los grupos jóvenes del Mar del Norte esta eficiencia es baja (Bailey 1982). En esta zona no se ha estudiado pero aparentemente es alta; como se dijo antes (capítulo 5) el crecimiento en el primer año es bastante activo.

Otros factores tales como cantidad y disponibilidad de alimento, depredación, competencia, presión pesquera, etc. también pueden estar determinando la diferencia en la tasa de crecimiento en ambas zonas.

En la Tabla 10.4 se presenta la talla media por edad de esta especie en varias zonas. Aquí se manifiestan nuevamente las diferencias debidas al área geográfica, método empleado, sexo y, tal vez, período de estudio. A pesar de todo, hay un cierto consenso respecto a la talla que se puede alcanzar en cada edad.

Tabla 10.3. Parámetros de la ecuación de Von Bertalanffy para la bacaladilla según diversos autores.

Area	L_0	k	t_0	Autor
Archipelago Toscano	28,1	0,48	-1,60	Matta, 1959
Mediterraneo Occident.	27,9	0,60	-0,91	Bas, 1964
Adriático	31,9	1,03	-0,10	Froggia y Gramitto, 1981
Costa de Almería	34,2	0,21	-2,58	Crespo, Lucena y García, 1981
Mar Ligurico	M 40,4 F 48,3	0,23 0,19	-1,27 -1,23	Orsi Rellini y Peirano, 1985
Costa Catalana Walford	37,4	0,30	-0,69	Veron-Jane, 1986
Allen	40,3	0,22	-1,29	
Ajuste no lineal	34,0	0,25	-2,69	este estudio
W de Escocia	39,9	0,15	-3,53	Raitt, 1968
Islas Faroe	33,4	0,23	-2,94	Raitt, 1968
Islandia	44,5	0,14	-2,95	Kompowski, 1978
Mar del Norte	34,9	0,24	-1,58	Kompowski, 1978
W de Escocia	M 30,7 F 34,1	0,46 0,36	-1,33 -1,53	Bailey, 1982

Tabla 10.4. Talla media (cm) por edad de la bacaladilla en el Mediterráneo y otras zonas según diversos autores.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Localidad	Autor
20,0	23,1	25,0	26,1	26,9						A, Toscano	Matta, 1959 ¹
19,0	23,0	25,2	26,4	27,0						C, Catalana	Bas, 1964 ¹
21,6	28,2	30,6								Adriático	Froggia y Gramitto, 1981 ³
18,0	21,1	23,6	25,6	27,2	28,5					Almería	Crespo, Lucena y García 1982 ¹
18,0	20,9	26,2	29,2	29,2	29,5					M M, Ligurico	Orsi Rellini y Peirano, 1983 ¹
	22,6	28,2	31,0	34,5	34,7	36,2				F	" "
16,5	21,5	25,4	28,5	30,9						M M, Ligurico	Orsi Rellini y Peirano, 1985 ¹
16,1	21,5	25,9	29,7	32,8	35,4	37,5				F	" "
15,0	20,9	25,2	28,4	30,8	32,5					C, Catalana	Veron-Jane, 1986 ^{1,0}
16,2	21,0	24,9	28,0	30,5	32,5					" "	1.1
15,3	21,9	24,5	27,6	31,1	32,6					" "	1.2
18,5	22,1	25,3	27,7	31,1	33,1	37,0					este estudio ^{1,2}
18,8	22,0	26,3	31,2	32,0	34,7					♀ M, Ligurico	Peirano, 1986 ¹
20,9	23,9	30,0	33,2	35,3	38,3					♂	" "
18,9	23,4	25,9	27,2	28,1	29,2	31,4	33,3	34,2	35	W Escocia	Raitt, 1968 ¹
19,5	23,2	25,4	26,2	28,2	28,2	29,8	30,5	31,8	34	I, Faroe	" "
20,4	23,6	25,4	26,8	28,3	29,1	30,0	30,6	32,2	35	Islandia	" "
21,0	23,4	26,3	28,0	30,8	34,0					Noruega	Zilanov, 1968 ¹
18,1	20,6	24,4	26,6	34,9	35,9	38,6	39,1	39,5		N España	Cendrero, 1967 ¹
20,1	22,9	24,8	26,9	30,3	35,6					NW España	Robles, 1968 ¹
	17,1	21,6	24,6	27,0	28,2	29,3	29,8	29,6	29	M W de 68	Pawson <i>et al</i> , 1975 ¹
		23,6	26,0	28,4	30,6	31,2	31,2	31,7	32	F	" "
	18,0	22,0	25,0	27,0	28,5	29,5	30,0	30,2	31	M 44° N-61° N	Pawson <i>et al</i> , 1978 ¹
	19,0	24,0	28,0	29,0	30,0	31,5	32,0	35,0	35	F	" "
18,9	22,2	25,1	27,7	29,8	31,8	34,5	34,9	36,1	37	Islandia	Kompowski, 1978 ²
16,1	20,1	23,3	25,8	27,7	29,2	30,4	31,4	32,1	33	Mar del Norte	" "
18,9	21,9	24,2	26,6	27,7	28,9	29,3	30,6	29,9	31	M W Escocia	Waburton, <i>et al</i> , 1979 ¹
19,2	22,0	25,3	25,8	27,8	29,3	31,2	32,7	32,9	33	F	" "
20,2	24,0	26,5	28,0	29,0	29,6	30,0	30,3	30,4	31	M W Escocia	Bailey, 1982 ¹
20,4	24,5	27,4	29,4	30,9	31,8	32,5	32,9	33,3	34	F	" "

M machos

F hembras

Método empleado para la estimación

¹ Medida directa

^{1.0} Método de Ford-Walford

^{1.1} Método de Allen

^{1.2} Media de la observada

² Retrocálculo

³ Análisis de frecuencia de tallas

♀ 1985

♂ 1978 - 1982

CAPITULO 11 RELACION CRECIMIENTO (TALLA) - DESARROLLO DEL OTOLITO

En los capitulos anteriores se ha estimado el crecimiento a partir de la talla del organismo. Otra forma de hacerlo es utilizando alguna estructura que se relacione con la talla. La condición para su utilización es que se relacionen linealmente entre sí y que se valide el método para efectos de determinación de edad. El otolito en esta especie cumple con ambos requisitos.

11.1 Diseño Experimental

En todo tipo de investigación es fundamental plantear a priori claramente las hipótesis de trabajo, el desarrollo experimental que se va a seguir (manipulación de las variables) y el tratamiento estadístico que se va a emplear para demostrar la validez de las hipótesis. Esto ultimo incluye, por un lado, elegir el nivel de significancia (error permitido) segun la naturaleza del estudio y por otro considerar la variabilidad natural intrínseca en el sistema. El objeto del presente capítulo es determinar la relación que existe entre el tamaño del otolito y la talla del individuo para lo que fue necesario definir un patron de medida y un tamaño de muestra adecuados.

11.1.1 Eleccion del eje de medición.

Dada la morfología irregular del otolito, es imprescindible realizar todas las medidas a lo largo del mismo eje, ya que de lo contrario no sería posible realizar comparaciones; el ancho de una misma banda de crecimiento varía notablemente segun el punto en el que se tome la medida. Como se dijo en el capítulo 2, los otolitos eran incluidos en resina plástica y posteriormente cortados transversalmente en nivel del

nucleo para su posterior medición.

Con el fin de determinar el eje de medida con menos variación, se escogieron al azar 30 cortes de otolitos de entre los que presentaban las bandas de crecimiento más conspicuas y el corte más preciso. Estos otolitos pertenecían a organismos de edades entre 1 y 5 años y tallas de 15.5 a 36 cm. de longitud total.

En cada otolito se tomaron 3 medidas de una misma estructura (diámetro, nucleo y bandas de crecimiento) a lo largo de 3 ejes: uno en sentido antero posterior (eje 1), otro perpendicular al anterior (eje 2) y uno más en la bisectriz de los dos anteriores (eje 3), o sea diagonalmente (ver figura 11.1).

De aquí en adelante se seguira la siguiente nomenclatura:

L1 - diámetro máximo del otolito (tomado transversalmente a la altura del nucleo)

N - Nucleo

Hi - Zona hialia (banda de crecimiento de otoño e invierno asociada al período de crecimiento lento)

O_i - Zona opaca (banda de crecimiento de primavera y verano asociada al período de crecimiento rápido.

i = 1,2,3,.. e.g. H1 = primera banda de crecimiento invernal; O3 = tercera zona opaca, etc.

En la Tabla 11.1 se presentan los coeficientes de variación de las medida realizadas a lo largo de cada eje en el nucleo y zonas de crecimiento. De ahí se deduce que el eje más apropiado para realizar las medidas es el 1. Además de presentar los menores coeficientes de variación es a lo largo del cual las zonas de

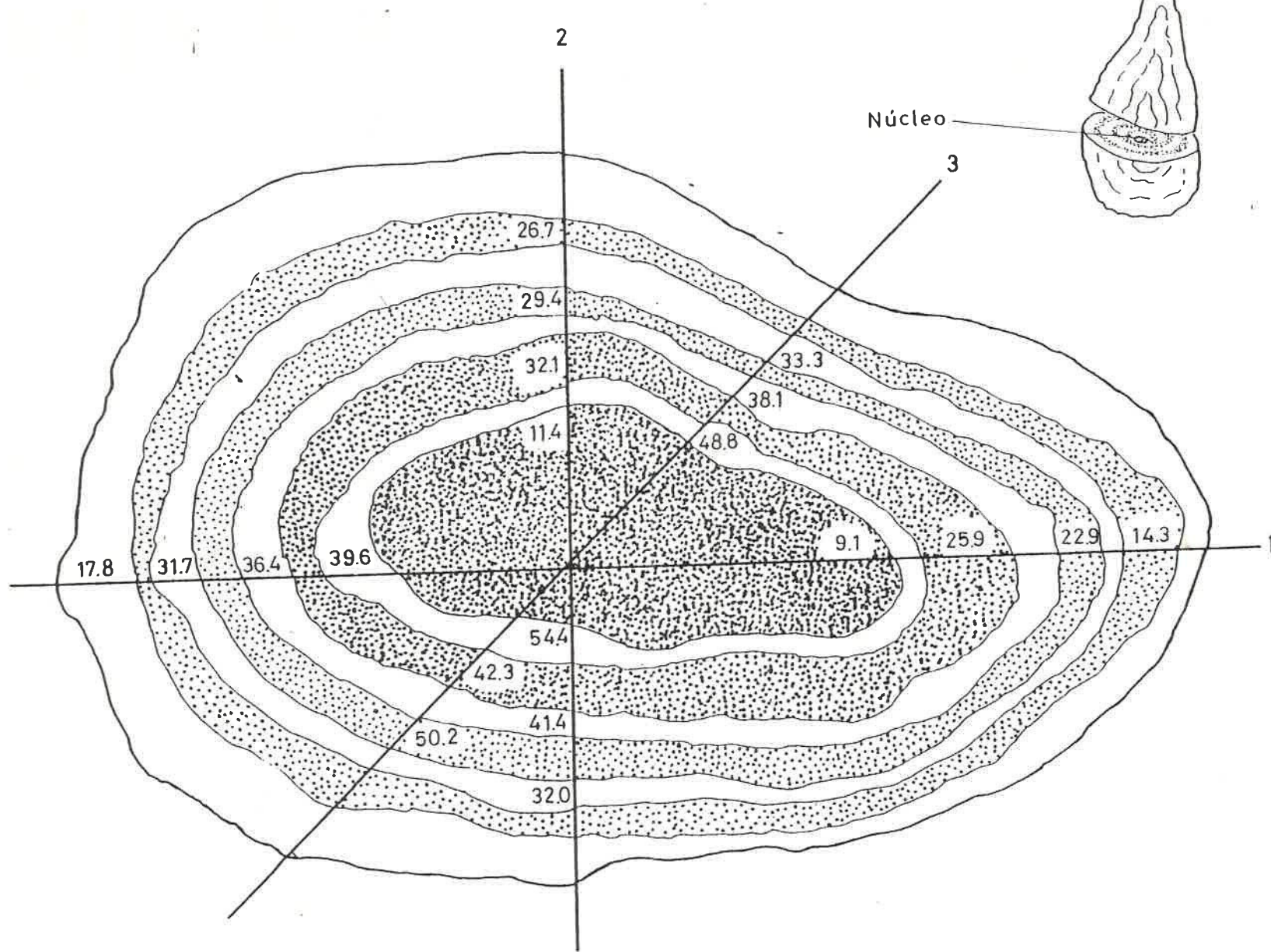


Fig.11.1 Esquema del corte transversal de un otolito de bacaladilla. Se indica el coeficiente de variación (%) de la medida de cada banda de crecimiento en los 3 ejes de medida

Tabla 11.1 Coeficientes de variación (%) del Núcleo (N) y bandas de crecimiento (Hi; Oi) en los 3 ejes de medida

n	est.	eje 1	eje 2	eje 3
22	N	9.1	11.4	
21	H1	39.6	54.4	48.8
19	O1	25.9	32.1	42.3
18	H2	36.4	41.4	38.1
17	O2	22.9	29.4	50.2
14	H3	31.7	32.0	33.3
8	O3	14.3	26.7	
6	H4	17.8	41.4	
5	O4	14.1	49.6	
promedio		23.5	35.4	42.5

crecimiento alcanzan el mayor grosor y por tanto se pueden medir con mayor comodidad y precisión. Este mismo eje ha sido utilizado también por otros autores en trabajos similares (e.g. Bas y Morales 1966; Kompowski 1978).

11.1.2 Determinación del tamaño de muestra

La determinación del tamaño de muestra es un problema común y muchas veces difícil de resolver en cualquier tipo de investigación. Hay muchos factores que deben considerarse entre los que destacan los logísticos, costos y tiempo. Muchas veces se piensa que 'cuanto más grande mejor' pero eso no siempre es cierto ya que depende del tipo de distribución de la población (Green, 1979).

Desde el punto de vista estadístico, Snedecor y Cochran (1980) proponen el siguiente criterio para determinar el tamaño de muestra:

1. Decidir el error deseado en la estimación.
2. Decidir el error en los límites de confianza

Para un 95% de confianza en las estimaciones el tamaño de muestra 'n' para el caso de una distribución normal puede calcularse como $n = 4S^2/L^2$

donde S^2 es la varianza de la muestra y L el error permitido en la media de la muestra.

En el caso de que $n > 10\%$ de N (tamaño de la población), se utiliza la siguiente corrección:

$$n' = n / (1 + \phi) \text{ donde } \phi = n/N$$

Sin embargo, muchas veces no se tiene una estimación de la varianza de la población para poder calcular 'n'.

Empleando los mismos datos que para la determinación del

eje de medición y aplicando la formula antes mencionada tenemos lo siguiente:

estructura	varianza	No. de otolitos	
		leídos	requeridos
H1	3.143	21	30
O1	7.521	19	40
H2	0.904	18	11
O2	4.533	17	24
H3	0.964	14	10
O3	1.188	8	11
H4	0.472	6	5
O4	0.560	5	6

Cabe mencionar que el error permitido (L) considerado para los calculos de la media de cada estructura es de 0.0167 mm. Este valor es la mitad de una división del micrométrico a 30 X. Podría pensarse que, para conseguir mayor precision, sería recomendable realizar las medidas a mayor aumento. Sin embargo, esto no es asi; cuando se usan mas de 30X se pierde la definición del contorno de la banda de crecimiento y por tanto no puede saberse cuando termina una banda y empieza otra. O sea que el número teórico de otolitos necesarios para determinar la media de cada estructura con un 95% de confianza está calculado con el máximo rigor posible (dadas la limitaciones físicas del instrumento de medicion) y por tanto está sobreestimado.

En la Tabla 11.2 se presenta la descripción estadística de los otolitos cuyas medidas se emplean en posteriores análisis (se midieron muchos más pero fueron desechados por dudosos).

Utilizando el ábaco de Altman (1982) y considerando el total de las medidas (más de 800) y un nivel de significancia (alfa) de 0.05, se obtiene un poder superior al 95% (el poder de una prueba, $1 - \beta$, se define como la posibilidad de no cometer un error de Tipo II, i.e. rechazar una hipótesis nula que es falsa. Como se sabe, los errores de tipo I y II estan inversamente correlacionados entre sí por lo que tiene que

Tabla 11.2. Descripción estadística de las medidas del núcleo y bandas de crecimiento del otolito de la bacaladilla (1:0.0334). Período 1952-1987.

	DN	H1	O1	H2	O2	H3	O3	H4	O4	H5
n	563	439	367	303	220	164	97	57	18	16
n min	304	74	60	44	37	27	28	16	18	32
media	54.63	5.23	5.79	3.95	4.05	3.18	3.74	2.95	3.28	1.50
std	4.37	1.95	2.16	1.67	1.53	1.32	1.34	1.07	1.15	1.58
var	19.08	3.81	4.68	2.79	2.34	1.75	1.80	1.14	1.31	2.50
s.e. 95%	0.36	0.20	0.20	0.19	0.20	0.20	0.27	0.28	0.53	0.77
%s.e./med	0.65	3.81	3.49	4.76	4.99	6.36	7.13	9.39	16.14	51.65

n = número de otolitos medidos

n min = número de otolitos requeridos para obtener una media al 95% de confianza

media = valor medio de todas las observaciones

std = desviación típica

var = varianza

s.e. 95% = error típico al 95% de confianza

%s.e./med = porcentaje del error típico al 95% con respecto a la media

asumirse un compromiso entre ambos). En este sentido puede afirmarse que con 50 mediciones de cada estructura se consiguen valores medios de las mismas al 95% de confianza. El poder se sitúa en un 60%, pero haciendo 100 lecturas apenas se pasa al 75% y el trabajo es excesivo.

Otro punto crucial para este tipo de estudios es la fecha de muestreo. Según Gutreuter (1987) los organismos deben colectarse justo antes de la formación de la banda de crecimiento. En el presente trabajo en general se desechó la medida de la banda marginal ya que para efectos de retrocálculo podría subestimarse la talla al no estar totalmente formada la banda de crecimiento.

Para el caso de la bacaladilla del Mediterráneo Occidental puede recomendarse el mes de febrero como el más apropiado. Además de estar empezando el período de crecimiento activo (ver capítulo 7) es la época de freza por lo que se podrían aprovechar las muestras para otros estudios. En el caso de estudios de estimaciones de crecimiento estacional, septiembre sería un mes adecuado para muestrear; el período de crecimiento rápido debe haber acabado y los individuos nacidos en ese año deben estar reclutados, lo que también es útil para otro tipo de estudios.

11.2 Modelo estimador del crecimiento a partir de la relación entre la longitud del pez y el tamaño del otolito

La talla de los individuos en varias edades obtenidas a partir de estructuras calcificadas frecuentemente se utiliza para determinar el crecimiento. Ahora se trata de hacerlo a partir de la relación entre el tamaño del otolito y la longitud del pez. Como se dijo, es necesario que exista una relación conocida entre

la estructura elegida y la talla. Usualmente se emplea la escama o el otolito (Kompowski 1978; Casselman 1987; Gutreuter 1987; Rice 1987; Weisberg y Frie 1987; Doyle et al 1987; entre muchos otros).

Una ventaja del empleo de otolitos radica en que mientras los otolitos se forman desde la etapa embrionaria, las escamas aparecen mucho despues en la vida del pez. El otolito registra la información de todos los eventos que suceden en la vida del pez, por lo que se le ha dado en llamar "el carnet de identidad del pez".

11.2.1 Relación talla - diámetro del otolito.

Con el fin de encontrar la relación entre la talla del organismo y el tamaño del otolito se llevo a cabo una regresion lineal simple entre estas variables. La talla se refiere a la longitud total del organismo medida en fresco. El diámetro del otolito fue medido en el corte transversal con ayuda de un micrometro, segun se describió anteriormente. Se considero el total de la muestra. Esto incluye 806 mediciones de individuos cuyas tallas estaban comprendidas entre 4 y 36 cm de longitud total y 0 - 6 años de edad. Dicha relación queda definida por la siguiente ecuación:

$$L1(\text{mm}) = 0.486617 + 0.146163 \text{ talla (cm)};$$

$r^2 = 0.87$; error estimado: 0.24 mm (Fig 11.2). Para ver si cumplian las condiciones del análisis de regresion en cuanto a la normalidad del error se graficaron los residuos de la diferencia entre el diámetro del otolito observado y el estimado. En la gráfica 11.3 puede verse que no hay una anormalidad fuerte por lo que puede afirmarse que el modelo con error aditivo es correcto.

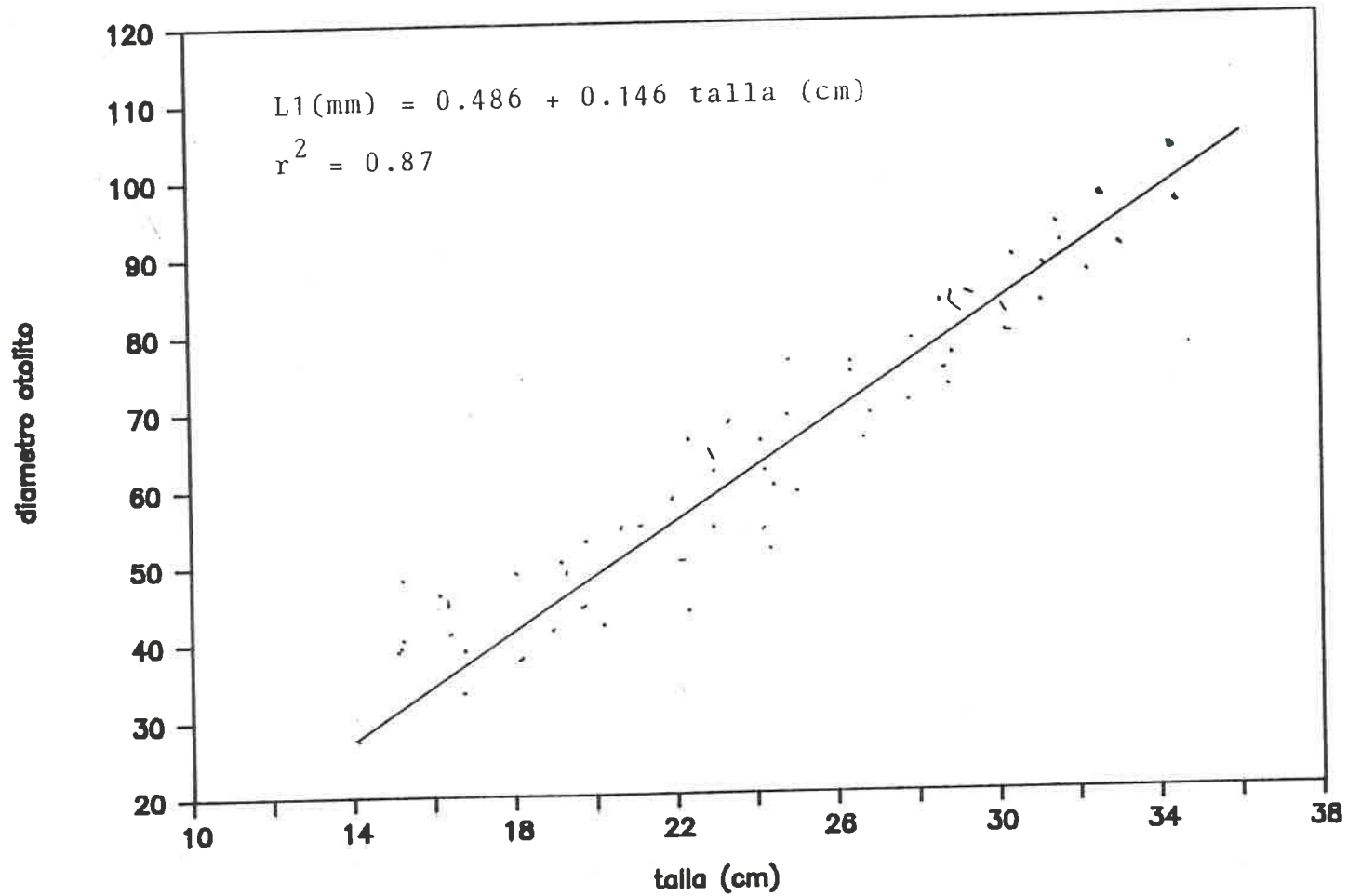


Fig.11. 2 Relación entre la longitud total (cm) de la bacaladilla y el diámetro del otolito (1:0.0505 mm)

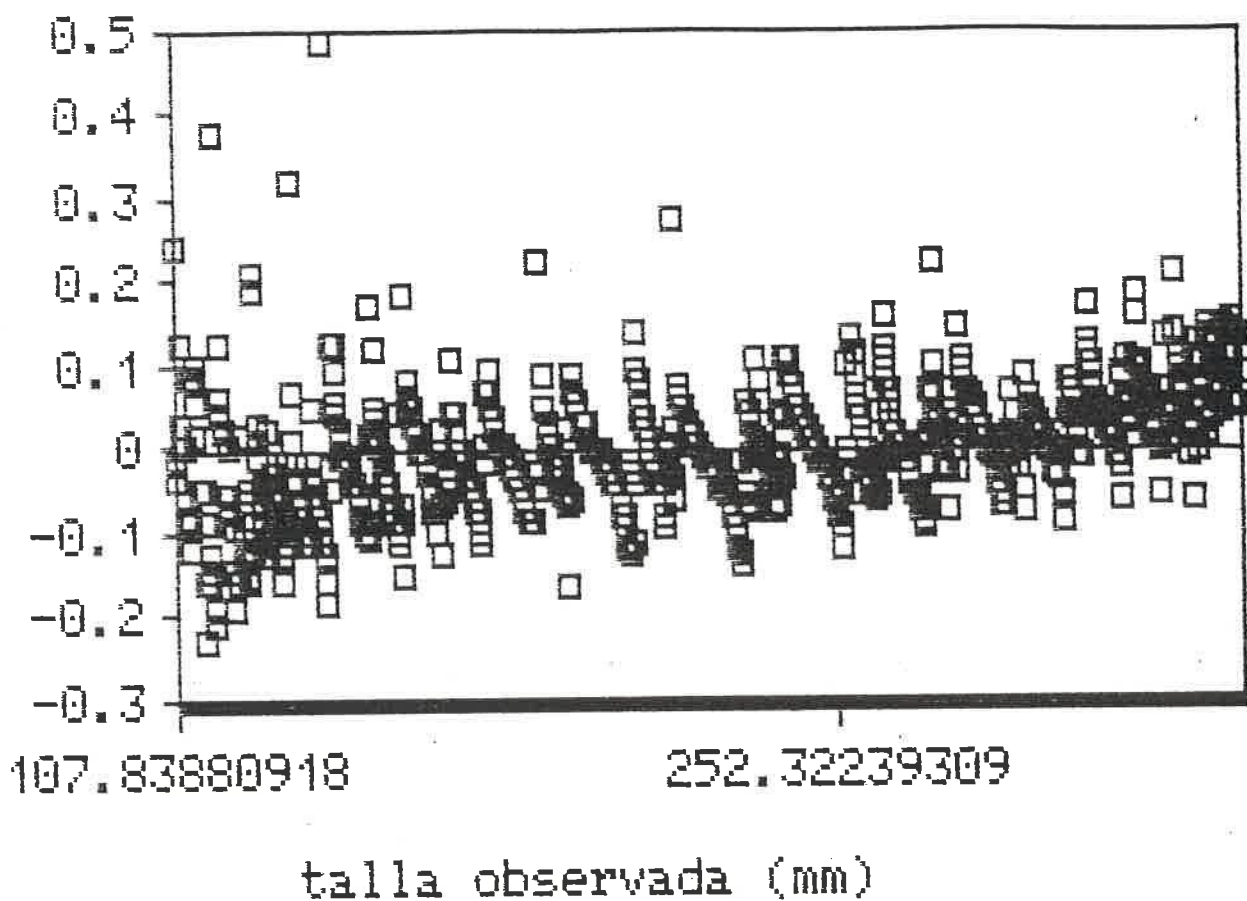


Fig.11.3 Análisis de residuos de la regresión talla vs tamaño del otolito

Esta comprobación es fundamental cuando se presenta un modelo estocástico y no determinístico (Draper y Smith 1966; Zahr 1974; Butterworth et al 1989).

Para esta misma especie otros autores han encontrado las siguientes ecuaciones para expresar la relación talla-tamaño del otolito:

$$y = 1.253 + 0.0115x$$

donde y es la anchura del otolito y x la longitud total del pez, ambas medidas en mm (Robles Pariente 1970). Por su parte Kompowski (1978) la define como

$$V = 0.06959 \text{ l.t.} + 0.18347, r^2 = 0.99$$

donde V es la longitud del radio del otolito (mm) y l.t. es la longitud total del pez (cm). Petrakis (comunicación personal) pone la talla en función del radio del otolito y la expresa como:

$$\text{l.t.} = 49.12 + 3.267 V; r^2 = 0.943$$

donde l.t y V son como se definió anteriormente.

Las diferencias en los valores de la ordenada (corrección por alometría) pueden deberse al intervalo de tallas empleado para el cálculo de la regresión. El valor de la pendiente (coeficiente de la talla) indica la proporción de cambio entre ambas variables. El valor más alto para la población del Mediterraneo podría significar un crecimiento bastante activo.

En nuestra zona de estudio Veron-Jane (1986) empleo un modelo potencial para describir esta relación mismo que expresa como

$$y = 0.07213 x^{0.8761}$$

donde x es la longitud total del pez (cm) y y la longitud total del otolito (mm). Este modelo puede resultar más apropiado ya que se trata de un caso típico de alometría. Cabe señalar que un

modelo matemático tiene como función describir un fenómeno biológico y por lo tanto debe ser el modelo el que se ajuste a los datos y no a la inversa. Unos mismos datos pueden estar mejor o peor descritos por un modelo según su naturaleza y las propiedades del modelo. En este caso concreto el modelo lineal puede servir cuando se trabaja con un determinado intervalo de tallas - que correspondería a la parte semilineal de un modelo potencial - pero sus parámetros cambiarían según los grupos de tallas con los que se cuente. El fenómeno de Rosa Lee se deriva precisamente de la observación de dicha autora (Lee 1912) del intercepto positivo en una regresión talla - diámetro de la escama. Según Casselman (1987) eso no es correcto, dado que se han reportado interceptos negativos, y que mas bien se debe al reducido tamaño de muestra empleado.

Otro punto a favor del uso del modelo potencial, mejor conocido en el conteto de estudios de crecimiento como **fórmula alométrica de Huxley**, es que no es función del tiempo (el término t (tiempo) no aparece para nada en la fórmula). El exponente de X o índice de alometría es la **constante de proporcionalidad** en la forma diferencial de la fórmula alométrica. Esto lo único que indica es que la tasa de crecimiento relativo de Y es proporcional a la tasa de crecimiento relativo de X y no dice nada respecto a la **velocidad** del crecimiento.

11.2.2. Relacion edad - diámetro del otolito

También se calculo la relación entre la edad y el tamaño del otolito, misma que queda definida por la siguiente ecuacion:

$$L1 \text{ (mm)} = 2.7288 + 0.4912 \text{ edad (años)}.$$

El coeficiente de determinación baja a 0.77 y el error estimado aumenta (0.319) (Fig 11.4). Esto es comprensible ya que la talla

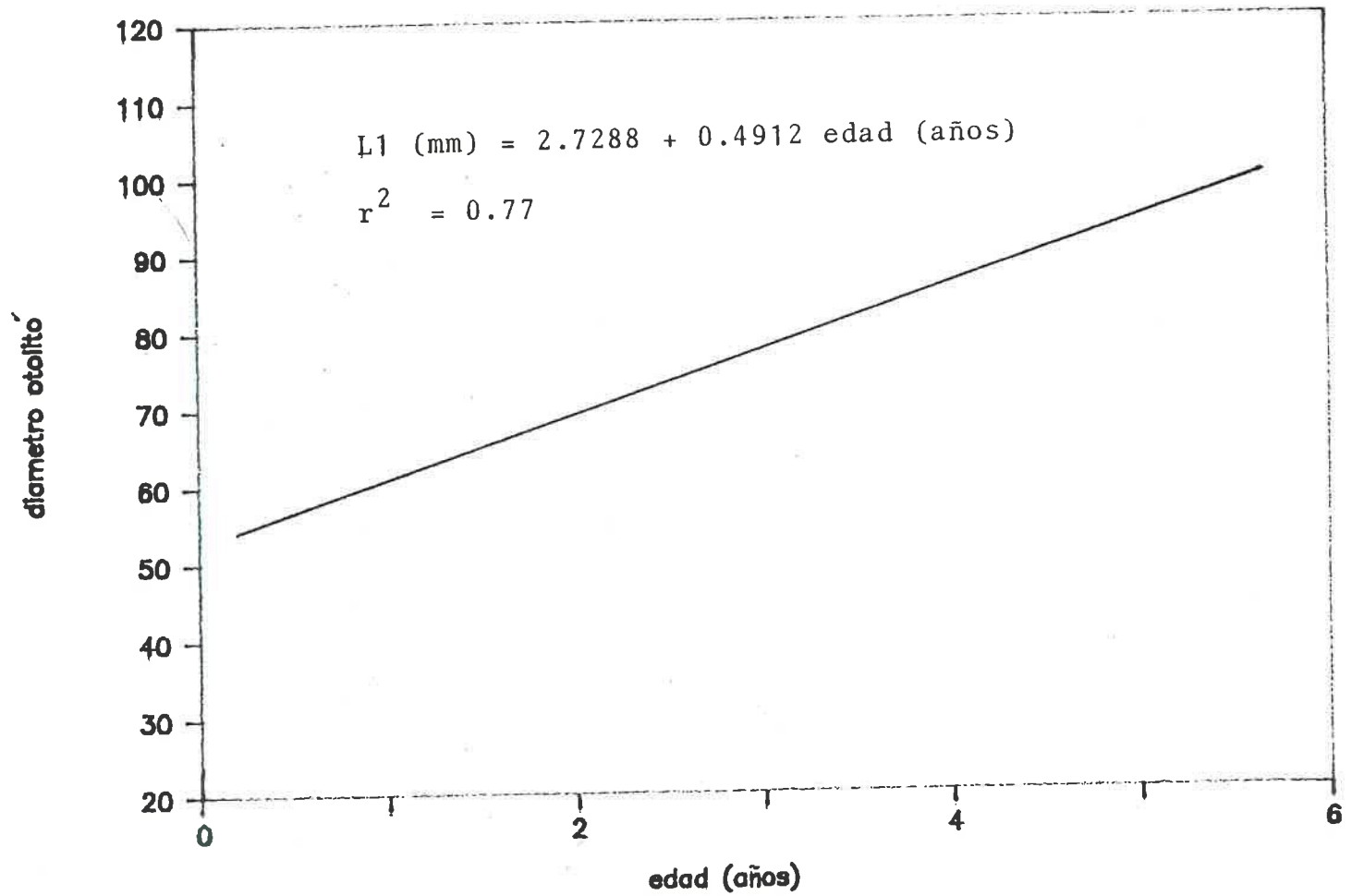


Fig. 11.4 Relación entre la edad (años) de la bacaladilla y el diámetro del otolito

no es una función lineal de la edad y el intervalo del tamaño del otolito que puede tener cada talla es mucho menor que el que puede tener cada edad. Esto se ve en el coeficiente de variación que en general es bajo y tiende a disminuir con la edad como puede verse a continuación:

Tabla 11.3 Relación entre el coeficiente de variación de la talla y diámetro del otolito y la edad

	edad						
	0	1	2	3	4	5	6
talla	13.73	10.93	9.24	9.60	8.58	6.93	3.49
L1	16.49	8.74	8.17	7.08	5.39	5.00	5.70

11.2.3. Variación de la intensidad de crecimiento con la edad.

El crecimiento es un proceso continuo en la vida de cualquier organismo si bien, evidentemente, tiende a disminuir con la edad. En el capítulo 7 se vio que el crecimiento de esta especie presenta claras variaciones estacionales.

Dado que existe una relación lineal entre la talla del pez y el tamaño del otolito, puede asumirse que el grosor de cada banda de crecimiento indica el incremento en la talla del pez. En la figura 11.5 puede apreciarse tanto la estacionalidad del crecimiento como la tendencia del ancho de banda a disminuir con la edad. Esta relación puede expresarse con la regresión

$$y = 0.198004 - 0.0147x$$

donde x es la banda de crecimiento que se considere (H1 = 1, O1 = 2, etc.) mientras que y es el ancho (en mm) que presentara dicha banda de crecimiento. El ajuste es bueno (R2 = 0.89; error estimado = 0.016570) y estima que el ancho de banda a partir de los 7 años de edad es practicamente nulo. En los ejemplares de la

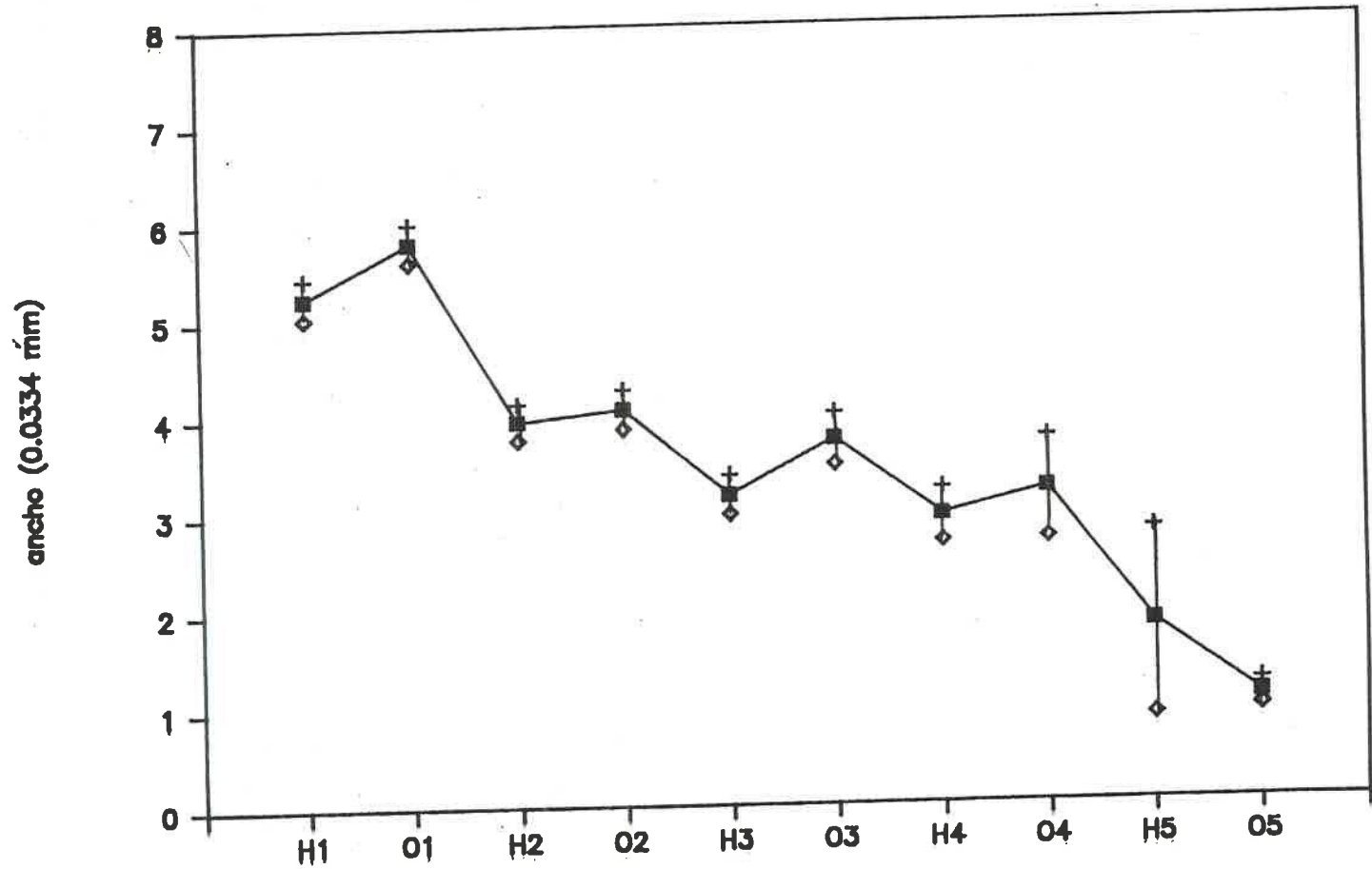


Fig. 11.5 Variación del ancho de banda de crecimiento con la edad. Promedio de toda la serie. Se indica el intervalo de confianza al 95%

muestra de la poblacion con la que se trabajo esta fue la edad máxima encontrada y en el Mediterraneo es también la máxima reportada. Por otra parte, y como se discutir más adelante, el método de retrocalculo (al menos con la metodología empleada en el presente estudio) pierde significancia para organismos mayores de 5 años.

11.3 Obtencion de cronologías o retrocalculo

En dendrocronología, una cronología es una serie de crecimiento obtenida al promediar series individuales (Gutierrez 1986). El objetivo es resumir y hacer representativa la informacion que contienen las series individuales de una localidad de muestreo determinada. En nuestro caso nos referimos a la reconstruccion de la talla teórica que tendría un organismo de una determinada edad anterior a la de captura con base en la relación entre la talla y el tamaño del otolito. Esta técnica, comunmente conocida como retrocalculo ('back-calculation') presenta varias ventajas entre las que podemos mencionar las siguientes (Casselman 1987):

- proporciona informacion precisa y util sobre el crecimiento del individuo
- permite identificar eventos modificadores de la tasa de crecimiento (reclútamiento, escasez de alimento, etc.)
- indica cambios en la estrategia de explotacion (modificacion del esfuerzo, habilidad del pescador, etc.)
- efecto de lá depredacion, parasitismo, etc.
- contaminacion

Se busco la relación que mejor describiera la talla del pez (LT) y el tamaño del otolito (L1). Para ello se considero el total de la muestra (806 otolitos) y se probaron varios modelos (Tabla 11.4).

Se consideró la talla como variable dependiente porque es a partir del diámetro del otolito que se desea encontrar la talla. Puede verse que existe una alta correlación entre ambas variables según lo indica el valor del coeficiente de determinación. Sin embargo el error de la talla estimada es considerablemente distinto según se trate de los modelos lineal, cuadrático y cúbico o del exponencial y potencial. Mientras que en el primer grupo el error es superior a los 14 mm, en el otro es apenas de 1 mm en la talla estimada. El análisis de residuos no mostro anomalía en ningún modelo, pero evidentemente es mucho menor en los modelos exponencial y potencial (no es de sorprender la similitud entre ambos modelos ya que ambos son equivalentes cuando la fórmula alométrica se expresa en su forma diferencial; ver e.g. Jean 1984 para una clara demostración de lo anterior). Aunque aquí era de esperarse una relación alométrica y por tanto a priori podría seleccionarse el modelo potencial, sirva para llamar la atención sobre el criterio de elección de modelo, ya que no siempre el que tenga la r^2 más alta será el mejor.

En la figura 11.6 se muestra el modelo potencial con sus residuos. Como ahí puede verse dicho modelo describe muy bien esa relación. En vista de lo cual se utilizó dicho modelo para la estimación de la talla media en edades anteriores a la de la captura del individuo.

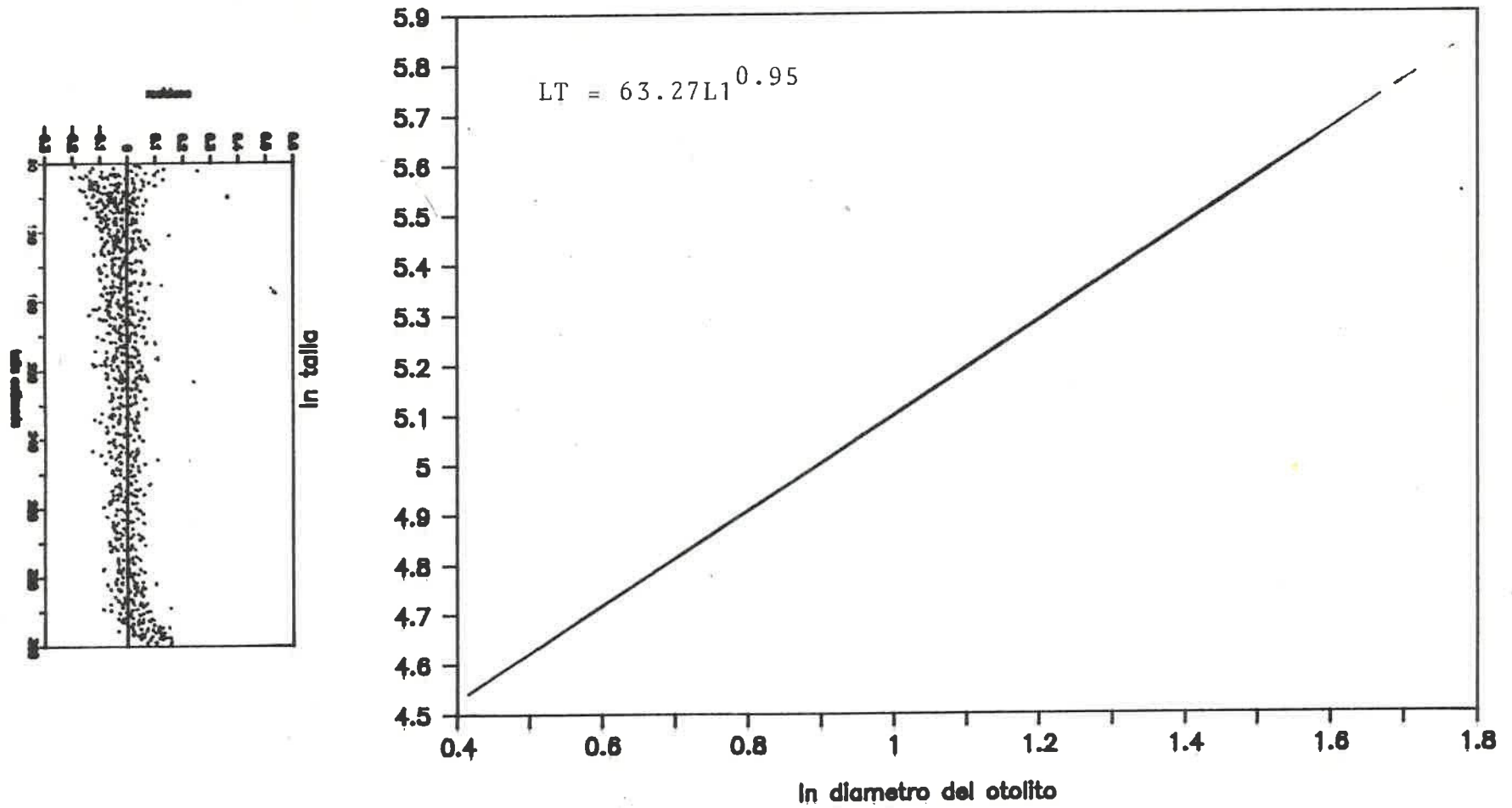


Fig. 11.6 Modelo potencial de la relación entre el diámetro del otolito y la longitud total (ambos en mm). A la izquierda se muestra la distribución de los residuos en función de la talla estimada

Tabla 11.4 Modelos de la relación entre el diámetro del otolito (X) y la longitud total de la bacaladilla (Y) (ambas variables expresadas en mm).

	n	r ²	error
$Y = 59.54X - 0.283$	802	0.87	14.92
$Y = 76.46 + 15.32X + 6.13X^2$	802	---	14.21
$Y = 125.16 - 28.74X + 18.89X^2 - 1.18X^3$	802	---	14.19
$Y = 76.91 \exp 0.278X$	802	0.88	1.07
$Y = 63.27 X^{0.95}$	802	0.86	1.07

11.3.1. Datacion y sincronizacion

La estimacion de la talla media en edades anteriores a la de la captura del individuo dentro de cada una de las cohortes fue realizada con el empleo del modelo potencial.

Para el retrocalculo se empleaba la medida del individuo de edad inmediatamente superior a la que se deseaba estimar. Esto con el fin de disminuir al maximo el error de medida del ancho de banda que es acumulativo con la edad. Es decir, la talla teórica de un individuo de 2 años estaria mejor estimada a partir del tamaño del otolito de un individuo capturado a los 3 años que a partir de uno capturado a los 6 años de edad. Cabe mencionar que este error en general no pasa del 10% pero de todas formas se procuro evitarlo. Además según Gutreuter (1987) el empleo de la edad inmediatamente superior a la que se desea estimar disminuye el sesgo debido al intervalo de tallas del muestreo y hace más comparable las estimaciones del crecimiento entre años sucesivos.

Los resultados obtenidos se presentan en la Tabla 11.5. Ahi se indica el total de las cohortes (n) para las que fue posible la estimacion directa de la talla media en cada edad por retrocalculo. Esto es, se dispuso de organismos de edad 1 para todas las cohortes (1951-1986). De las cohortes del 67 y 68 no se obtuvieron organismos de 2 años en adelante y así sucesivamente. Tambien se indica el promedio de la talla para cada edad, el valor minimo y maximo encontrado y la desviacion tipica (SD) en cada caso.

La ausencia de individuos de determinada edad en cada cohorte puede deberse, por un lado, a la falta de muestreos en años subsecuentes a la de la clase anual y por otra parte a la misma fuerza de la clase anual. En el capítulo 2 se presento la relación de los meses y numero de ejemplares muestreados entre 1950 y 1987. Esto podría explicar las ausencias sobretodo en las tallas mayores de las cohortes de los sesentas. En el siguiente capítulo se hace una análisis y caracterizacion de las cohortes y su posible relación con el ambiente, lo que intenta explicar el exito de cada cohorte. Cabe mencionar que a pesar de las ausencias el muestreo puede considerarse representativo; las clases anuales I, II y III que como se ha dicho reiteradamente, son las que sostienen la pesqueria, registraron pocas ausencias, mientras que las edades mayores en general son poco abundantes.

Estos resultados fueron confrontados con los datos de la talla media por edad observada por lectura directa en el corte transversal del otolito (no la de lectura en el otolito entero) (Tabla 11.6). Aqui es de destacar el amplio intervalo entre la talla mínima y la talla máxima encontrada dentro de cada edad y por tanto el valor más alto de SD en comparacion con la estimada

Tabla 11.5. Datos de talla media (mm) por edad
estimada por retrocalculo en las cohortes.

cohortes	edad				
	1	2	3	4	5
1951	207.6	219.0	250.9	273.4	296.8
1952	204.2	225.3	250.8	260.9	296.8
1953	204.6	235.9	250.0	273.4	296.8
1954	221.3	225.9	250.9	273.4	296.8
1955	204.2	253.5	260.9	275.0	289.0
1956	185.0	222.0	238.3	259.5	287.6
1957	178.4	204.2	229.8	273.4	296.8
1958	198.5	215.6	238.8	260.0	296.8
1959	203.7	221.0	241.2	259.0	296.8
1960	191.0	220.6	256.4	270.1	296.8
1961	183.9	225.9	249.6	273.4	296.8
1962	192.1	227.0	238.3	283.4	289.0
1963	197.9	226.3	252.9	275.9	296.8
1964	202.8	231.2	250.6	273.4	296.8
1965	211.4	230.4	255.0	273.4	296.8
1966	235.0	249.6	250.9	273.4	296.8
1967	209.4	227.7	250.9	273.4	296.8
1968	181.3	227.7	250.9	273.4	296.8
1969	209.9	232.0	257.0	265.8	296.8
1970	195.2	213.7	253.3	277.8	296.8
1971	183.0	218.9	250.9	273.4	296.8
1972	215.6	227.0	252.5	272.2	297.4
1973	216.5	233.5	253.4	269.4	294.6
1974	183.0	203.1	250.9	273.4	296.8
1975	198.1	210.5	258.1	283.4	300.2
1976	193.1	234.6	246.8	270.8	289.0
1977	221.3	229.8	256.7	275.0	298.0
1978	228.4	248.2	260.9	279.9	296.8
1979	209.9	220.0	229.0	273.4	296.8
1980	197.6	212.8	250.9	273.4	296.8
1981	184.2	215.6	244.0	283.4	322.5
1982	181.3	234.1	252.5	277.8	300.2
1983	209.9	249.6	266.0	286.2	
1984	220.5	246.5	263.5	283.4	
1985	235.5	249.6	267.5		
1986	206.4				
n	36	33	27	20	10
avg	202.8	227.7	250.9	273.4	296.8
min	178.4	203.1	229.0	259.0	287.6
max	235.5	253.5	267.5	286.2	322.5
std	15.1	13.1	9.8	8.6	9.8

Tabla 11.6. Datos de talla media (mm) por edad observada en corte transversal del otolito.

cohorte	edad				
	1	2	3	4	5
1951	196.0	210.4	250.6	272.1	293.5
1952	200.0	212.0	253.0	260.0	293.5
1953	191.5	230.0	242.2	272.1	293.5
1954	219.0	226.1	250.6	272.1	293.5
1955	202.0	223.0	252.0	273.0	281.0
1956	173.1	223.0	252.0	266.0	305.0
1957	187.0	221.0	246.0	272.1	293.5
1958	199.0	228.0	239.6	270.6	293.5
1959	180.0	220.6	249.0	270.0	293.5
1960	187.3	223.4	261.8	278.7	293.5
1961	170.0	220.0	261.8	272.1	293.5
1962	176.6	233.6	260.0	298.3	315.0
1963	190.2	226.6	257.6	291.6	293.5
1964	185.9	232.5	262.5	272.1	293.5
1965	200.0	237.0	270.0	272.1	293.5
1966	195.0	240.0	250.6	272.1	293.5
1967	210.0	222.7	250.6	272.1	293.5
1968	170.0	222.7	250.6	272.1	293.5
1969	186.0	223.0	260.0	268.7	293.5
1970	186.0	198.3	239.4	260.0	293.5
1971	186.4	218.5	250.6	272.1	293.5
1972	210.0	223.0	252.4	270.1	300.0
1973	186.0	223.0	266.6	270.4	280.0
1974	186.0	205.0	250.6	272.1	293.5
1975	192.9	208.8	245.6	270.0	310.0
1976	195.2	241.4	252.0	270.0	310.0
1977	218.7	223.0	252.0	280.0	298.0
1978	186.0	223.0	252.5	288.7	293.5
1979	186.0	214.0	228.5	272.1	293.5
1980	181.6	216.6	250.6	272.1	293.5
1981	165.0	228.0	252.0	270.0	310.0
1982	154.0	223.0	252.0	270.0	315.0
1983	186.0	223.0	252.0	289.0	
1984	186.0	223.0	278.0	297.5	
1985	186.0	251.0	265.0		
1986	204.3				
n	34	32	27	20	11
avg	189.3	222.7	250.6	272.1	293.5
min	154.0	186.0	192.9	208.8	245.6
max	219.0	251.0	278.0	298.3	315.0
std	14.0	12.1	16.2	18.6	21.1

por retrocálculo. En éste último la SD tiende a disminuir con la edad. Esto se debe a que el retrocálculo nulifica el efecto de selectividad del arte en la estimación de la tasa de crecimiento (Kompowski, 1978). Como el retrocálculo se realiza a partir del valor medio del ancho de banda en cada edad la dispersión es obviamente menor a la observada por lectura directa. La SD de la talla media observada por lectura directa en el corte del otolito aumenta con la edad. Esto puede deberse a la progresiva disminución del ancho de banda con la edad (Fig. 11.5) y que por tanto incrementa la posibilidad de error de lectura (presencia de anillos falsos, falta de contraste y por tanto de definición entre las bandas de crecimiento, etc.).

Obsérvese, sin embargo, que esa SD apenas llegó a los 2 cm por lo que en cualquier caso el método puede considerarse altamente aceptable. aún más, la escotadura de la aleta caudal de esta especie frecuentemente aparece incompleta por lo que este error podría considerarse despreciable.

En las figuras 11.7 a-e se muestran los valores de la talla media por edad en las distintas cohortes. En general los valores estimados por retrocálculo son mayores que los observados por lectura directa en el corte del otolito. Esto es muy claro en los organismos de edad 1 (Fig. 11.7.a) mientras que en las siguientes edades el promedio de la talla en toda la serie es prácticamente el mismo (Figuras 11.7. b - e). En la edad 5 la discrepancia es muy probable que se deba a problemas metodológicos pero en todos los casos observese que la diferencia es del orden de milímetros.

Con el fin de sincronizar, i.e. verificar la concordancia de la talla estimada por retrocálculo y la observada directamente en

edad 1

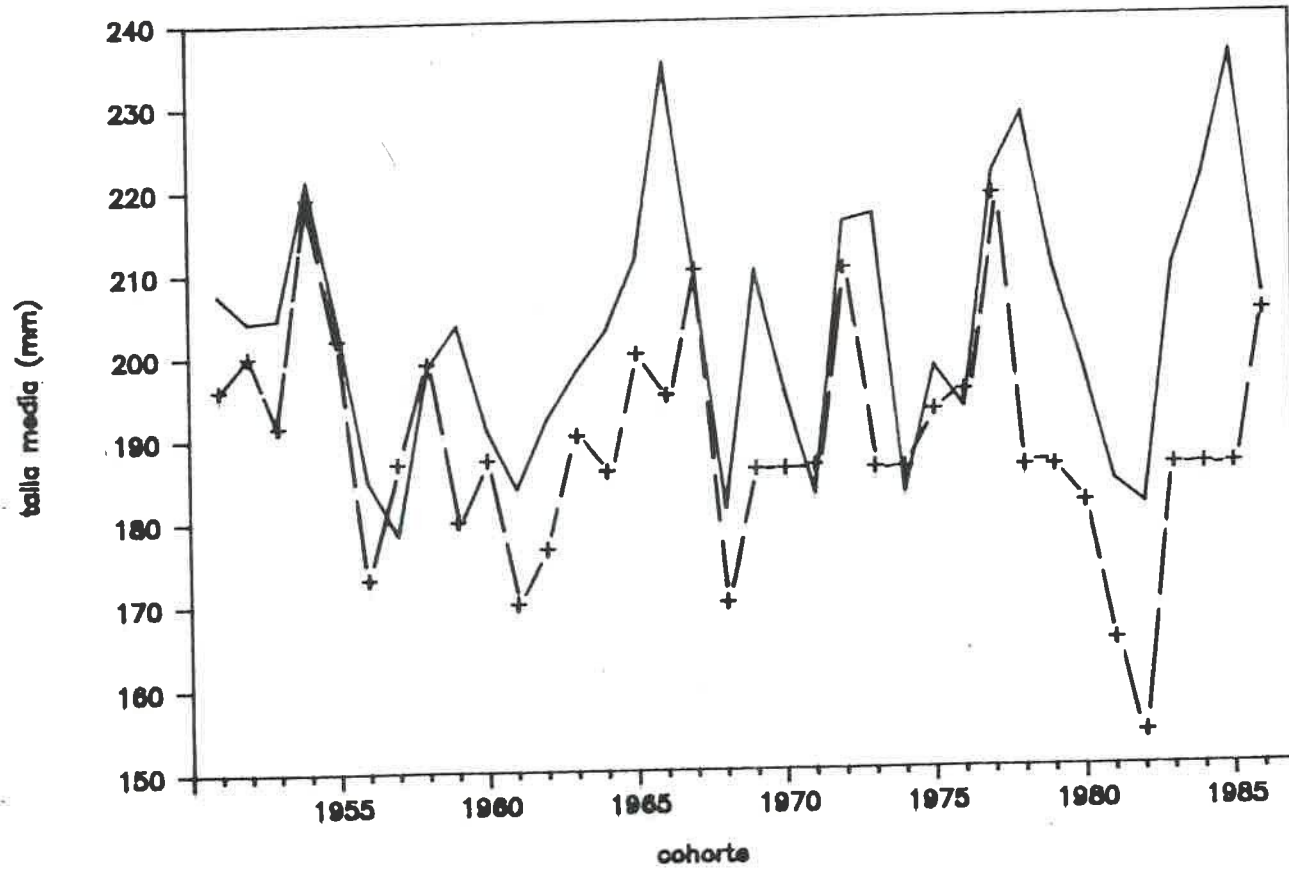


Fig. 11.7.a Talla media de los organismos de edad 1 observada directamente (línea continua) y estimada por retrocálculo (línea punteada)

edad 2

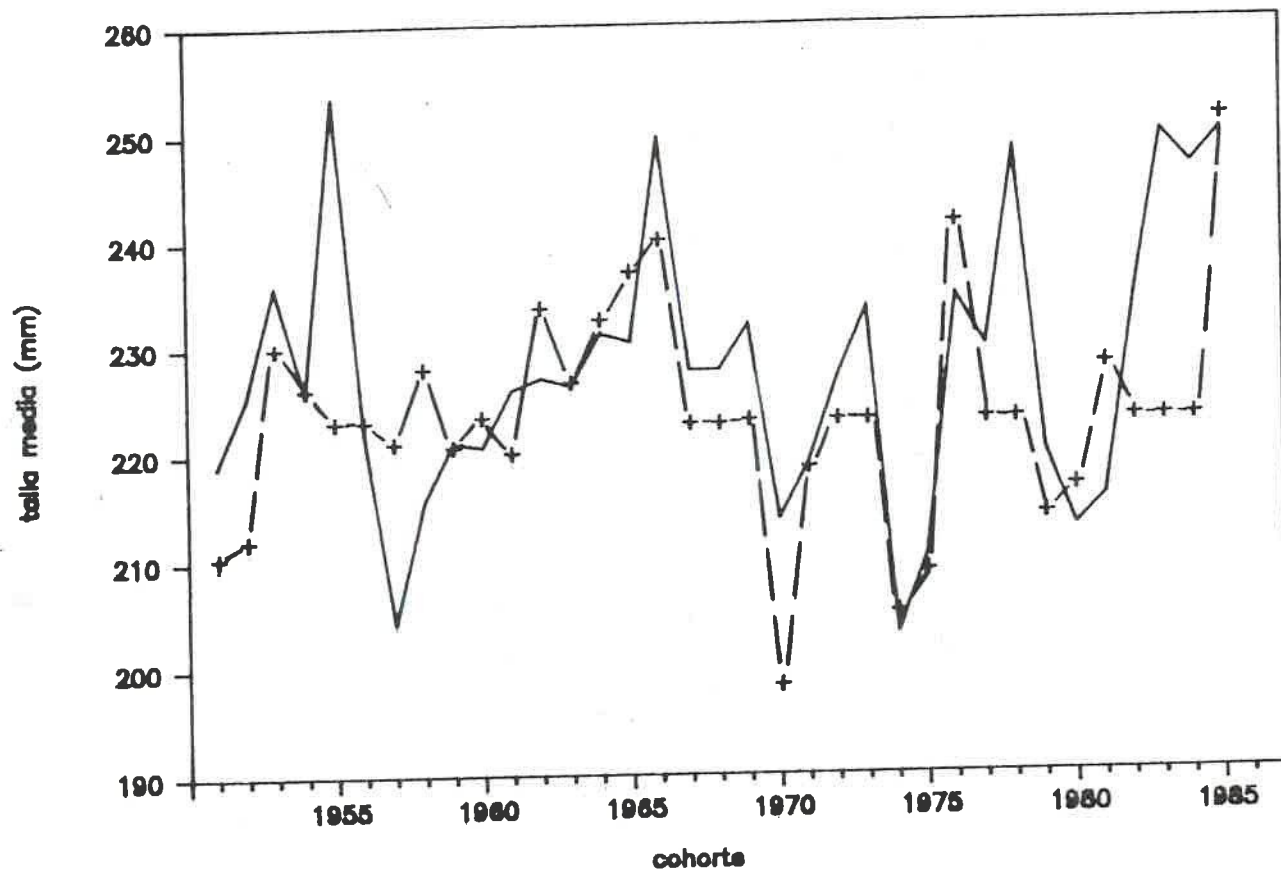


Fig. 11.7.b Talla media de los organismos de edad 2 observada directamente (línea continua) y estimada por retrocálculo (línea punteada)

edad 3

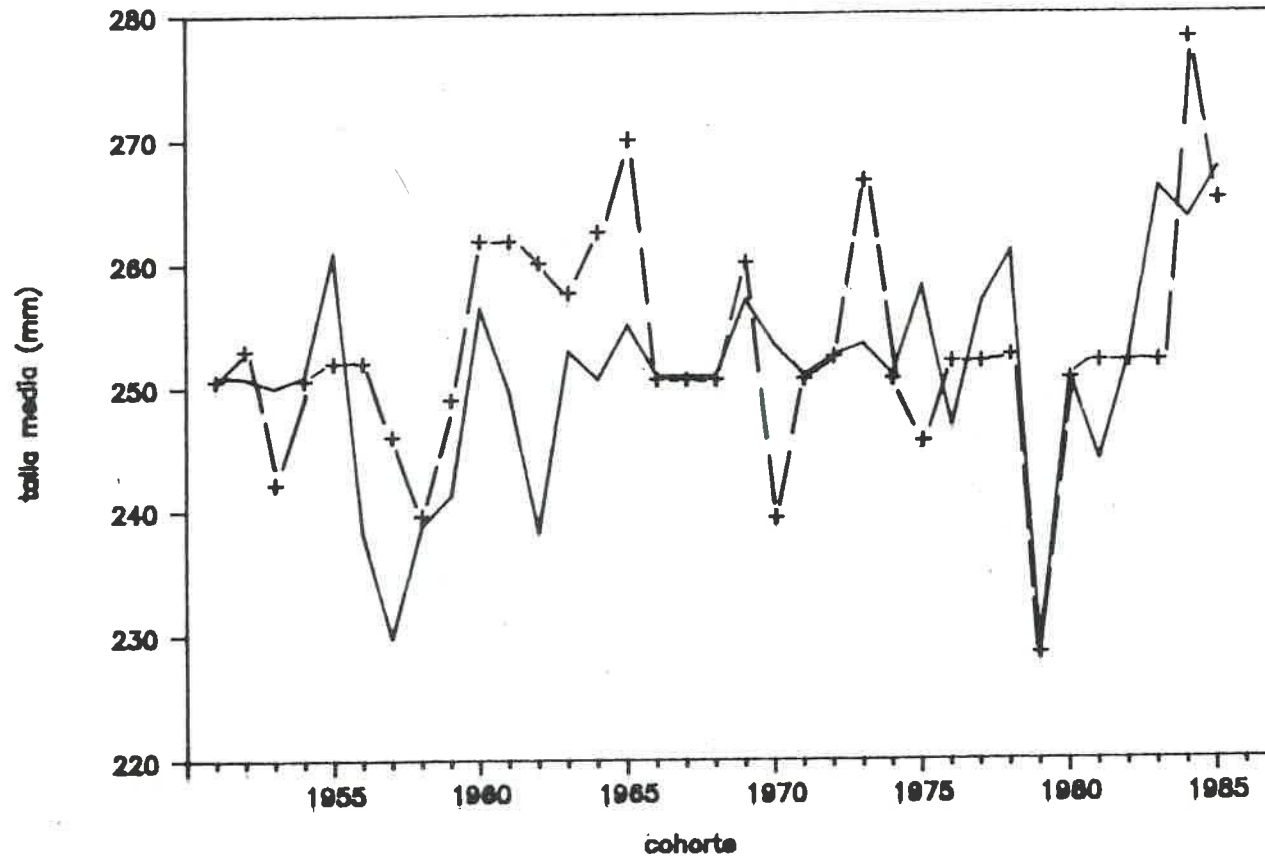


Fig. 11.7.c Talla media de los organismos de edad 3 observada directamente (línea continua) y estimada por retrocálculo (línea punteada)

edad 4

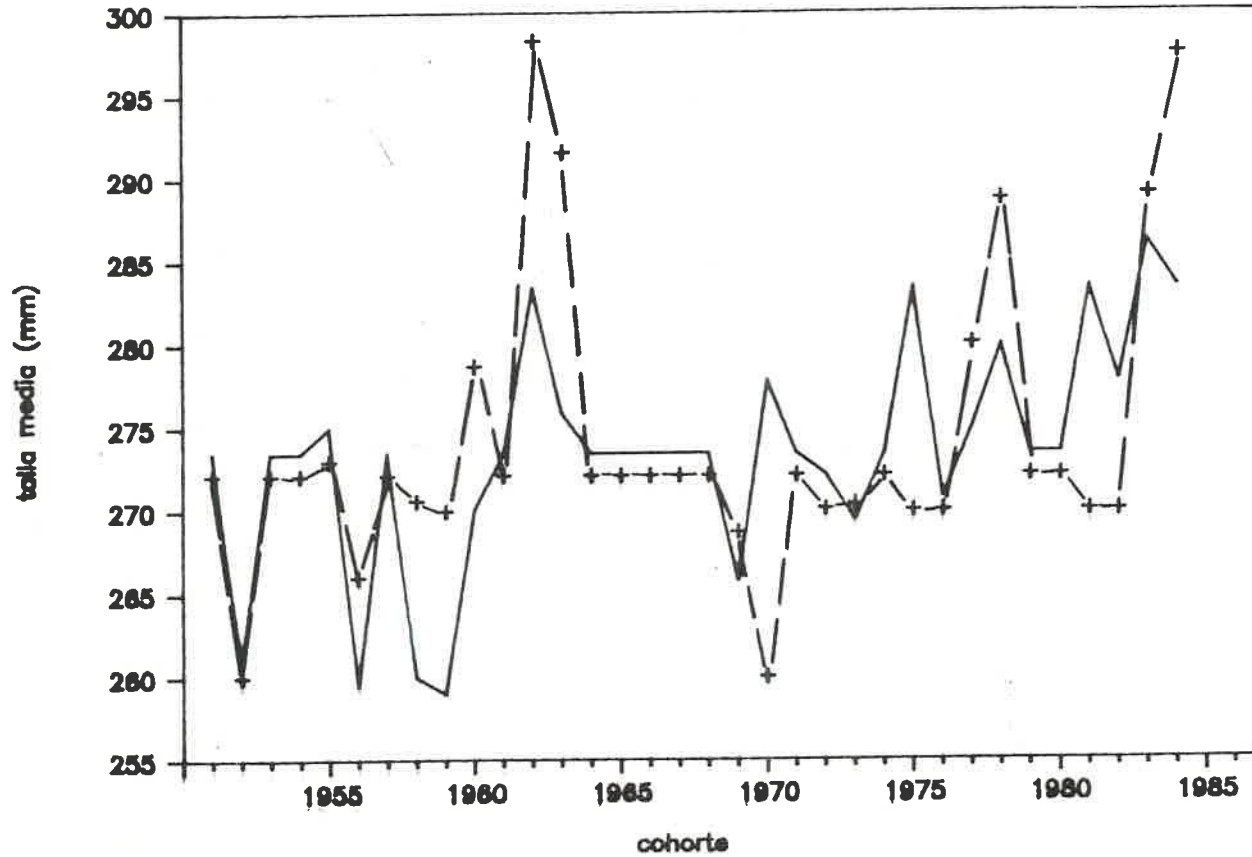


Fig. 11.7.d Talla media de los organismos de edad 4 observada directamente (línea continua) y estimada por retrocálculo (línea punteada)

edad 5

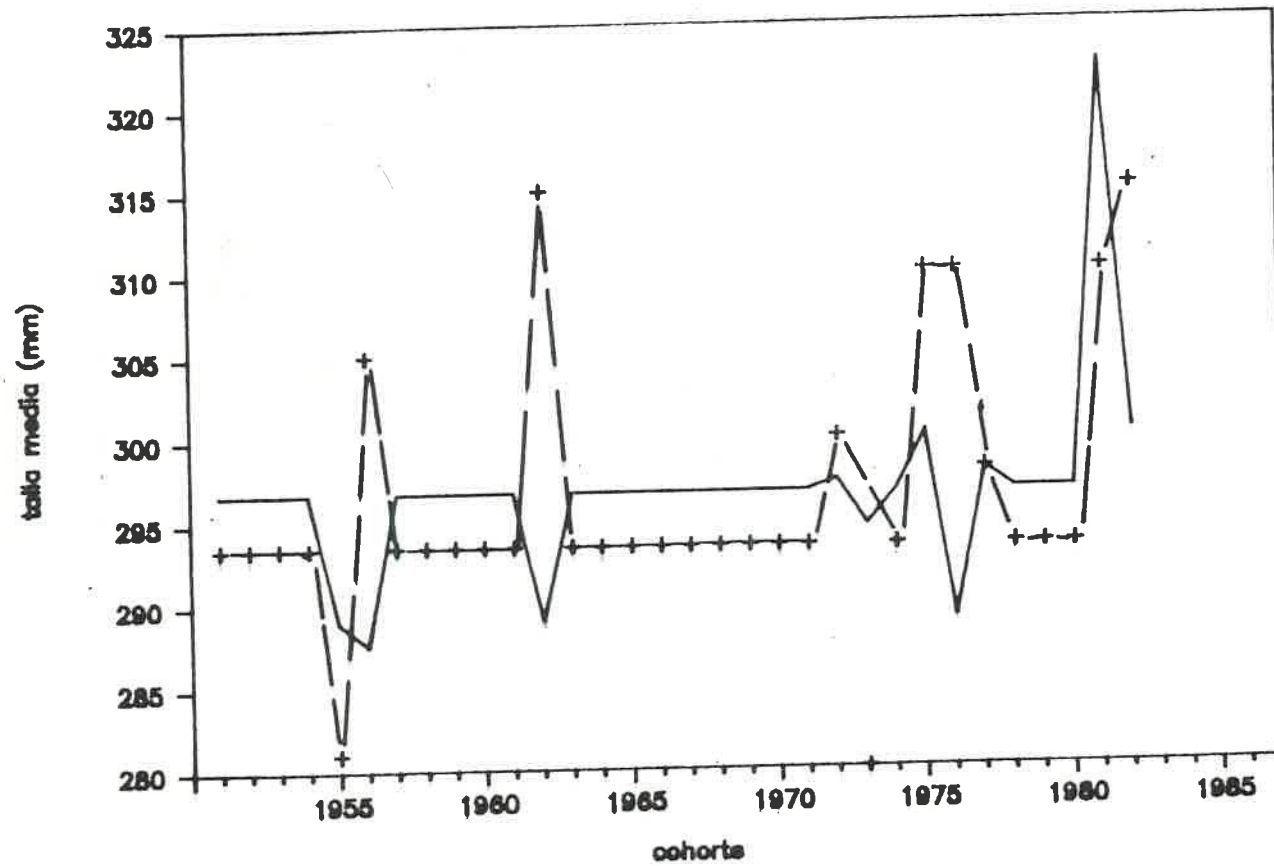


Fig. 11.7.e Talla media de los organismos de edad 5 observada directamente (línea continua) y estimada por retrocálculo (línea punteada)

la series de cada edad, se llevo a cabo un análisis de correlación cruzada (STATGRAPHICS 1.0). El método consiste en desplazar una serie sobre otra y calcular los coeficientes de correlación. Si dos series tienen una correlación alta cuando se enfrentan una a la otra sin desfase en el tiempo ($l=0$) y no hay correlaciones más altas en los desplazamientos adyacentes, la variación de las series es similar y por tanto están bien sincronizadas.

En las figuras 11.8 (a-e) se presentan los resultados de dicho análisis para las 5 edades consideradas. Como ahí puede verse, excepto para la edad 5, el valor de correlación más alto se encuentra cuando no hay desfase. O sea los métodos estimación de la talla media por edad ya sea por retrocálculo o por observación del corte del otolito son concordantes. En la edad 5 la correlación más alta se presenta cuando las series están desfasadas un año hacia adelante. Dado que el valor promedio de la talla en ambos casos es el mismo (296 y 293 mm, respectivamente) esta anomalía puede deberse a la omisión de un anillo en la determinación de la edad por lectura del otolito. Es decir, organismos considerados de 5 años en realidad tenían 6 o 7 años. De cualquier manera esta es la serie más corta y por tanto de menos significado estadístico. En conclusión, los métodos coinciden y la datación parece correcta.

11.4 Analisis de las fluctuaciones

En este apartado se estudian las frecuencias de fluctuación de las series de tallas medias por edad tanto las estimadas por retrocálculo como las observadas directamente. Se trata de ver cual es la frecuencia (de la talla en cada edad) que presenta

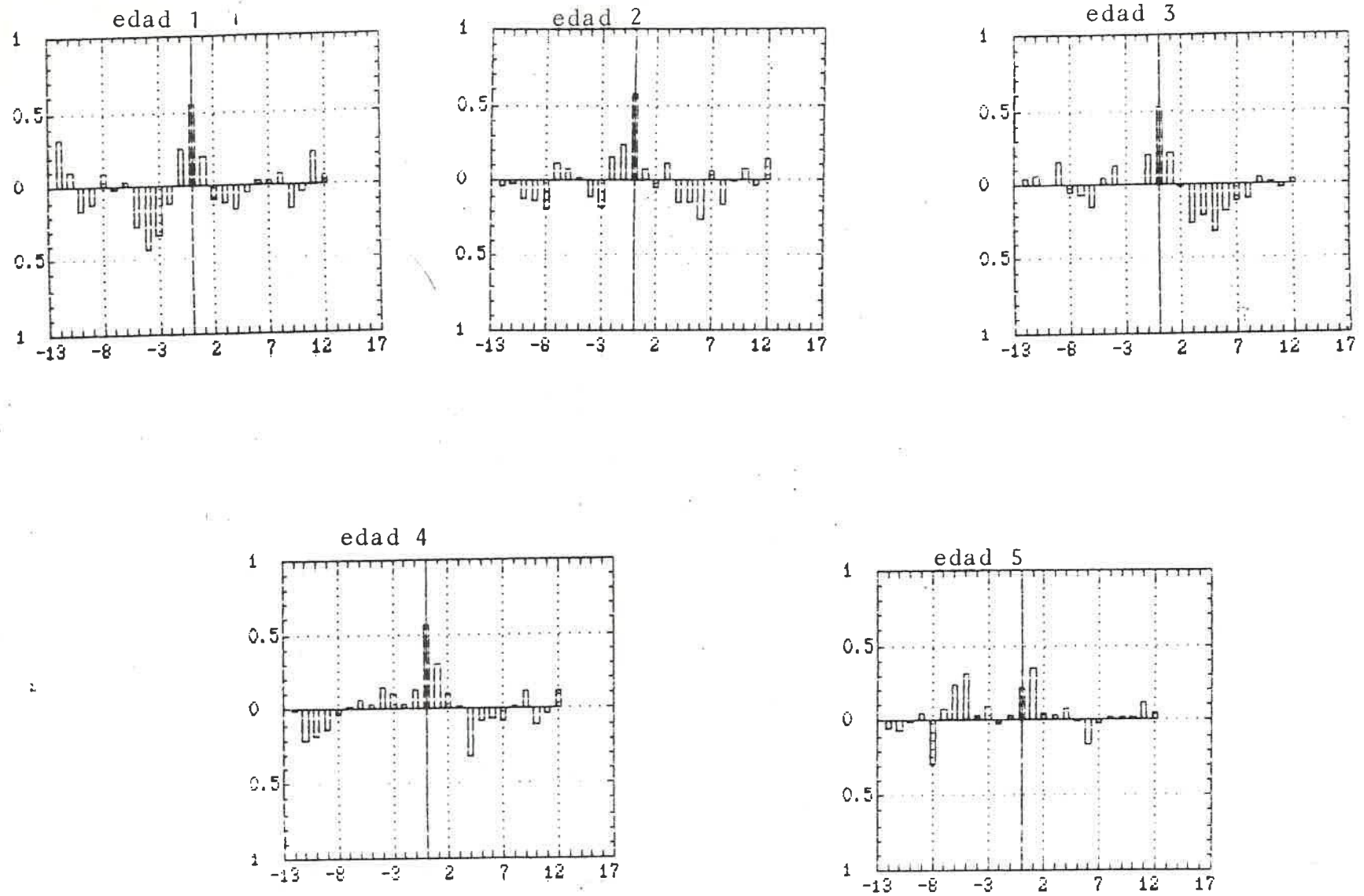


Fig. 11.8 Análisis de correlación cruzada entre las series de tallas medias por edad estimadas por retrocálculo y las observadas directamente por lectura del otolito

varianza) es la de los 6 años. Después le siguen los picos en las frecuencias de 12 y 18 años que es probable que sean armónicos del anterior. En las altas frecuencias hay picos considerables en los 3.6, 3 y 7 años (en dendrocronología se consideran fluctuaciones de período corto las de duración menor de 8 años; Gutierrez 1986). En el de edad 2 la potencia mayor vuelve a estar en el período de 6 años, seguido del de 12 y posteriormente de otros mucho menores alrededor de los 3 años y de sus múltiplos (fig. 11.9.b).

El periodograma de la edad 3 muestra una mayor potencia en el período de los 18 años seguido del de 2.77 años y sus múltiplos (fig. 11.9.c). Algo muy similar ocurre en el de la edad 4 (fig. 11.9.d). En ambos casos los ciclos de 18 o más años carecen de sentido ya que dada la longitud de la serie no pueden encontrarse ciclos tan largos (un ciclo no puede ser mayor a la mitad de la longitud de la serie). Los ciclos alrededor de los 3 años aparecen consistentemente.

En las figuras 11.10 a-d se presentan los resultados de los periodogramas para las series de la talla media por edad observada directamente en el corte transversal del otolito. La serie de edad 1 registra una mayor potencia en la frecuencia de los 12 años, seguida de la de 18 y 6 años. Después le siguen pero con menor potencia las frecuencias cercanas a los 3 años (fig. 11.10.a). En la serie de edad 2 el ciclo de los 4.5 años es el de mayor varianza seguido del de 18 años (si bien como ya se dijo dado que la longitud de la serie es de 35 años un ciclo superior a la mitad no es válido estadísticamente) (fig. 11.10.b). Le siguen en potencia los ciclos de 4, 3.2 y 9 años. La figura 11.10.c muestra que en la serie de 3 años los ciclos de 18, 12, 4

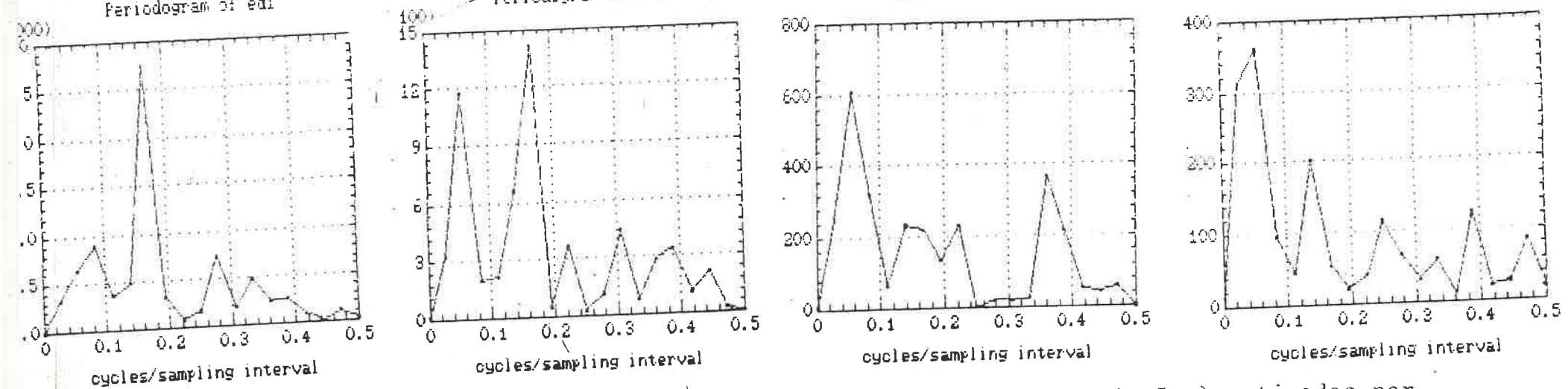


Fig. 11.9 Periodogramas de las series de tallas medias por edad (1 - 4 años) estimadas por retrocálculo

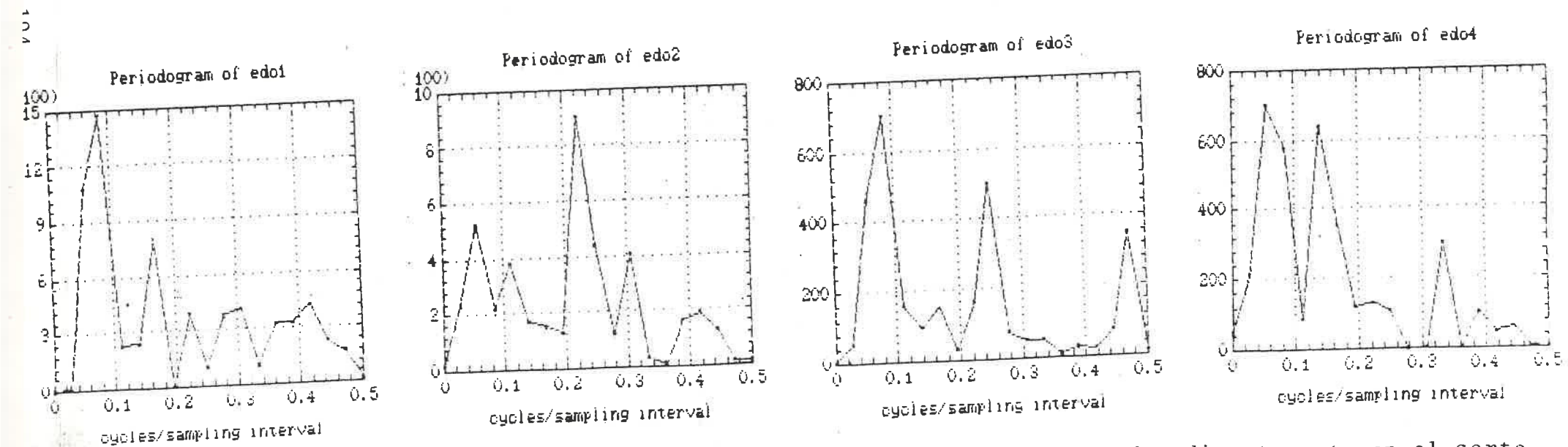


Fig. 11.10 Peridogramas de las series de tallas medias por edad observadas directamente en el corte del otolito

y 6 años tienen la mayor varianza. Algo muy similar ocurre en la serie de la edad 4 (fig.11.10.d) y las acotaciones antes dichas son igualmente aplicables.

En las 8 series consideradas destacan dos puntos importantes: por un lado la potencia de las frecuencias en las series de edades menores es mucho mayor (observese la escala del eje de las ordenadas) y por otro que hay ciclos que aparecen recurrentemente en todas las series. Cabe remarcar que en las series se está analizando la estructura periódica de **toda la población** separada por edades y no del individuo (obviamente en organismos de vida tan corta no tiene ningún sentido buscar eventos periódicos más allá de la conocida y descrita variación estacional). Es decir, la mayor potencia en los ciclos de edades menores podría significar que entre más jóvenes son los organismos la respuesta a una variación externa del ambiente es más fuerte, o sea que son más susceptibles a cualquier cambio exógeno. A pesar de eso el hecho de que sea una serie estacionaria, i.e. que fluctúa alrededor de una media fija, demuestra que existen procesos de autorregulación que persisten aún en el caso de una perturbación.

En todas las series los ciclos de 6 años, con sus múltiplos y submúltiplos o mejor dicho armónicos, aparecen con una potencia notable. Esto no quiere decir necesariamente que sean significativos pero sí que hay algún evento que se presenta regularmente.

Aún cuando evidentemente los sistemas árbol y pez no son comparables en cuanto a sus características biológicas, cabe mencionar que los ciclos encontrados en el presente trabajo coinciden bastante bien con los señalados por Gutierrez (1986) en un estudio dendrocronológico realizado en el macizo continental

adyacente a la costa catalana. Como ya se dijo, aquí estamos considerando unicamente el componente exógeno por lo que nos referimos a factores climáticos independientes de ambos sistemas.

Los ciclos de 2-3 son de dudoso significado estadístico ya que podrían ser meramente al azar. Hay eventos como el cambio en el campo magnético de la tierra ó los cambios de presión en el hemisferio N por los vientos procedentes del ecuador que tienen esta periodicidad cuasi bianual. Los ciclos de periodo largo (bajas frecuencias) pueden estar relacionados con los de otros eventos tales como manchas solares (11 años), flujo nodal de la luna (18.6 años) y otros. La posible relación se analiza con mayor profundidad en el capítulo siguiente.

11.5 Test de significación de ciclos

Con el fin probar el significado estadístico de los ciclos se llevó a cabo un análisis de autocorrelación de todas las series. Para ello se empleó igualmente el paquete estadístico STATGRAPHICS (1985). Este análisis, como su nombre lo indica, es una correlación de la serie con respecto a ella misma desfasándola una unidad de tiempo cada vez.

Los resultados para la serie de la talla media por edad estimada por retrocalculo se presentan en las figuras 11.11 a-e. En ningún caso el coeficiente de correlación fue significativo al 95% de confianza. Sin embargo, es notable que los coeficientes más altos se encuentren en los mismos periodos (6-7, 11-12, 18 años) que en el análisis espectral, si bien era de esperarse. En las series de edad 1 y 2 la correlación después del primer desfase se vuelve negativa hasta que llegan a los periodos antes mencionados para luego volver a ser negativa (figs.11.11.a y b). En las edades

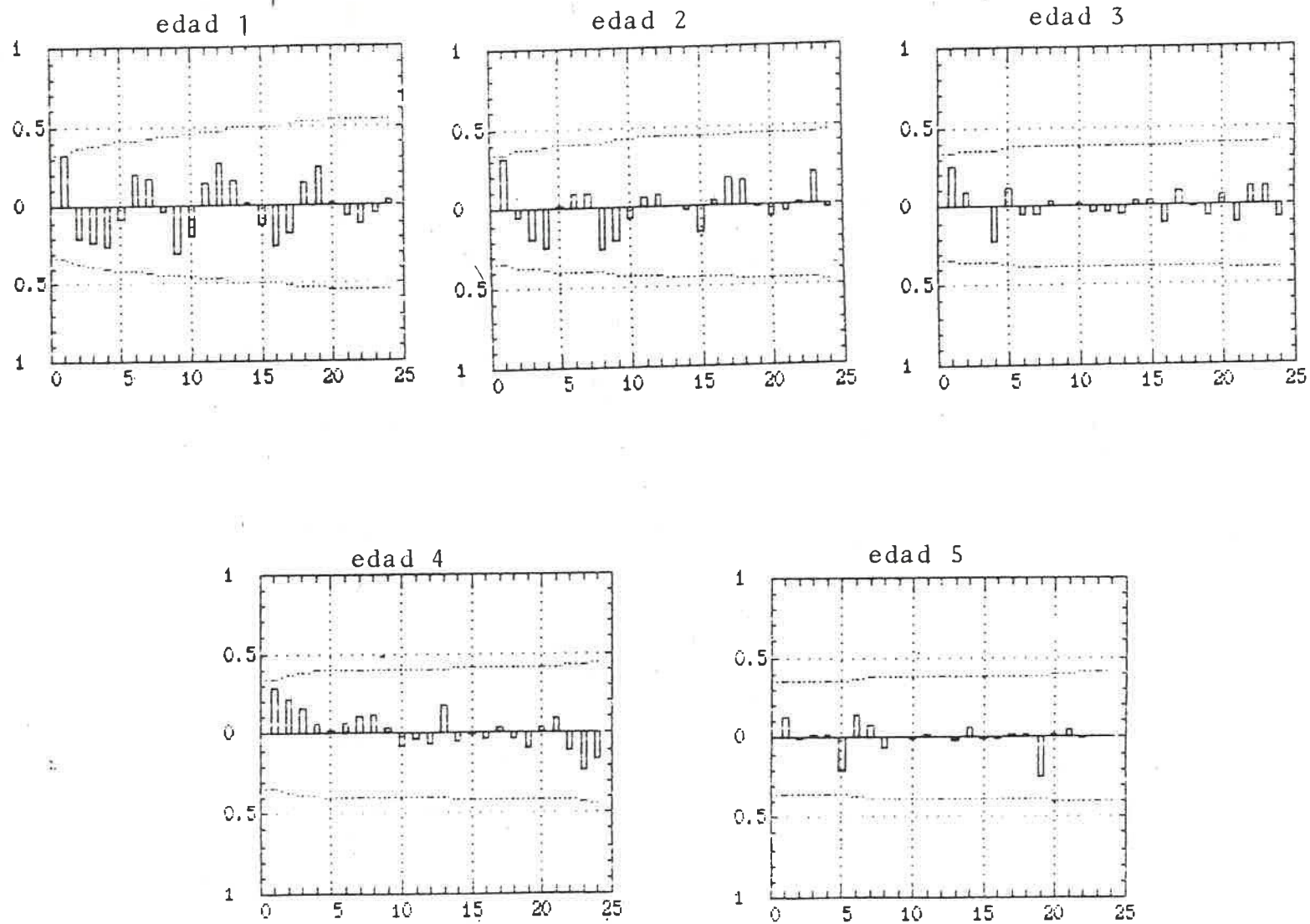
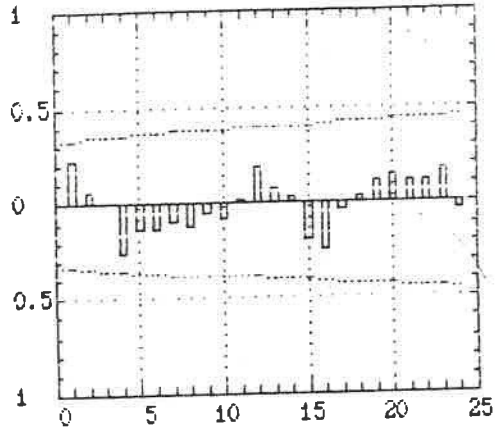
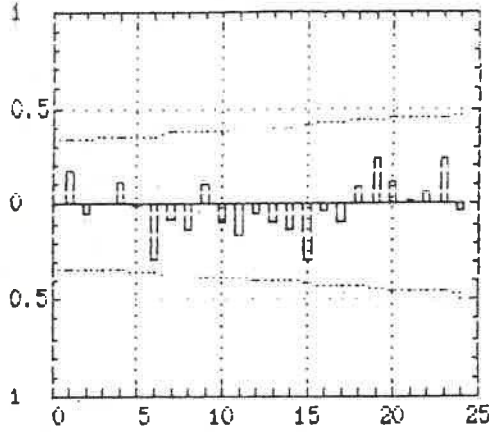


Fig. 11. 11 Análisis de autocorrelación de las series de talla media por edad estimada por retrocálculo

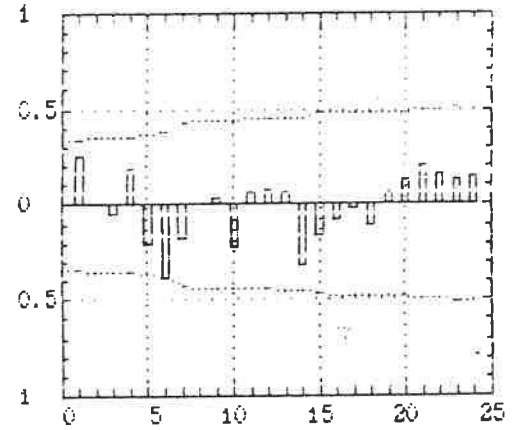
edad 1



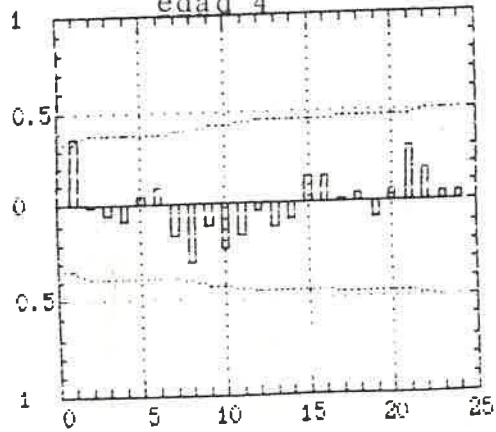
edad 2



edad 3



edad 4



edad 5

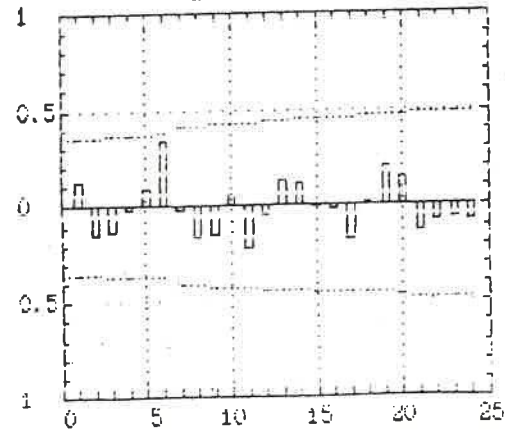


Fig. 11.12 Análisis de autocorrelación de las series de talla media por edad observada directamente

siguientes los coeficientes de correlación son en general bastante bajos (figs.11.11.c - e). A diferencia de las otras, en la edad 4 (fig.11.11.d) los coeficientes de correlación son positivos hasta después de 9 años de desfase. Esto puede ser sintomático de una serie que fluctúa al azar.

En las figuras 11.12 a - e se muestran los análisis de autocorrelacion para las series de la talla media por edad observada directamente en el corte transversal del otolito. En estas series la variación parece aún más caótica; alternan coeficientes positivos y negativos, si bien hay un predominio de éstos últimos. Esto, si se hace a un lado la posibilidad de que sea meramente al azar, podría indicar la presencia de eventos inversamente correlacionados con la talla media. De cualquier manera ésto es dudoso ya que ninguno es significativo. Cabe aclarar que el hecho de que no tenga significancia estadística no significa necesariamente que no la tenga de otro tipo; la relativamente corta longitud de las series hace muy difícil que desde un punto de vista estrictamente estadístico la tenga. Tampoco es demostrable una relación causa-efecto con respecto al clima por ejemplo, pero al menos nos da una idea de cierta tendencia como veremos en el próximo capítulo.

CAPITULO 12 RELACION CRECIMIENTO - AMBIENTE

En el capítulo precedente se apreciaban variaciones en la talla de los organismos de una misma edad a lo largo de la serie. Aquí se pretende encontrar una explicación a esas variaciones en función de otras variables.

12.1. Análisis de las Series Temporales

Una serie temporal se define como cualquier proceso monitoreado en el tiempo (Ord 1979). En general una serie de tiempo de una variable Y puede expresarse como

$$Y = T + C + S + R$$

donde

Y es el valor de la serie

T es la tendencia de la serie (fluctuaciones de periodo largo)

C es la fluctuación cíclica de la tendencia (periodo desconocido)

S es el componente estacional de la serie (periodo conocido)

R es el componente aleatorio (error)

Los objetivos de una serie de tiempo son:

1. **Describir** el fenómeno, esto es, sus variaciones en función del tiempo.
2. **Explicar**, comparar la serie observada con la serie estimada.
3. **Prever** el valor que alcanzará la variable, en el tiempo siguiente.

4. **Controlar** las variables.

5. **Reconocer Interacciones.**

En general se dice que, una serie de tiempo está completamente descrita cuando se conoce su media (M), varianza (VAR) y función de autocorrelación (FAC) (Box & Jenkins, 1976).

Para poder determinar si ha habido variaciones en el crecimiento de la bacaladilla y si éstas, están relacionadas con algún factor ambiental, es necesario elegir alguna característica que describa el crecimiento.

El problema está básicamente en saber: i) ¿qué característica describe mejor el crecimiento?; ii) el crecimiento es un proceso dinámico, ¿fluctúa alrededor de una media fija (o sea que se encuentra en estado estacionario), o existe una tendencia? iii) ¿cómo distinguir entre una variación "natural", de una provocada por factores externos?; iv) En el caso que, efectivamente, exista una influencia del ambiente, la respuesta a dicha influencia puede no ser inmediata, i.e. el sistema tiene memoria, luego entonces ¿cuánto tiempo después de la perturbación se manifestará en el crecimiento?; v) ¿con qué confianza, una vez que hayan sido contestadas las preguntas anteriores, puede establecerse una relación causa - efecto?.

Se seleccionaron 5 características consideradas como descriptivas del crecimiento: el tamaño del núcleo, la talla media anual de la población explotada, el tamaño del incremento en la banda de crecimiento de la clase de edad I, el tamaño del incremento en la banda de crecimiento de la clase de edad II e igualmente para la clase de edad III. También se consideró la suma de los incrementos de las 3 clases de edad mencionadas.

En todos los casos se presenta la descripción estadística de las series (**M**, **VAR** y **FAC**). También se contrastan los modelos estacionarios y no estacionarios (En este segundo caso, lo que se hace es diferenciar la serie antes del análisis, es decir, usar las diferencias entre valores consecutivos en cada serie, y no los datos originales). Los análisis fueron llevados a cabo utilizando el paquete estadístico **STATGRAPHICS** (Versión 1.0).

12.1.1 Núcleo del otolito

El tamaño del núcleo (diámetro transversal como se describió en el capítulo anterior) se eligió como un indicador de las condiciones en la primera etapa del individuo. Cabe aclarar que se consideró como "Núcleo", a toda la porción comprendida desde el centro, hasta la aparición del anillo de Bowers. Como se ha dicho, el otolito empieza a formarse desde la etapa embrionaria. El anillo de Bowers parece indicar el cambio de habitat de esta especie de pelágico a bentónico. Veron-Jane (1986) determinó mediante el conteo de anillos diarios, que aparece por el mes de mayo o junio.

En la Tabla 12.1 se presentan los valores del tamaño del núcleo, en cada cohorte, a lo largo de la serie, con su descripción estadística. En la figura 12.1 se muestra que estos valores varían cada año, pero que en general se mantienen alrededor de un valor medio.

La **FAC** se estimó tanto considerando a la serie como estacionaria (fig.12.2.a), como si no lo fuera (fig.12.2.b). En la serie estacionaria los coeficientes de correlación son bajos y ninguno es significativo; tampoco se puede apreciar alguna periodicidad. En el modelo no estacionario, el coeficiente de

Tabla 12.1 Tamaño (1:0.0334 mm), desviación típica y coeficiente de variación (%) del núcleo del otolito a lo largo de la serie.

año	tamaño	dt	coef.var
1951	56.60	1.85	3.28
1952	56.70	2.08	3.67
1953	55.50	1.62	2.92
1954	58.00	1.67	2.88
1955	53.00	0.50	0.94
1956	56.70	5.16	9.10
1957	51.20	2.28	4.45
1958	53.80	3.99	7.41
1959	54.30	2.92	5.38
1960	51.70	3.68	7.12
1961	53.00	3.34	6.30
1962	55.50	3.00	5.41
1963	53.30	8.08	15.16
1964	55.30	2.75	4.97
1965	56.00	1.41	2.53
1966	56.00	0.50	0.89
1967	54.00	0.50	0.93
1968	57.00	0.50	0.88
1969	57.30	2.25	3.92
1970	54.90	5.96	10.86
1971	56.50	5.28	9.35
1972	52.00	0.50	0.96
1973	54.60	3.68	6.74
1974	57.30	2.18	3.80
1975	54.30	3.53	6.51
1976	52.90	4.99	9.43
1977	55.50	4.86	8.76
1978	58.50	4.27	7.30
1979	55.20	3.84	6.96
1980	56.60	2.36	4.16
1981	57.00	3.00	5.26
1982	55.00	0.50	0.91
1983	56.00	0.50	0.89
1984	55.00	4.74	8.62
1985	52.10	4.41	8.47
1986	53.70	5.30	9.87
1987	50.30	7.12	14.15
media	54.93		
varianza	3.84		

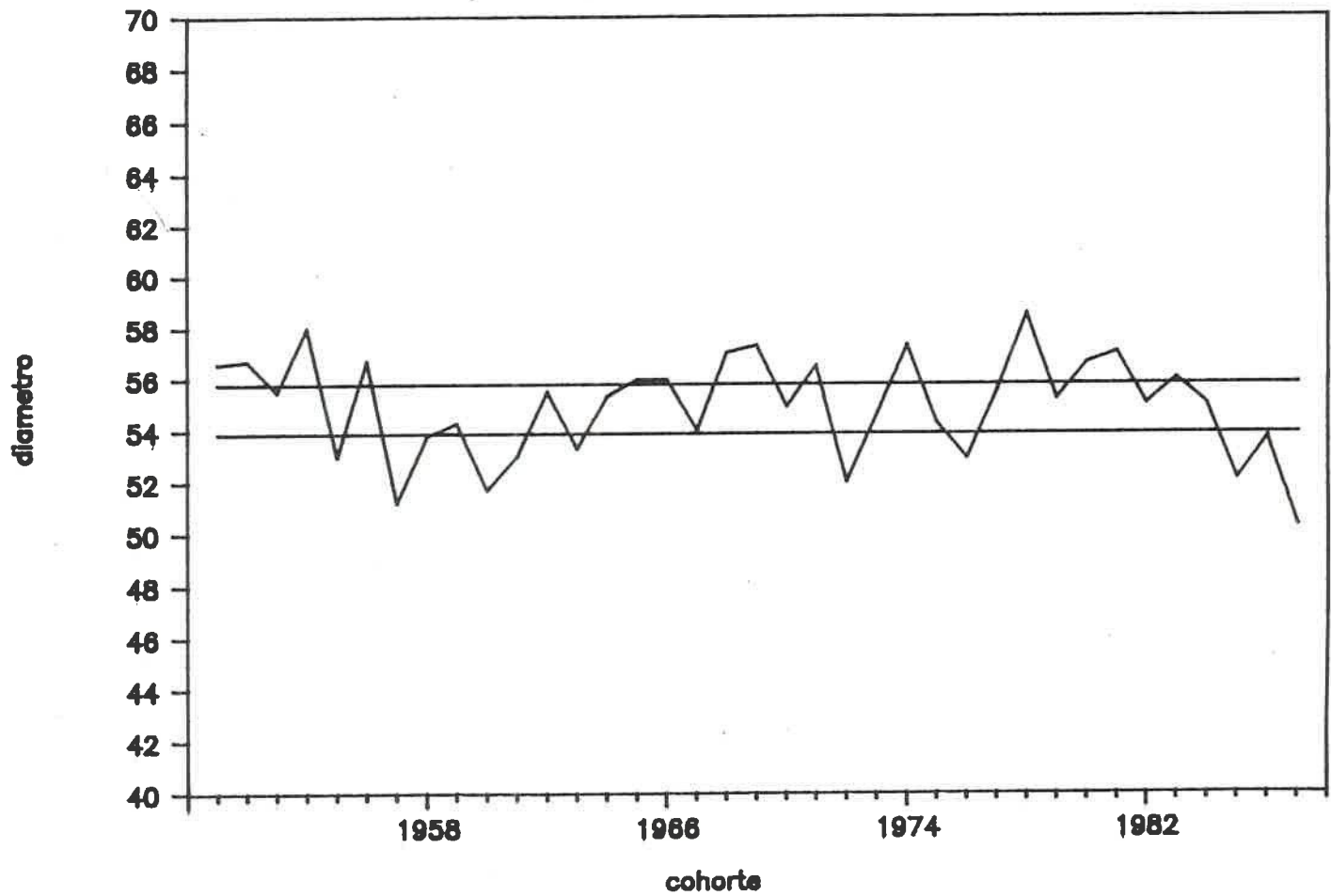
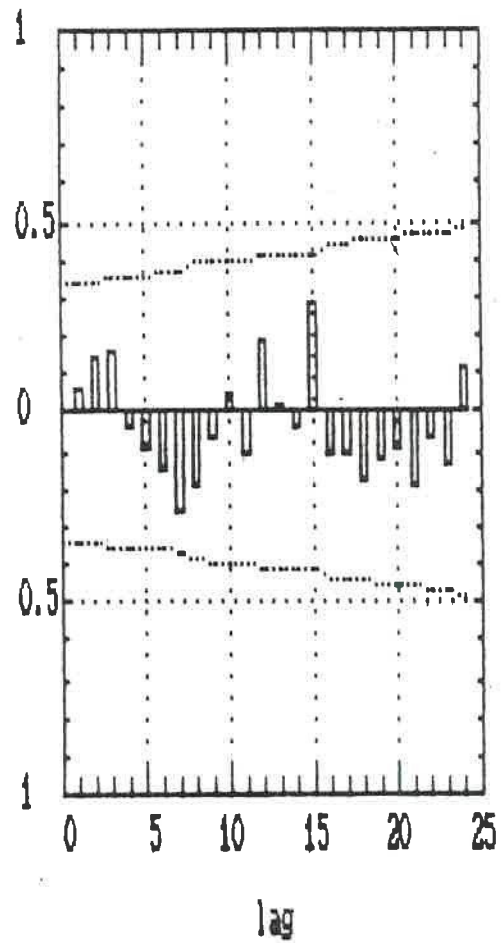
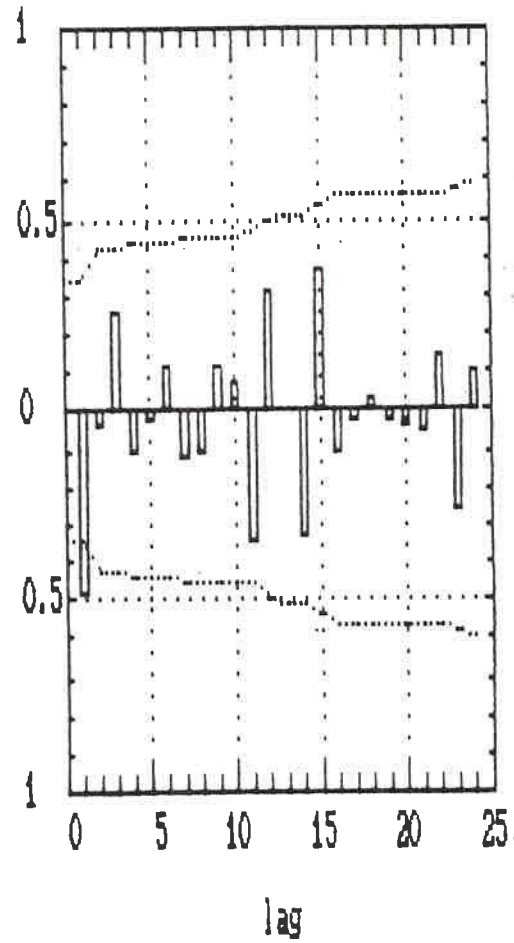


Fig. 12.1 Variación del diámetro del núcleo del otolito de la bacaladilla en cada cohorte durante el período de estudio



modelo estacionario



modelo no estacionario

Fig. 12.2 Función de autocorrelación del tamaño del núcleo

correlación con un año de desfase es negativamente significativo y, el valor comparativo de los coeficientes permitiría sospechar alguna periodicidad de 11-12 años.

12.1.2. Talla Media Anual

En la Tabla 12.2 se presentan los valores de la talla media anual (TMA) y su desviación típica en cada año. También se indican el número de especímenes muestreados en cada año. El tamaño de muestra es bastante desigual entre años, desde solamente 94 ejemplares en 1956, hasta 99015 en 1981.

En la figura 12.3 se aprecia la fuerte variación en la TMA a lo largo de la serie. Parece existir una tendencia a decrecer después de 1967, año en que se alcanzó la TMA más alta (249 mm).

La FAC sólo pudo ser estimada entre 1950 y 1978 ya que no se disponen de datos de 1979 y 1980 (las observaciones deben estar igualmente espaciadas en el tiempo). Ningún coeficiente de correlación fue significativo en la serie estacionaria por lo que no fue posible reconocer ninguna periodicidad (Fig. 12.4.a). En el modelo no estacionario la correlación es negativa y significativa, al desfasarse un año. Ninguna otra correlación es significativa (Fig. 12.4.b)

12.1.3 Anillos Anuales de las clases de edad I, II y III

En la Tabla 12.3 se presentan los valores del tamaño de la zona de crecimiento de verano (O) y de invierno (H) (en divisiones del micrométrico 1:0.0334 mm) para las edades 1-3 de cada cohorte.

Como se muestra en la figura 12.5.a - c, los valores de la clase de edad I son los de mayor tamaño y variación. Los de las

Tabla 12.2 Talla media anual de la bacaladilla (mm) \pm 1 desviacion típica. Se indica el numero de ejemplares muestreados.

año	- 1 dt	media	+ 1 dt	no.ejemp.
1950	164.2	190.7	217.2	662
1951	175.0	203.3	231.6	1117
1952	166.8	195.5	224.7	1258
1953	183.2	222.9	257.6	346
1954	157.9	186.0	214.1	722
1955	216.1	233.7	251.3	193
1956	206.1	232.9	259.7	94
1957	164.3	195.7	227.1	1085
1958	194.6	223.9	253.1	499
1959	190.7	220.6	250.5	770
1960	165.0	200.1	235.1	125
1961	178.4	210.6	242.8	1298
1962	177.5	211.1	244.9	694
1963	164.6	200.0	235.3	761
1964	175.1	208.1	241.1	1456
1965	208.3	225.7	243.1	446
1966	189.2	224.4	259.6	1386
1967	228.7	249.7	270.6	524
1968	174.7	187.8	200.9	417
1969	166.7	176.9	187.6	98
1970	196.1	218.1	240.1	521
1971	181.3	210.3	239.3	259
1972	167.8	210.0	252.2	325
1973	153.2	195.9	238.6	825
1974	170.2	189.8	209.3	1031
1975	186.4	215.6	244.8	425
1976	144.0	164.7	185.3	3717
1977	186.6	230.3	274.1	3296
1978	127.5	167.3	207.1	746
1979				
1980				
1981	113.1	141.3	169.5	99015
1982	133.6	177.8	222.0	20710
1983				
1984				
1985				
1986				
1987	154.1	214.2	274.3	966
global	181.5	204.2	226.9	145787

talla media anual

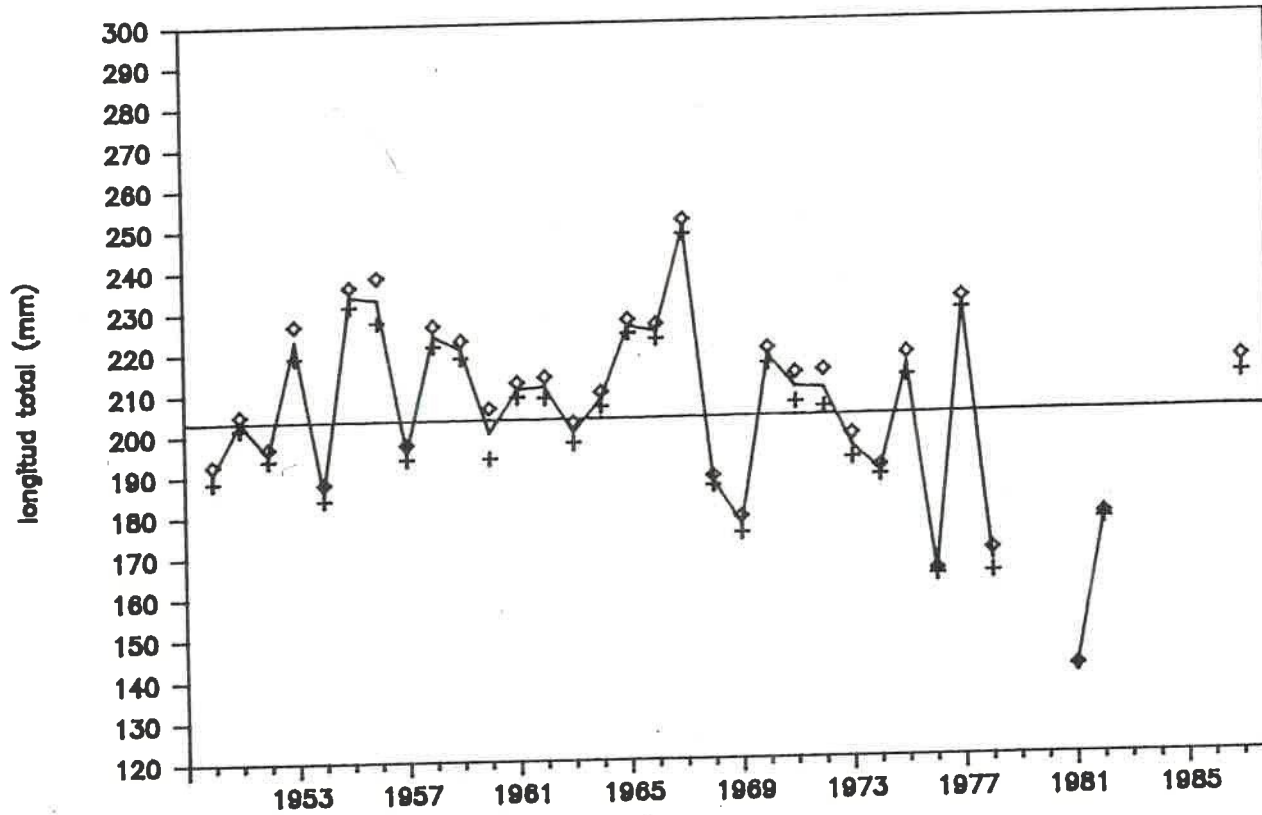
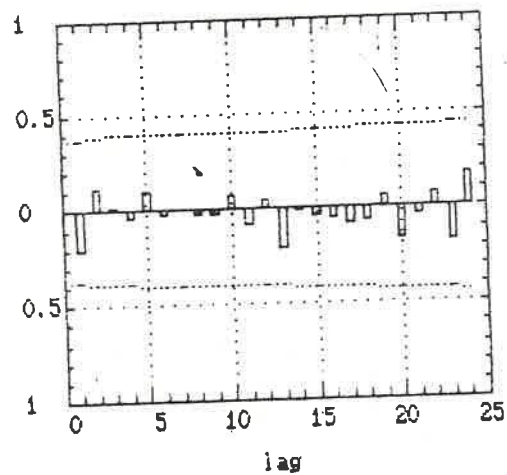
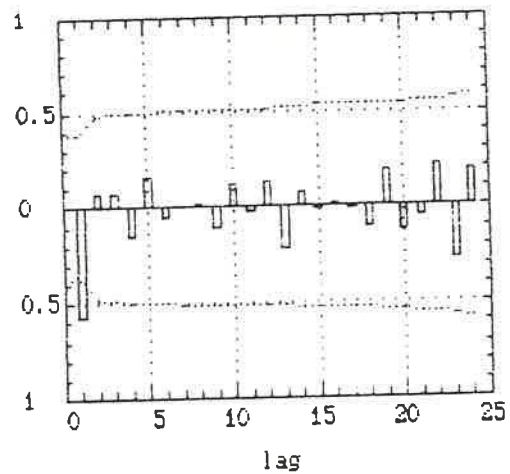


Fig. 12.3 Variación de la talla media anual de la bacaladilla durante el período de estudio. El valor anual se presenta con su intervalo de confianza al 95%. La línea gruesa indica el promedio de toda la serie



modelo estacionario



modelo no estacionario

Fig. 12.4 Función de autocorrelación de la talla media anual

Tabla 12.3 Datos de anchos de banda de crecimiento por cohorte
(1:0.0334 mm).

cohorte	H1	O1	H2	O2	H3	O3
1951	2.00	3.80	2.80	3.20	2.00	2.00
1952	4.18	6.00	4.66	4.33	3.00	4.12
1953	4.92	5.12	3.94	4.39	3.80	4.25
1954	4.40	5.50	3.34	3.64	2.00	2.75
1955	5.00	6.00	4.00	5.00	3.00	3.00
1956	5.00	5.75	5.00	5.16	3.00	3.00
1957	5.25	6.75	2.25	4.50	2.50	3.00
1958	6.06	6.32	4.42	3.26	2.92	3.33
1959	4.80	6.13	4.00	3.72	3.33	3.66
1960	4.82	6.61	3.71	5.25	3.57	4.77
1961	5.85	5.17	2.38	4.69	3.83	3.00
1962	5.17	5.40	3.55	3.53	2.85	3.80
1963	4.81	6.64	3.88	4.60	3.11	4.00
1964	8.16	8.50	4.25	4.50	3.00	3.50
1965	4.80	6.20	3.50	3.50	3.00	4.00
1966	6.00	9.00	3.34	3.64	2.00	3.00
1967	5.23	7.00	3.83	3.85	3.34	3.64
1968	5.00	5.23	3.83	3.85	3.34	3.64
1969	5.12	7.31	4.68	4.37	3.12	3.88
1970	4.85	5.64	3.42	3.92	3.16	3.60
1971	3.00	5.66	3.83	3.85	3.34	3.64
1972	5.00	5.00	4.00	4.00	4.00	3.00
1973	2.50	5.50	3.33	3.60	2.50	3.50
1974	4.00	3.85	2.50	4.50	3.34	3.64
1975	5.17	5.36	2.78	4.11	2.00	4.00
1976	5.76	6.00	3.50	4.16	1.66	5.50
1977	2.75	7.00	3.00	4.50	2.50	3.25
1978	4.00	5.50	2.25	3.50	2.00	3.30
1979	4.28	5.28	2.25	2.00	1.00	2.00
1980	4.00	4.00	3.34	3.85	3.00	3.64
1981	4.00	6.00	4.20	4.94	3.67	4.00
1982	5.40	6.40	3.00	4.00	2.60	2.80
1983	5.55	6.10	3.40	4.00	3.20	2.50
1984	4.90	6.83	4.10	4.81	3.60	2.75
1985	5.66	6.90	5.50	2.80		
1986	5.25	6.42				
media	4.80	6.00	5.98	3.59	2.89	3.45
varianza	1.20	1.14	1.17	0.60	0.45	0.49

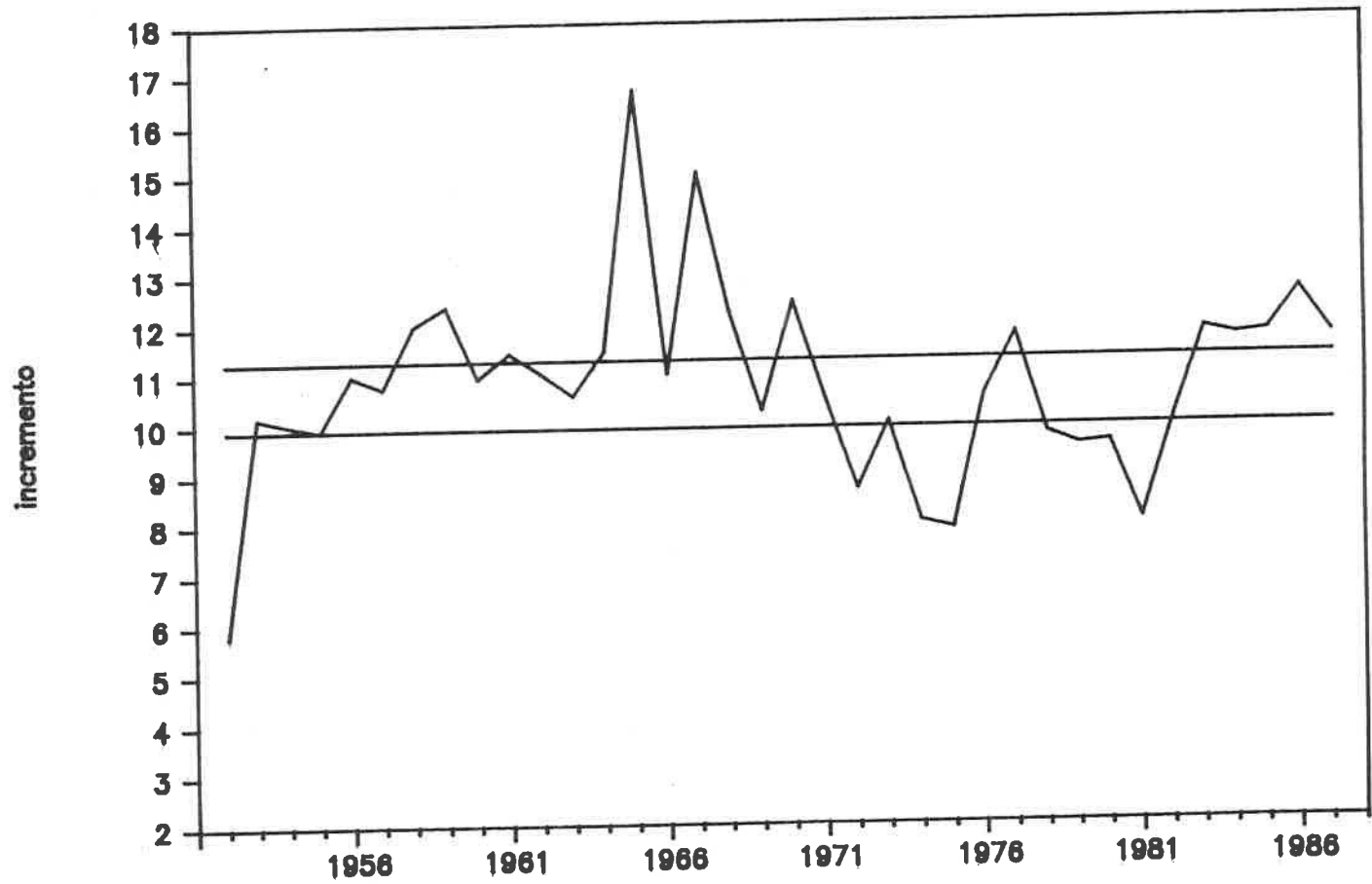


Fig. 12.5.a Variación del tamaño del anillo anual de la clase de edad I (1:0.0334 mm) durante el período de estudio. Las líneas indican el intervalo de confianza al 95% del promedio general

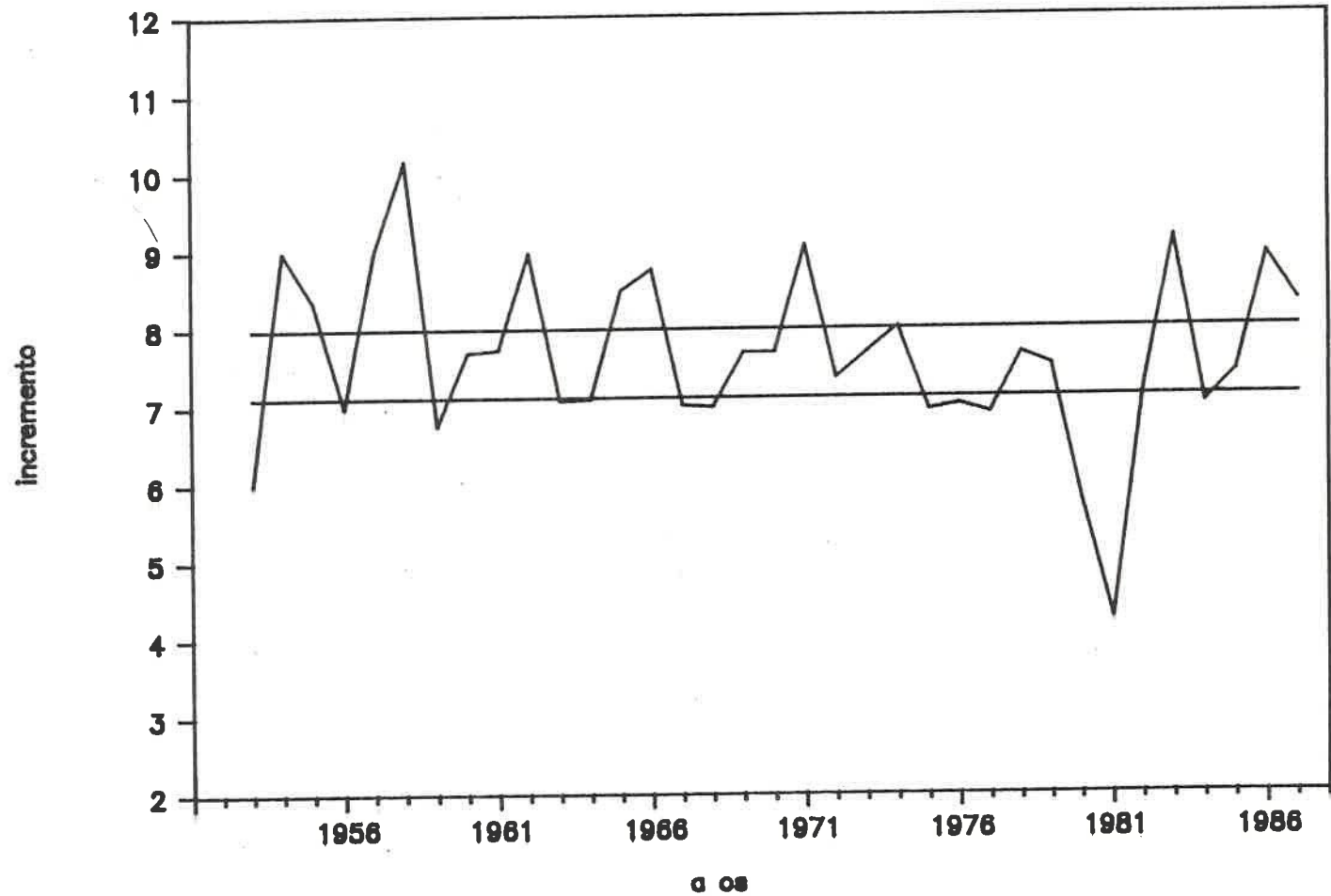


Fig.12.5.b Variación del tamaño del anillo anual de la clase de edad II (1:0.0334 mm) durante el período de estudio. Las líneas indican el intervalo de confianza al 95% del promedio general

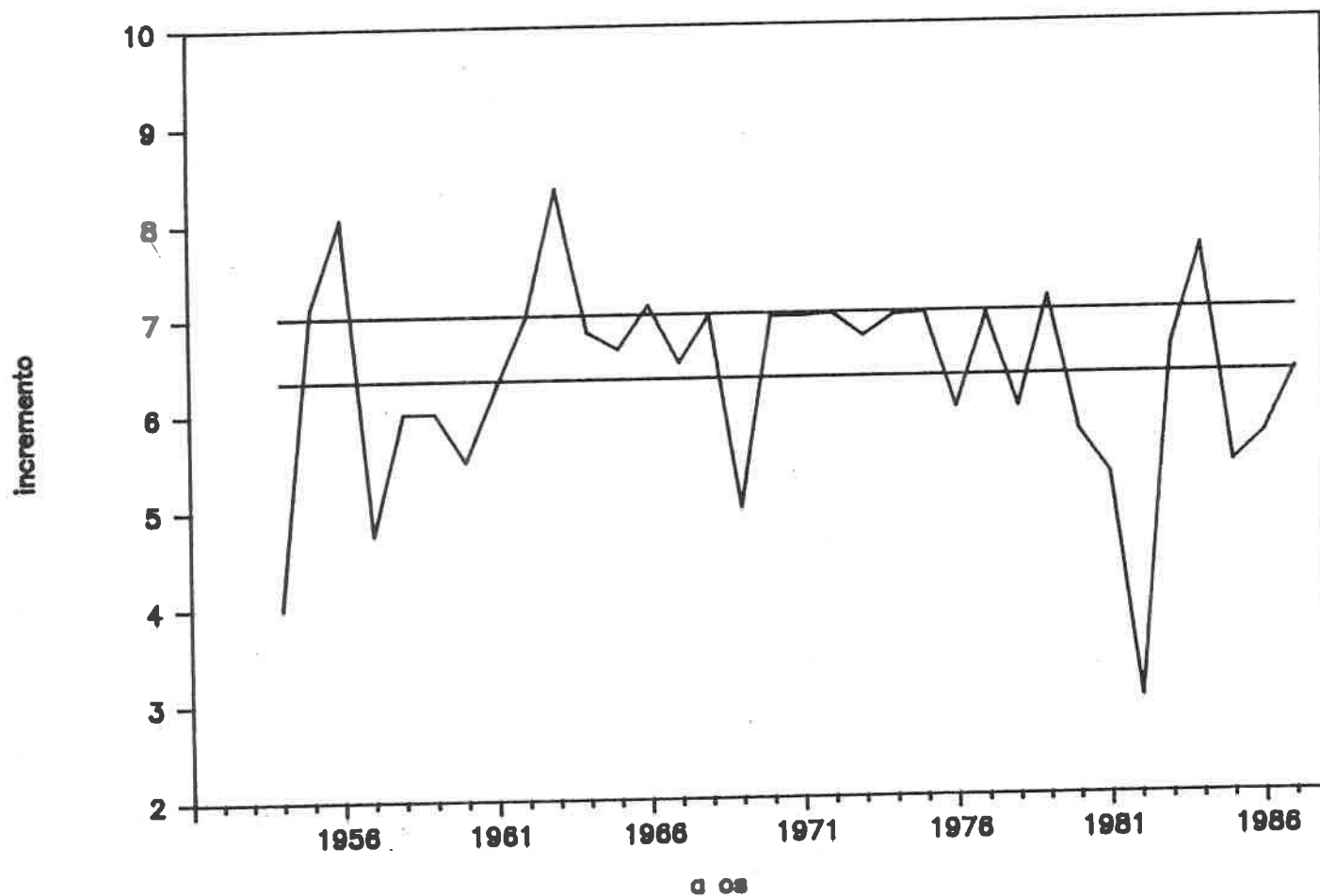


Fig.12.5.c Variación del tamaño del anillo anual de la clase de edad III (1:0,0334 mm) durante el período de estudio. Las líneas indican el intervalo de confianza al 95% del promedio general

clases de edad II y III son menos variables.

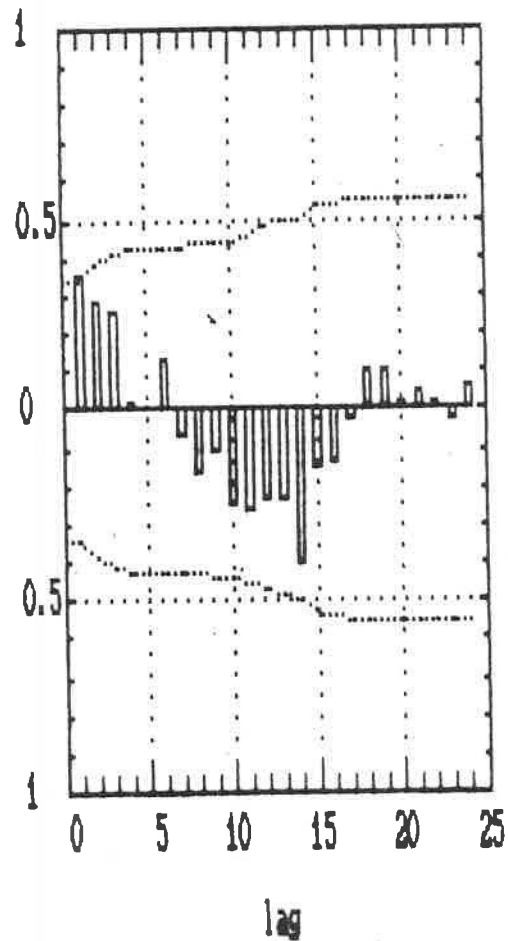
En la figura 12.6 se presentan las **FAC** del anillo anual ($H + O$) de la clase de edad I. La serie estacionaria (fig.12.6.a) es significativamente positiva al desfasarse un año; los coeficientes de correlación van disminuyendo hacia valores negativos, hasta el séptimo año. La **FAC** de la serie no estacionaria muestra valores negativos significativos con un año de desfase. Después disminuye y, a los 3 años se convierte en positivo (Fig. 12.6.b).

Las **FAC** del anillo anual de la clase de edad II son bastante similares, tanto en su forma original como diferenciada (Fig. 12.7 a y b). En ambos casos, el coeficiente de correlación es significativo, y negativo después de 2 años. Los valores de los coeficientes parecen sugerir una periodicidad de 4-5 años.

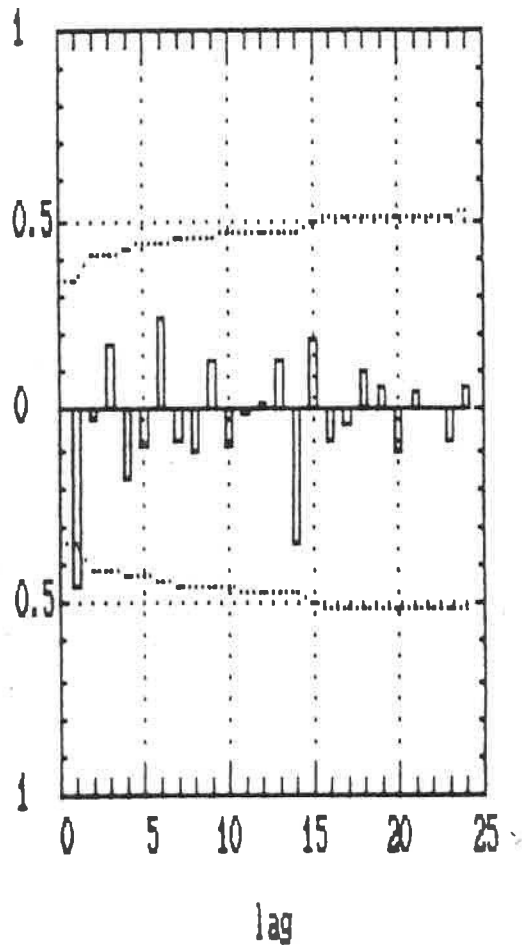
El tamaño del anillo anual de la clase de edad III apenas es significativo en la serie no estacionaria, cuando el desfase es de 2 años. En general, los coeficientes de correlación son bastante bajos en ambas series (Figs. 12. 8 a y b).

12.1.4 Crecimiento total

Finalmente se sumaron los anchos de las bandas de crecimiento de las 3 clases de edad consideradas (Tabla 12.4). Esto, con el fin de apreciar la magnitud de la respuesta a un determinado evento. Es muy importante remarcar que las cifras se refieren al **año calendario** en el que se considera la característica y no al **grupo anual** o cohorte de los individuos. Es decir, en 1980 el crecimiento de edad 1 se refiere al tamaño del annulus (banda hialina y opaca) de los individuos nacidos en 1979, los de edad 2 son los de la cohorte de 1978 y los de edad 3 de la del 1977.

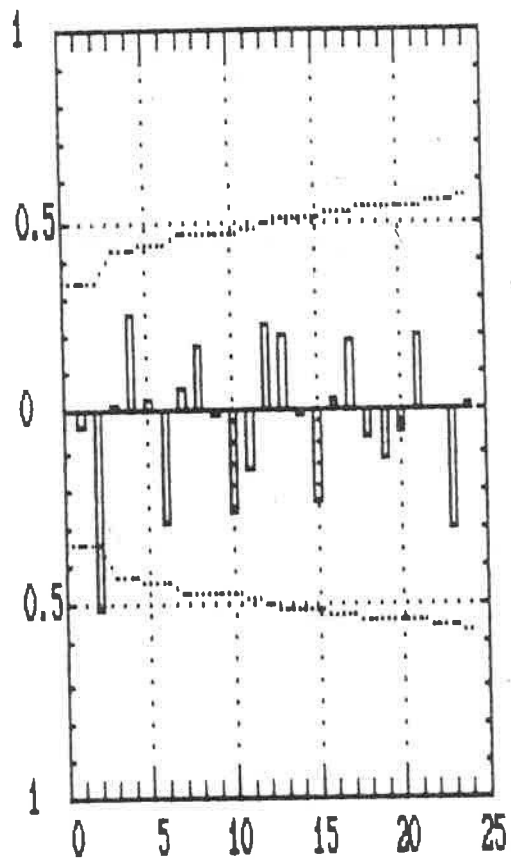


modelo estacionario

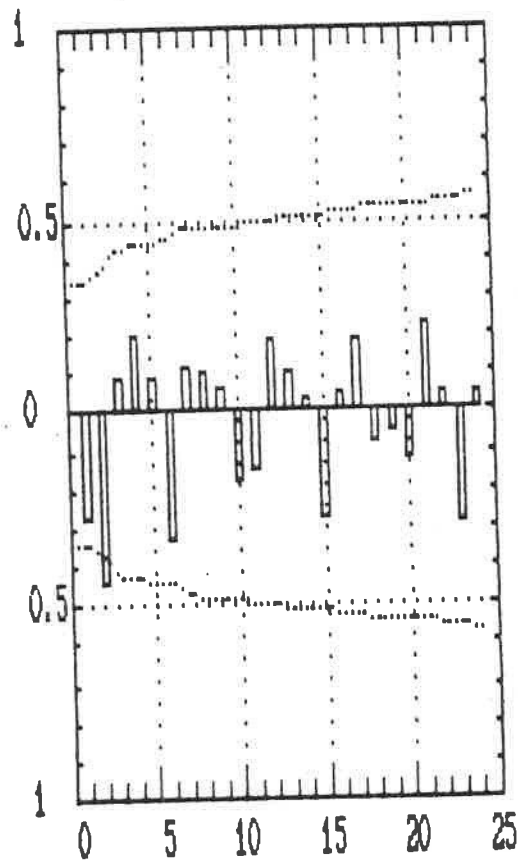


modelo no estacionario

Fig.12.6 Función de autocorrelación del tamaño del anillo anual de la clase de edad I

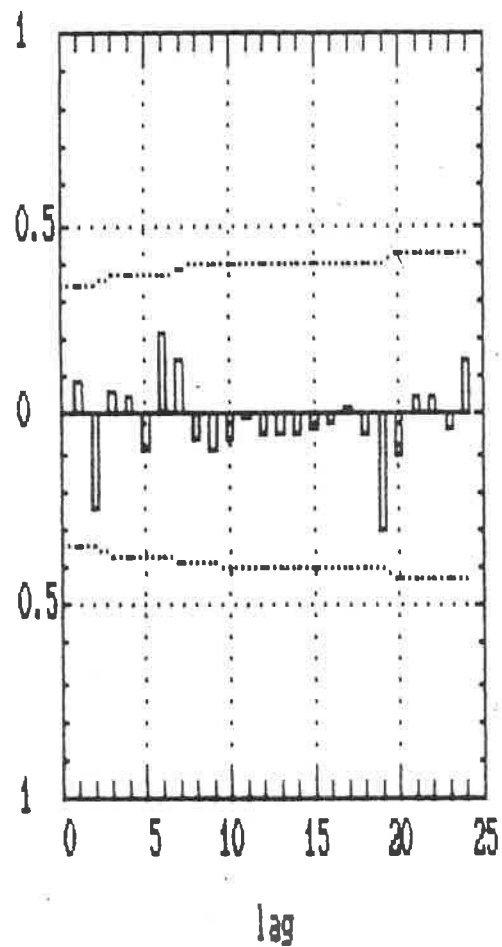


lag
Modelo estacionario

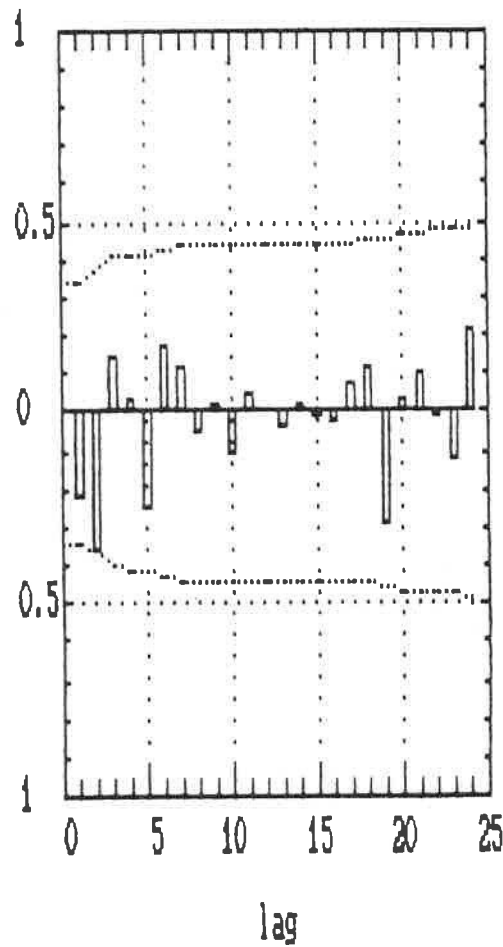


lag
modelo no estacionario

Fig. 12.7 Función de autocorrelación del tamaño del anillo de la clase de edad II



modelo estacionario



modelo no estacionario

Fig. 12.8 Función de autocorrelación del tamaño del anillo anual de la Clase de edad III

Tabla 12.4 Ancho del anillo anual de las clases de edad 1-3 y total de las tres (1:0.0334 mm) a lo largo de la serie.

año	edad 1	edad 2	edad 3	total
1952	5.80			
1953	10.18	6.00		
1954	10.04	8.99	4.00	23.03
1955	9.90	8.33	7.12	25.35
1956	11.00	6.98	8.05	26.03
1957	10.75	9.00	4.75	24.50
1958	12.00	10.16	6.00	28.16
1959	12.38	6.75	6.00	25.13
1960	10.93	7.68	5.50	24.11
1961	11.43	7.72	6.25	25.40
1962	11.02	8.96	6.99	26.97
1963	10.57	7.07	8.34	25.98
1964	11.45	7.08	6.83	25.36
1965	16.66	8.48	6.65	31.79
1966	11.00	8.75	7.11	26.86
1967	15.00	7.00	6.50	28.50
1968	12.23	6.98	7.00	26.21
1969	10.23	7.68	5.00	22.91
1970	12.43	7.68	6.98	27.08
1971	10.49	9.05	6.98	26.52
1972	8.66	7.34	7.00	23.00
1973	10.00	7.68	6.76	24.44
1974	8.00	8.00	6.98	22.98
1975	7.85	6.93	7.00	21.78
1976	10.53	7.00	6.00	23.53
1977	11.76	6.89	6.98	25.63
1978	9.75	7.66	6.00	23.41
1979	9.50	7.50	7.16	24.16
1980	9.56	5.75	5.75	21.06
1981	8.00	4.25	5.30	17.55
1982	10.00	7.19	3.00	20.19
1983	11.80	9.14	6.64	27.58
1984	11.65	7.00	7.67	26.32
1985	11.73	7.40	5.40	24.53
1986	12.56	8.91	5.70	27.17
1987	11.67	8.30	6.35	26.32
minimo	5.80	4.25	3.00	17.55
maximo	16.66	10.16	8.34	31.79
media	10.79	7.64	6.34	24.99
varianza	3.63	1.24	1.16	6.74

En la figura 12.9 se presentan las variaciones de esta característica. Aquí es de destacar el vigoroso crecimiento del año 1956 y el reducido de los años 81 y 82.

Las FAC de esta serie en su forma estacionaria y no estacionaria son muy distintas (Fig. 10 a y b). El coeficiente de correlación es positivo y significativo, al desfasarse un año en el primer caso y sucede a la inversa en el modelo no estacionario. Los demás coeficientes no son significativos y varían en su signo, sin una tendencia clara.

12.1.5 Discusión

Las características elegidas como descriptivas del crecimiento presentaron varias diferencias en su análisis temporal. La VAR de las diferentes series puede considerarse baja.

Por lo que respecta a las FAC, los valores cambian considerablemente, según se trate del modelo estacionario o no estacionario. Para que una serie sea estacionaria debe cumplir muchas condiciones; las matrices de autocovarianza y de autocorrelación deben ser positivas y definidas. Esto a su vez implica que el determinante de las matrices de autocorrelación y todos sus menores y principales, sean mayores que cero (Box & Jenkins 1976). Cuando se sospecha que la serie no es estacionaria debe emplearse un filtro, previamente al análisis de autocorrelación. Diferenciar la serie es una forma recomendada de filtro. Este, sin embargo, es un filtro muy fuerte (Gutiérrez, comunicación personal).

En el caso del núcleo, la interpretación biológica de ambos modelos es radicalmente distinta. Si se acepta que la serie es estacionaria, i.e. que tiene una media fija, el tamaño del núcleo

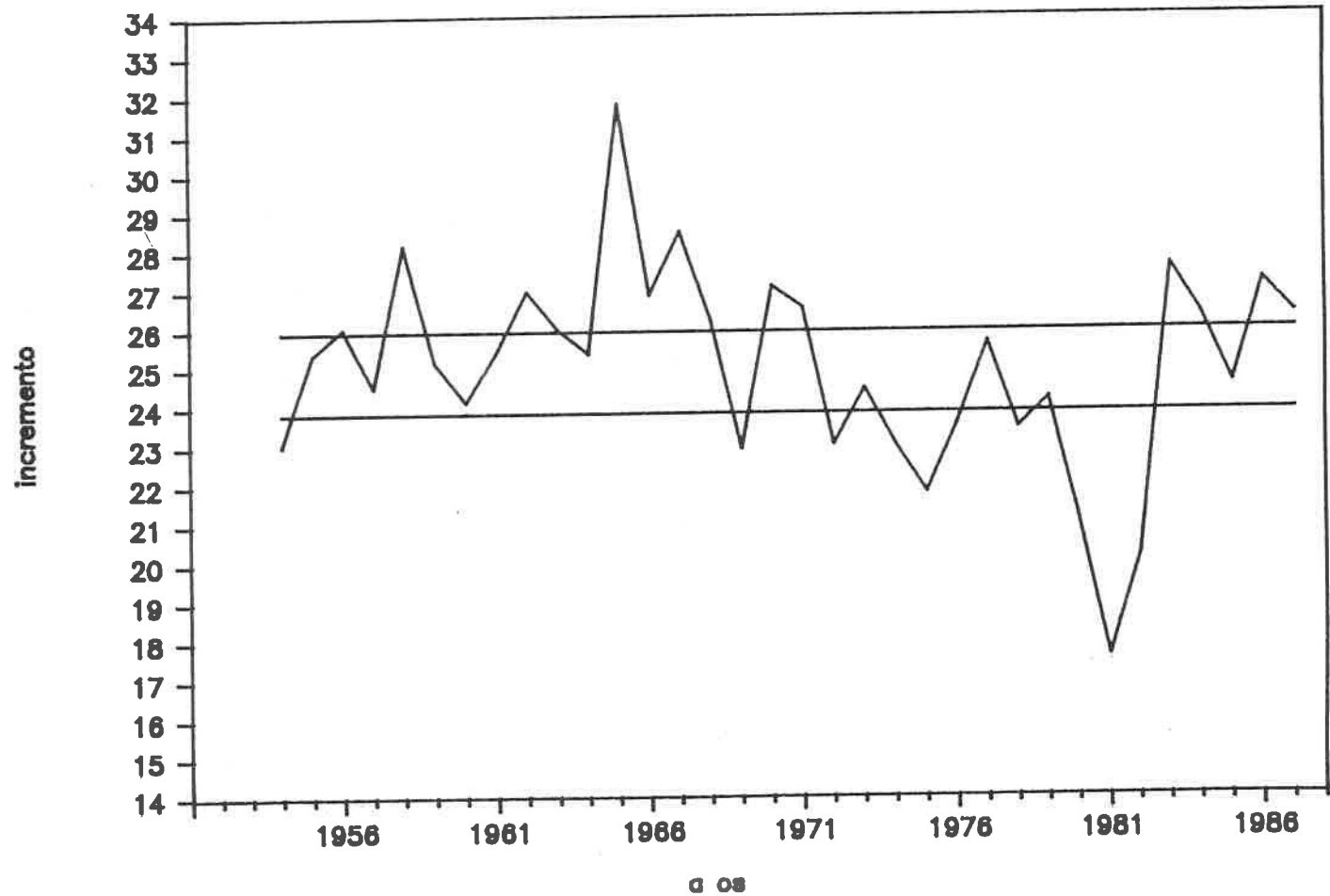
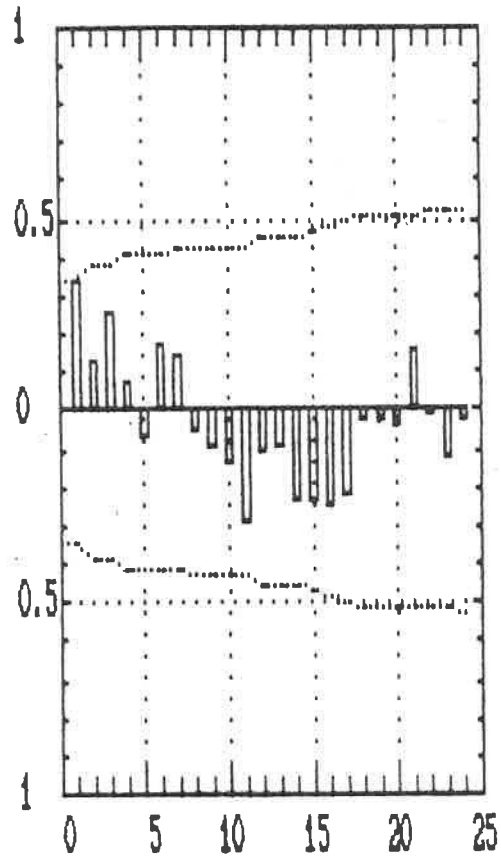
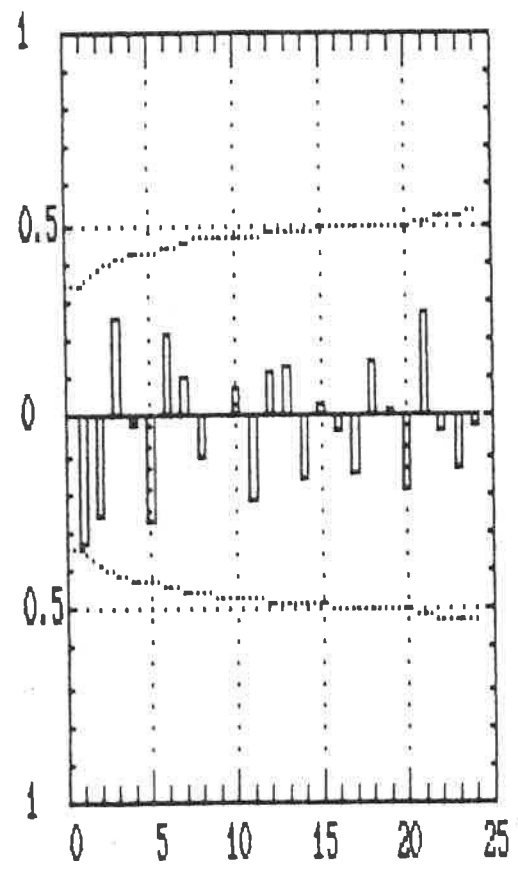


Fig. 12.9 Variación del tamaño de los anillos anuales de las clases de edad I - III considerados conjuntamente en cada año (crecimiento total) durante el período de estudio



lag
 modelo estacionario



lag
 modelo no estacionario

Fig. 12.10 Función de autocorrelación del tamaño de los anillos anuales de las clases de edad I-III tomados conjuntamente (crecimiento total)

de las diferentes cohortes simplemente fluctúa al azar, y no tiene ninguna periodicidad estadísticamente significativa. Si se considera como no estacionaria la FAC, sugiere que los crecimientos "buenos" son seguidos de crecimientos "malos"; es decir, hay un proceso de autorregulación que compensa las diferencias en el crecimiento de la población en su conjunto. Esta aclaración es importante porque el tamaño del núcleo de cada cohorte podría tomarse como un evento independiente en el tiempo, y por lo tanto, sin ninguna correlación. El proceso de autorregulación parece influir, aunque de manera decreciente, en el crecimiento de los 2 años siguientes. De ahí que cada 2 coeficientes negativos, siga uno positivo. Este proceso ya había sido observado por Bas y Morales (1966) en esta misma especie.

La periodicidad de 2-3 años (descartando que sea fluctuación al azar) podría estar relacionada con la fuerza de la clase anual, que a su vez depende del éxito del reclutamiento de cada cohorte. Este evento también ha sido observado en esta especie (Bas y Calderón-Aguilera 1989). Asumiendo que el tamaño del núcleo está linealmente relacionado con la talla del individuo, un mayor tamaño implicaría un "crecimiento favorable", y viceversa. De ser así el tamaño del núcleo podría servir como indicador del reclutamiento, punto aún oscuro y polémico en las ciencias pesqueras.

Sin ser estadísticamente significativa, la serie no estacionaria del tamaño del núcleo, parece reflejar una periodicidad alrededor de los 11 años. Esta fluctuación de período largo, podría estar relacionada con otras variables ambientales como se verá más adelante.

La talla media anual de la población explotada (con base en

muestreos de desembarque) puede ser un reflejo de la estructura global o condición de la población. A pesar de que puede estar sesgada por muchos factores e.g. patrón de muestreo, fuerza de las clases anuales, etc., se ha postulado como un buen indicador de la influencia de ciertos factores sobre esta especie (Bas y Calderon-Aguilera 1989). Esta característica se discute con mayor profundidad más adelante.

El ancho de las bandas, annulus o zonas de crecimiento, como también se les conoce, está directamente relacionado con la talla del individuo (LT), como ya se vió en el capítulo anterior. Estos, son indicadores mucho más finos de las variaciones del crecimiento, y además permiten hacer el análisis separando el factor edad. Se tomaron las clases de edad I, II y III debido a: i) comprenden el mayor volúmen de captura; ii) están mejor representadas y iii) a los 3 años ya se ha alcanzado el 63% de la talla máxima de esta especie (el 63% es el porcentaje que se utiliza en ingeniería de sistemas para la simulación de un proceso; ver apartado 12.5).

El análisis de autocorrelación de las series del tamaño del anillo anual de las 3 clases de edad, tanto en su forma estacionaria como no estacionaria pone de manifiesto lo siguiente: i) la clase de edad I es más variable que las otras. Esto significa,, como era de esperarse, que los organismos más jóvenes son más susceptibles a cualquier influencia en comparación con los más adultos; ii) los ciclos alrededor de 3 y 11 años, aún sin ser estadísticamente significativos, parecen expresarse reiteradamente en las series. La no significancia puede ser meramente una cuestión de tamaño de muestra, mientras que los cambios cíclicos en las poblaciones de peces es un hecho

bien documentado (Cushing 1982; 1985).

La suma de los tamaños de los anillos anuales de las clases de edad I, II y III llamada aquí como "crecimiento total" se intentó como una medida de la respuesta del crecimiento de la población en su conjunto. La poca significancia en los coeficientes en los coeficientes de autocorrelación de la serie pueden deberse a que el factor **cohorte** es más importante que la clase de edad. En esta característica se involucran los crecimientos de 3 clases anuales, las cuales pueden variar considerablemente en su crecimiento. Si se compara esta serie con la de la clase anual I, se observa que el "crecimiento total" depende del tamaño del anillo anual de esta clase de edad. La ventaja de considerar las 3 clases de edad más abundantes de la población, es reducir los errores en la medida de los anillos. También permite definir la magnitud de la respuesta a un determinado evento; dado que se tratan las 3 cohortes juntas el efecto de las diferencias entre cohortes se compensa, según puede deducirse del bajo valor de los coeficientes de autocorrelación.

12.2. Modelo Lineal de Crecimiento

Este modelo se basa en los incrementos anuales de crecimiento (A_i) (Tabla 12.4), y expresa la variación en el crecimiento total, como una función de la edad (columnas) y el año/ambiente (filas). De esta manera, el modelo que se ajusta es:

Incremento del crecimiento = efecto edad + efecto ambiente

Para el ajuste del modelo se utilizó el paquete STATGRAPHICS. Los valores de las variables son los mismos que las presentadas en la

Tabla 12.4, pero ponderándolas por el número de observaciones en cada caso. Se tomaron los datos comprendidos entre los años 1954 y 1987. Con esto se consigue que el tamaño de las columnas sea el mismo para todas las variables, lo que facilita considerablemente los cálculos. Así, el modelo puede manejarse como una regresión múltiple, en la que el crecimiento total es función de los crecimientos de las tres clases de edad consideradas y un componente aleatorio o "ruido" efecto del ambiente. El modelo se computó sin un intercepto general (constante). Esto permite una comparación directa de los parámetros obtenidos (Weisberg y Frie 1987). El orden de ajuste fue, primero los valores de A_1 , después A_2 y finalmente A_3 . Esto debido a que el coeficiente de correlación entre esas variables es progresivamente menor, como se muestra en la matriz de correlación:

MATRIZ DE CORRELACION

	A_1	A_2	A_3	total
A_1	1.000	.273	.090	.828
A_2		1.000	-.032	.592
A_3			1.000	.462
total				1.000

El resultado del ajuste se muestra en la Tabla 12.5. De ahí puede concluirse que:

i) El crecimiento total en un año calendario, depende en mayor medida del incremento de la clase de edad I, según se deduce del alto valor de T que presenta (el alto valor en la correlación de ambas variables ya lo demostraba).

ii) Las tres clases de edad consideradas, tienen un efecto significativo sobre el crecimiento total en un año, y explican el 99% del mismo (valor de r^2). Esto sólo es así, cuando se pondera por el tamaño de muestra (n^0 de otolitos leídos en cada

TABLA 12.5
 MODELO LINEAL DE CRECIMIENTO DE LA BACALADILLA DEL MEDITERRANEO OCCIDENTAL

RESULTADOS DEL MODELO

VARIABLE	COEFICIENTE	ERROR TIPICO	VALOR t	PROB (>t)
A1	2.219091	0.036738	60.4040	0.0000
A2	3.475465	0.082589	42.0816	0.0000
A3	3.684321	0.134859	27.3198	0.0000

ANALISIS DE VARIANZA PARA TODA LA REGRESION

FUENTE	SUMA DE CUADRADOS	G.L.	CUADRADO MEDIO	F	PROB (>F)
MODELO	23262042	3	7754014	6922	0
ERROR	34724.178	31	1120.135		
TOTAL	23296766	34			

R-CUADRADO = 0.998509

R-CUADRADO (AJUSTADO PARA G.L.) = 0.998413

ERROR TIPICO DE EST. = 33.4684

caso). Se hicieron previamente otros análisis sin considerarlo, y el coeficiente de regresión fue mucho más bajo.

iii) el alto valor de F excede cualquier valor crítico convencional, lo que demuestra que el crecimiento varía tanto con la edad del organismo como entre los diferentes años del período de estudio.

El efecto edad ya se discutió en capítulos anteriores; y como ahí se vió disminuye conforme el organismo se vuelve más viejo. El efecto cohorte es compensado al tratar las tres clases de edad juntas, como se discutió anteriormente. Las variaciones en el tiempo es muy probable que se deban a cuestiones ambientales. A continuación, se intenta definir un criterio que permita distinguir entre una fluctuación natural y una variación posiblemente causada por factores exógenos.

12.3 Anomalías en el crecimiento

Como se dijo anteriormente, uno de los problemas en el análisis de sistemas dinámicos radica en poder distinguir una variación "natural", de una variación "provocada" o influida, por factores exógenos al sistema. El criterio que se elija, o el intervalo de confianza, si se hace en términos estadísticos, definiría la existencia o no, de la variación.

Por apego a normas convencionales, se definirá "anomalía positiva", como aquella en la que el valor se sitúe por arriba del límite superior al 95 % de confianza del valor medio de la serie; "anomalía negativa", cuando esté por debajo del límite inferior y "normal", cuando se encuentre entre dicho intervalo. Los resultados para las 6 características consideradas se presentan en la Tabla 12.6.

Tabla 12.6 Anomalías en los valores medios anuales de las características descriptivas del crecimiento (+ = positiva; 0 = normal; -1 = negativa) al 95 % de confianza.

	TMA	NUC	A1	A2	A3	AA	global
1950	-1						
1951	0	1					
1952	-1	1	-1				
1953	1	0	0	-1			
1954	-1	1	0	1	-1	-1	-1
1955	1	-1	0	1	0	0	1
1956	1	1	0	0	1	0	3
1957	-1	-1	0	1	-1	0	-2
1958	1	-1	1	1	-1	1	2
1959	1	-1	1	-1	-1	0	-1
1960	0	-1	0	0	-1	0	-2
1961	0	-1	0	0	-1	0	-2
1962	0	0	0	1	1	1	3
1963	0	-1	0	0	1	0	0
1964	0	0	0	0	0	0	0
1965	1	1	1	1	0	1	5
1966	1	1	0	1	0	1	4
1967	1	0	1	0	0	1	3
1968	-1	1	1	0	0	0	1
1969	-1	1	0	0	1	-1	0
1970	1	0	1	0	0	1	3
1971	0	1	0	1	0	1	3
1972	0	-1	-1	0	0	-1	-3
1973	-1	0	0	0	0	0	-1
1974	-1	1	-1	0	0	-1	-2
1975	1	0	-1	-1	0	-1	-2
1976	-1	-1	0	0	-1	0	-3
1977	1	0	1	-1	0	0	1
1978	-1	1	-1	0	-1	-1	-3
1979	0	0	-1	0	0	0	-1
1980	0	1	-1	-1	-1	-1	-3
1981	-1	1	-1	-1	-1	-1	-4
1982	-1	0	0	-1	-1	-1	-4
1983	0	1	1	1	0	1	4
1984	0	0	1	0	1	1	3
1985	0	-1	1	0	-1	0	-1
1986	0	-1	1	1	-1	1	1
1987	1	-1	1	1	0	1	3
total	1	0	5	5	-8	2	5

TMA = talla media anual NUC = tamaño del núcleo del otolito
 An = Incremento de la clase de edad n
 AA = suma de los incrementos anuales

La suma algebraica de cada columna indica la tendencia general de la serie a cambiar de signo, es decir, a responder a una posible variación ambiental.

Estos valores indican que la talla media anual (TMA), el tamaño del núcleo (NUC) y la suma de los incrementos anuales (AA) son parámetros bastante constantes. El crecimiento de las clases de edad I y II tiende a manifestar una respuesta más clara cuando se trata de eventos favorables. Lo contrario sucede en las clases de edad III que exhiben un número mayor de anomalías negativas. Esto podría deberse a la dificultad de medir incrementos anuales conforme aumenta la edad del individuo, más que a una verdadera tendencia a reaccionar negativamente.

El crecimiento "global" tiende a responder mejor ante un evento favorable, pero en todo caso debe tomarse con reservas.

La suma algebraica de cada fila puede ayudar a detectar la magnitud global de la respuesta del crecimiento a factores externos. Aún cuando la respuesta de cada característica no tiene que ir forzosamente en el mismo sentido, la suma de todas compensaría los errores de medida en cada característica. De esta manera, si 3 ó más de las 6 características presentaron en un mismo año anomalías positivas, el año podría considerarse como de "crecimiento favorable"; si es a la inversa como "desfavorable". Bajo este criterio los años quedarían clasificados de la siguiente manera:

CRECIMIENTO	AÑOS
FAVORABLE	56, 62, 65, 66, 67, 70, 83, 84, 87
NORMAL	54, 55, 57, 58, 59, 60, 61, 63, 64, 68, 73, 74, 75, 77, 79, 85, 86
DESFAVORABLE	72, 76, 78, 80, 81, 82

Esta clasificación sólo indica que un valor es significativamente distinto de otro, pero no dice nada respecto a la variación intrínseca de los valores en un mismo año. Esto es, el valor medio en cada año (que es con lo que se trabaja en las series) puede ser el resultado matemático de la suma de valores muy altos y muy bajos, divididos entre el número total de observaciones.

Un año clasificado como "normal", en realidad pudo ser bastante anómalo en lo que toca al crecimiento y no ser detectado. Para evitar eso también se analizó la dispersión de las medidas dentro de cada año. Para ésto, se computó el coeficiente de variación de cada característica, en cada año.

El coeficiente de variación es una medida relativa de la dispersión en cada muestra. Además, como es adimensional, permite la comparación de variables de diferentes unidades y órdenes de magnitud.

En la Fig. 12.11 se muestra el coeficiente de variación del tamaño del núcleo del otolito y de la TMA. Para el primero, los valores más altos se registraron en 1956, 63, 70, 76 y 87. La serie parece encontrarse en estado estacionario. El tamaño del núcleo (o su coeficiente de variación en este caso) es una manifestación del crecimiento, relativamente independiente de factores antropogénicos (no sufre la presión pesquera y el nivel actual de contaminantes no es tan alto). Sus variaciones parecen obedecer a factores intrínsecos y ambientales, pero dentro de un equilibrio estable.

El coeficiente de variación de la TMA presenta cambios anuales más conspicuos que los del núcleo. Se aprecia también una tendencia a aumentar a partir de 1969. La TMA aún cuando responde

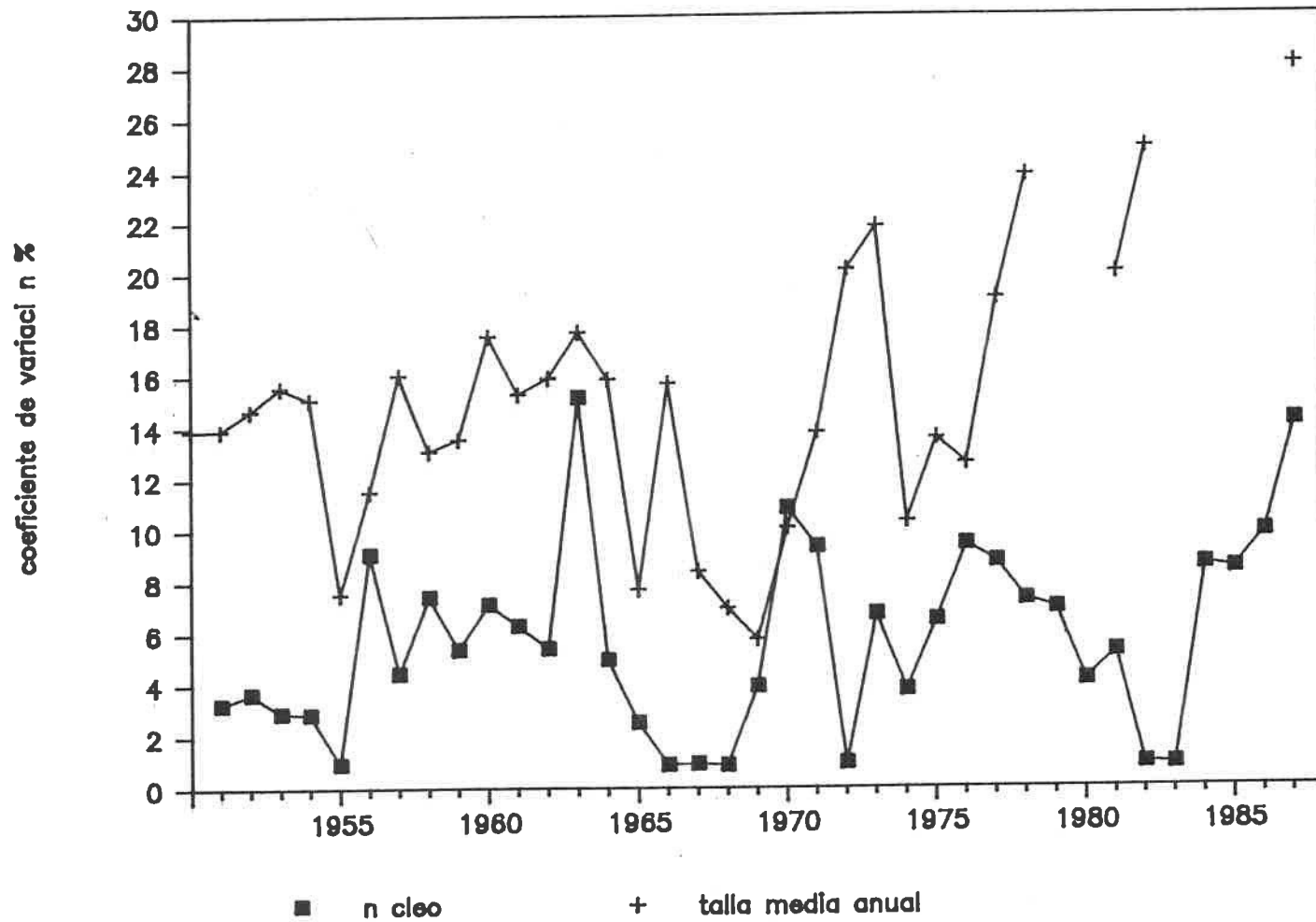


Fig.12.11 Coeficiente de variación (%) del tamaño del núcleo y de la talla media anual durante el período de estudio

a la estructura de la población, está muy influida por factores antropogénicos. Por un lado puede estar sesgada por el patrón de muestreo y por otro, reflejar la presión pesquera. Si se compara esta gráfica con la Fig. 12.3 se observa que mientras la TMA tiende a bajar a partir de 1968, el coeficiente de variación tiende a subir precisamente a partir de ese año.

Las poblaciones tienen mecanismos de autocontrol que les permiten soportar presiones externas. Sin embargo, una perturbación muy fuerte o una menos brusca, pero sostenida, puede llegar a romper esa situación de equilibrio. Aún cuando los datos no permiten llegar a conclusiones más definitivas, el que el coeficiente de variación de la TMA tienda a aumentar puede ser un indicador del deterioro gradual del ambiente, considerando dentro de éste a la presión pesquera.

La Fig.12.12 muestra los coeficientes de variación de los incrementos anuales de crecimiento. Aquí es notable el efecto de la cohorte. La variación en un mismo año no es igual para las tres clases de edad, sino que sigue a la cohorte. Así la cohorte del 53 registra una alta variación en los 3 años de su vida (clase de edad I en 54, II en 55 y III en 56). Lo mismo sucede en la cohorte del 57 que a los 2 años alcanzó el coeficiente de variación más alto de toda la serie. Esto podría indicar que la perturbación en las primeras etapas de la vida del organismo afectaría su posterior desarrollo. Por lo demás, los mecanismos de autorregulación mencionados para el núcleo son igualmente válidos. Los valores del coeficiente de variación son bajos, lo que permite considerar los resultados obtenidos de las medidas del otolito, como fiables.

Un menor coeficiente de variación indicaría una mayor

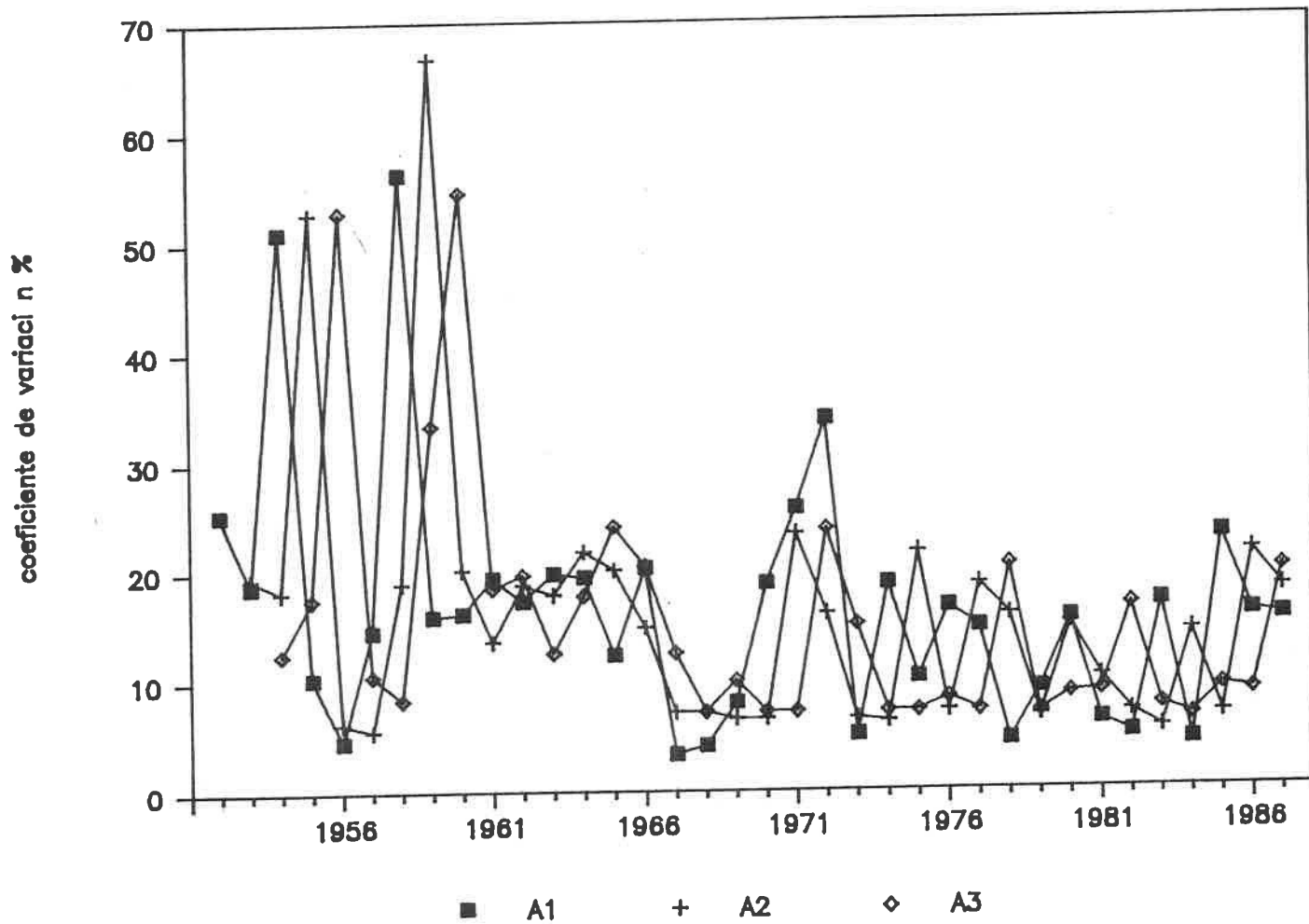


Fig.12.12 Coeficiente de variación (%) de los incrementos anuales de crecimiento de las clases de edad I (A1), II (A2) y III (A3) a lo largo del período de estudio

Tabla 12.7 Datos de temperatura (° C) del agua de mar en la zona de estudio.

AÑO	MES					
	ENERO	FEBRERO	MARZO	ABRIL	MAYO	JUNIO
1950			13.0-16.1	13.9-16.0	15.1-19.0	21.9-24.8
1951	12.0-14.0	12.0-13.0	11.7-14.0	11.0-16.1	13.7-18.3	17.0-24.0
1952	11.5-15.4	10.7-14.0	12.7-16.8	14.3-16.7	16.4-21.5	20.8-26.2
1953	11.2-15.0	11.7-15.0	12.2-14.0	15.0-17.2	15.2-21.0	20.6-21.9
1954	13.7-16.0	9.5-13.5	12.5-16.0	14.5-16.8	16.3-19.0	19.0-24.0
1955	14.0-16.0	13.0-15.0	13.0-15.5	14.3-18.0	19.0-21.0	21.0-23.5
1956	14.0-15.0	10.0-14.0	11.8-14.0	14.0-15.5	19.7-20.0	18.5-22.0
1957	11.5-15.3	13.0-15.0	14.0-16.0	14.0-17.0	16.0-18.5	18.5-21.5
1958	13.7-15.0	13.2-14.6	13.1-15.0	13.1-17.0	15.9-20.1	18.2-22.2
1959	13.2-14.4	12.2-13.4	13.1-14.4	14.0-16.1	15.2-19.0	18.9-24.5
1960	-----					
1961	-----					
1962	12.5-15.5	12.0-15.2	10.5-13.0	12.5-14.0	-----	-----
1963	10.0-15.0	10.0-13.0	12.0-14.0	12.0-16.0	14.0-19.0	16.0-24.0
1964	12.0-14.5	11.0-14.0	11.0-14.0	12.5-17.0	13.0-22.0	16.0-24.0
1965	12.0-15.2	11.0-15.0	12.0-14.0	13.0-16.0	14.0-19.0	16.0-25.0
1966	12.0-14.0	12.0-14.0	12.0-13.5	13.0-16.0	14.2-18.5	16.0-23.5
1967	12.0-14.0	11.5-31.5	12.5-14.5	12.5-16.0	12.5-18.0	17.0-22.5
1968	-----					
1969	-----	-----	-----	12.2-15.2	14.6-16.4	16.1-19.2
	-----	-----	12.0-12.0	13.0-15.0	15.0-16.0	17.0-18.0
1970	11.9-13.2	13.1-13.1	12.1-13.1	12.9-13.7	13.8-17.1	18.5-21.0
	12.0-13.0	13.0-13.0	12.0-13.0	13.0-13.0	14.0-17.0	18.0-21.0
1971	-----	12.6-12.8	12.3-12.5	-----	14.5-17.3	-----
	12.0-12.0	12.0-13.0	12.0-13.0	13.0-14.0	15.0-17.0	18.0-20.0
1972	-----					
1973	-----					
1974	12.0-13.0	12.0-12.0	12.0-14.0	13.0-15.0	14.0-18.0	15.0-19.0
	12.5-12.5	12.5-12.5	12.5-13.0	13.0-13.5	14.0-16.0	17.0-19.0

estabilidad del medio. Si ésta, a su vez favorece el crecimiento, a menor coeficiente de variación mayor crecimiento. El alto valor de la TMA registrado en 1967, y los bajos coeficientes de variación, para todas las características, en ese año, parecen apoyar esta hipótesis.

12.4 Factores ambientales de posible influencia sobre el crecimiento.

Los factores ambientales que pueden afectar al crecimiento son muchos y de varios tipos (ver capítulo 1.4.2). Su ámbito de actuación puede ser de índole puramente local (eventos a micro y mesoescala) o de influencia general (macroescala). Dentro de los primeros puede incluirse la temperatura en una determinada zona, el aporte de un río, la productividad primaria, actividades antropogénicas, etc. Las manchas solares y la radiación solar, la variación del polo magnético de la Tierra o los ciclos lunares son ejemplos de eventos a macroescala. Es obvio que no todos tienen igual peso sobre el crecimiento, ni puede demostrarse su relación causa - efecto. Sin embargo, proporcionan una idea de las condiciones ambientales en un determinado momento y permiten visualizar alguna correlación con las variaciones en el crecimiento de esta especie.

12.4.1 Temperatura

Uno de los factores controladores del crecimiento más importante es la temperatura (Fry 1971, citado por Brett 1979).

En la Tabla 12.7. se presentan los valores de la temperatura superficial del mar en la zona de estudio. De 1950 a 1959 los datos proceden de la zona de pesca de Castellón (Andreu &

1975	12.0-13.0	11.0-12.0	11.0-12.0	12.0-15.0	14.0-17.0	15.0-19.0
	12.0-12.5	12.0-12.5	12.0-12.5	12.5-14.0	15.0-15.0	16.0-20.0
1976	12.0-13.0	12.0-12.0	12.0-13.0	13.0-14.0	13.0-19.0	16.0-23.0
	12.5-13.0	12.0-12.5	12.0-12.5	13.0-13.5	13.5-17.0	17.0-21.0
1977	11.0-13.0	11.0-12.0	12.0-13.0	13.0-14.0	13.0-16.0	16.0-20.0
	12.0-12.5	11.0-12.5	13.0-13.0	13.0-14.0	14.0-15.0	17.0-20.0
1978	12.0-13.0	11.0-13.0	11.0-13.0	12.0-13.0	13.0-16.0	16.0-19.0
	12.0-13.0	12.0-12.5	11.5-12.5	12.5-13.0	13.5-16.0	17.0-19.0
1979	12.0-13.0	11.0-13.0	11.0-13.0	11.0-14.0	12.0-17.0	17.0-21.0
	12.0-13.5	12.0-12.5	12.5-13.0	13.0-13.0	13.0-17.0	18.0-20.0
1980	10.0-13.0	10.0-11.0	10.0-12.0	11.0-14.0	13.0-15.0	14.0-19.0
	12.0-13.5	12.0-12.0	11.5-11.5	12.0-13.5	13.5-15.0	17.0-19.0
1981	10.0-11.0	10.0-11.0	11.0-12.0	11.0-13.0	13.0-16.0	15.0-19.0
	12.0-12.0	12.5-12.5	12.5-13.0	13.0-14.0	15.0-17.0	18.0-20.0
1982	10.0-11.0	11.0-11.0	10.0-12.0	11.0-11.0	13.0-17.0	17.0-21.0
	11.5-12.0	11.5-12.0	12.5-12.5	13.0-14.0	13.5-18.0	18.0-20.0
1983	11.0-12.0	10.0-12.0	10.0-11.0	11.0-13.0	12.0-16.0	15.0-21.0
	13.0-13.0	11.5-13.0	11.5-12.5	13.0-13.0	13.5-15.0	16.0-19.0
1984	11.0-12.0	10.0-11.0	10.0-12.0	11.0-13.0	12.0-14.0	13.0-19.0
	13.0-13.5	12.5-12.5	12.0-12.0	12.0-14.0	14.0-15.0	15.0-20.0
1985	11.0-13.0	11.0-11.0	12.0-12.0	12.0-13.0	13.0-15.0	16.0-19.0
	12.5-14.0	12.5-13.0	12.5-13.0	13.0-13.5	14.0-16.0	17.0-20.0
1986	11.0-12.0	10.0-11.0	11.0-11.0	11.0-12.0	12.0-18.0	17.0-18.0
	12.5-13.0	12.0-12.5	12.0-12.5	13.0-13.5	13.5-18.0	17.0-20.0
1987	12.7-13.4	11.6-13.0	12.1-12.5	12.1-14.7	13.4-15.2	16.8-18.7

De 1950 a 1959 los datos son de temperatura mínima absoluta - temperatura máxima absoluta del agua superficial en la zona de pesca de Castellón.

De 1962 a la fecha los datos (cifra superior) corresponden a la temperatura en la boca de la termoeléctrica de Badalona (FECSA) (promedio temperatura mínima - promedio temperatura máxima).

De 1969 a la fecha los datos (cifra inferior) son de agua superficial en las Islas Medas (también T min - T max).

----- no hay datos

Rodríguez-Roda 1951, Herrera 1957, 1958a, b, 1961, Rodríguez-Roda 1952, 1953, 1955, Rodríguez-Roda & Herrera 1955); de 1962 a 1967 de Badalona (Estación Termoeléctrica de FECSA) y de 1969 a la fecha de L'estartit (Gerona). Se dió mayor atención a los 6 primeros meses del año, ya que es durante los cuales cuando tiene lugar la freza y el reclutamiento de esta especie, así como la formación de la termoclina. Este último evento parece tener gran influencia sobre la población de la bacaladilla, sobre todo en lo que toca al reclutamiento, como se verá más adelante.

Por esta razón también fueron consideradas las temperaturas a 50 y 80 m de profundidad. En las figura 12.13 se presentan las temperaturas semanales de dichas profundidades desde 1977 hasta 1986. Como ahí puede verse, y como se describió en el capítulo 1.5, la variación de la temperatura es claramente estacional. Un modelo apropiado para esta clase de series es de la forma siguiente:

$$\text{Temperatura } (T_t) = a_0 + a_1 \cos(fot) + a_2 \text{sen}(fot) + a_3 \cos(flt) + a_4 \text{sen}(flt) \dots\dots\dots$$

el cual, generalmente, puede expresarse con menos términos como:

$$T_t = a_0 + A \cos(fot + \phi)$$

$$A = (a_1^2 + a_2^2)^{1/2}$$

$$\phi = \tan^{-1}(a_2/a_1)$$

$$fo = \text{frecuencia } (= 1/365 \text{ cpd} = 1/52.14 \text{ cps})$$

Para utilizar este modelo las observaciones de temperatura fueron ajustadas a fechas fijas (Tabla 12.8). Cuando el registro real no tenía más de 3 días de diferencia con respecto al ajustado, se tomaba tal cual. Cuando pasaba, este término se interpolaba entre

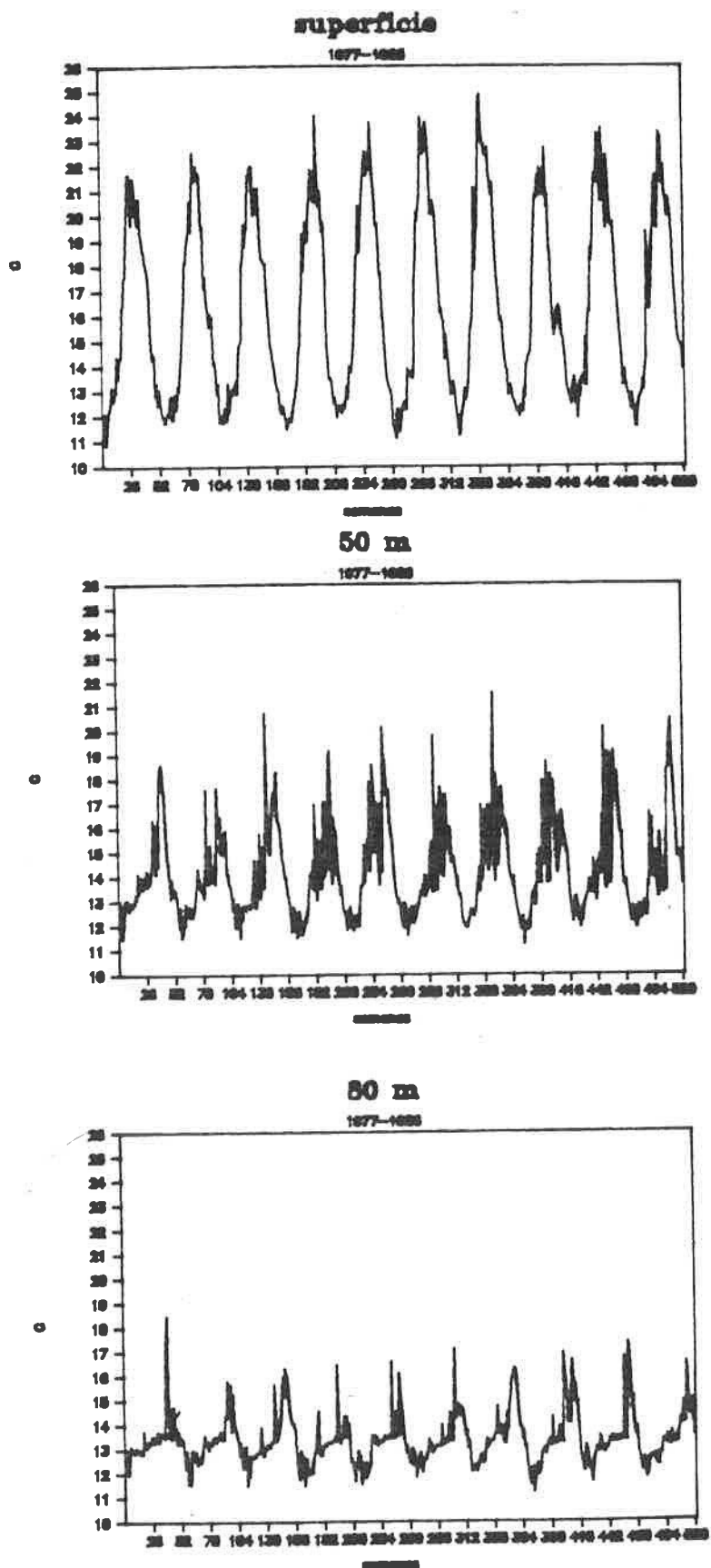


Fig. 12.13 Temperatura semanal del mar (Datos de L'estartit) 1977 - 1986

TABLA 12.8 FECHAS DE MUESTREO DE TEMPERATURA

(datos ajustados)

No. sem.	mes	No. sem	mes
	enero		julio
1	7	27	7
2	14	28	14
3	21	29	21
4	28	30	28
	febrero		agosto
5	4	31	4
6	11	32	11
7	18	33	18
8	25	34	25
	marzo		septiembre
9	3	35	1
10	10	36	8
11	17	37	15
12	24	38	22
13	31	39	29
	abril		octubre
14	7	40	6
15	14	41	13
16	21	42	20
17	28	43	27
	mayo		noviembre
18	5	44	3
19	12	45	10
20	19	46	17
21	26	47	24
	junio		diciembre
22	2	48	1
23	9	49	8
24	16	50	15
25	23	51	22
26	30	52	29

las observaciones más próximas, y se ponderaba con el promedio general para esa fecha. Se tomaron los datos de 1977 a 1986 (520 semanas).

El ajuste fue realizado con el programa FIT (Candela, comunicación personal). La función obtenida fue la siguiente:

$$T_t = 16.4068 + 4.992 \text{ } ^\circ\text{C} \cos(6.9^\circ t + 38.8 \text{ } ^\circ\text{C})$$

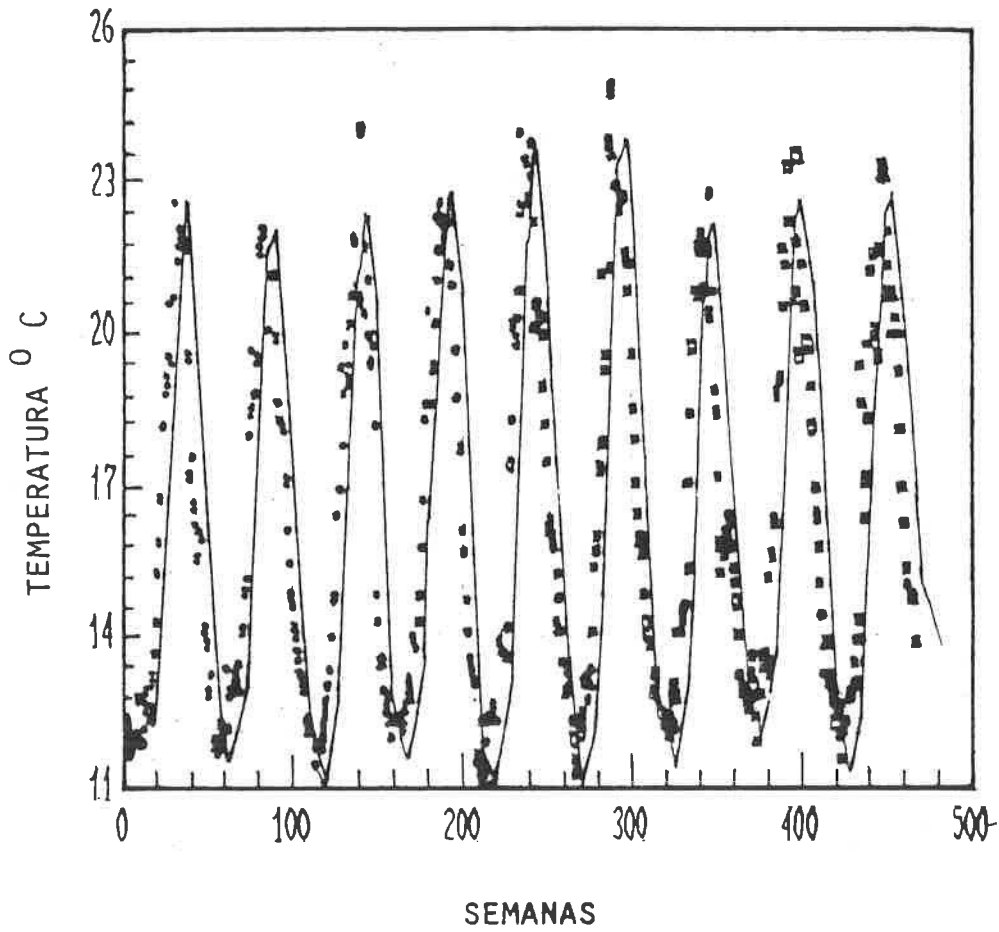
($a_0 = 16.4068$; $a_1 = -3.887$; $a_2 = -3.132$; $r = 0.95$ con una varianza de 1.31).

Los datos observados y la función estimada se presentan en la figura 12.14. Pudiéndose observar que el ajuste es bastante bueno.

Para estimar la relación entre el crecimiento y la temperatura se empleó el Análisis de Correlación Cruzada (ACC). Las pruebas se hicieron con el tamaño del núcleo del otolito, los incrementos de las clases de edad I, II y III y la suma de las tres en un año calendario (crecimiento total). Se tomó la temperatura media del mar, en abril, mayo y junio.

En general aunque los coeficientes de correlación son bajos, la distribución de los mismos permite suponer que ambos eventos están correlacionados.

Según el ACC el diámetro del núcleo del otolito está inversamente correlacionado con la temperatura, en los meses de abril, mayo y junio (Fig. 12.15). Cuando se toman simultáneamente el valor de la temperatura y el diámetro del núcleo del otolito (i.e. desfase = 0), la correlación es más alta en abril, no existe en mayo y es baja en junio. Esto era de esperarse dado que en mayo y junio el núcleo regularmente ya está totalmente formado. Cabe repetir que se consideró como núcleo a la porción



$$T_t = 16.4068 + 4.992 \text{ } ^\circ\text{C} \cos(6.9 \text{ } ^\circ\text{t} + 38.8 \text{ } ^\circ\text{C})$$

Fig. 12.14 Variación de la temperatura superficial del mar durante 10 años de observaciones semanales. La línea continua indica el modelo ajustado

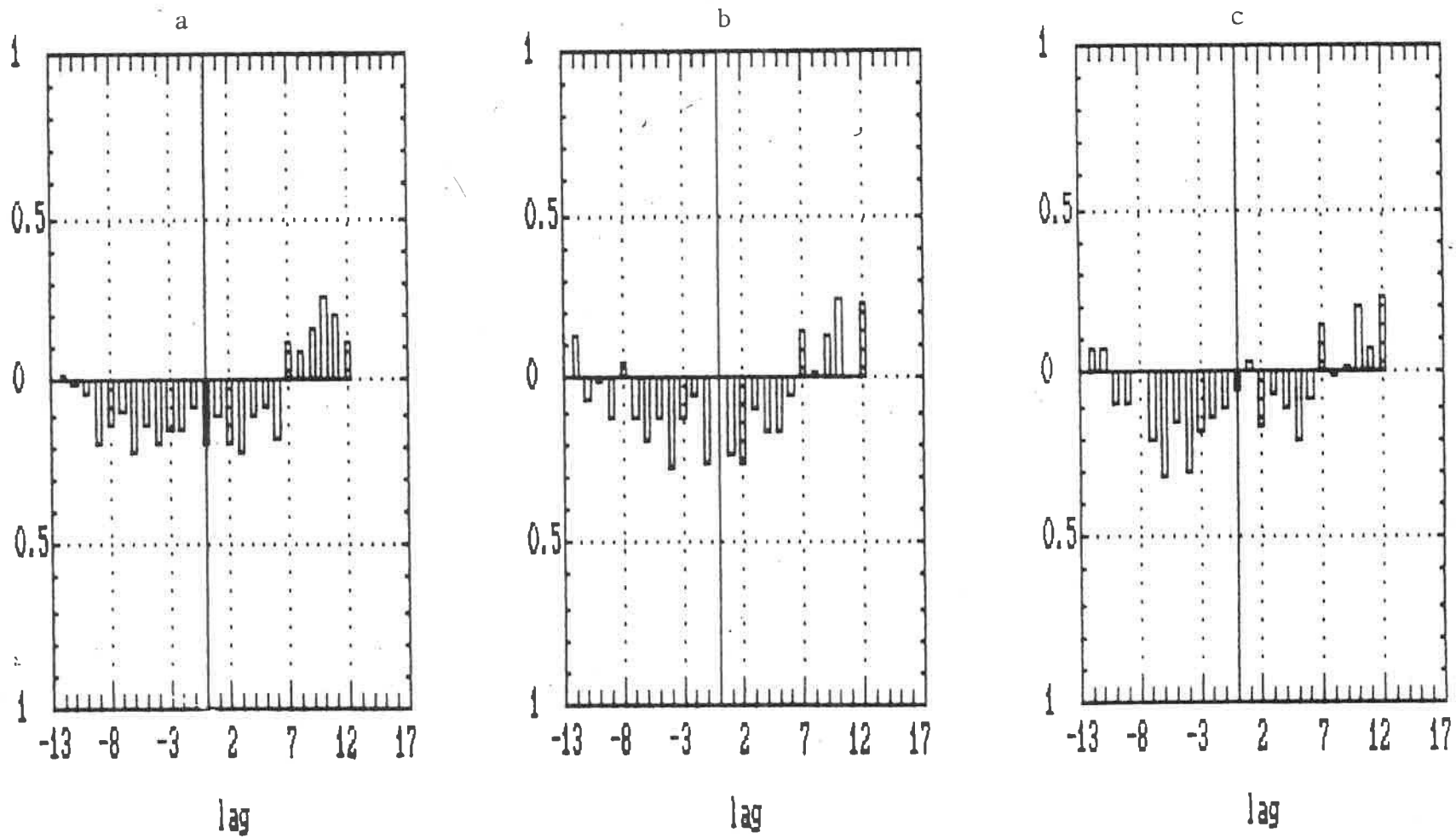


Fig. 12.15 Análisis de correlación cruzada entre la temperatura media de abril (a) mayo (b) y junio (c) y el diámetro del otolito

central del otolito limitada por el anillo de Bowers. El valor de la temperatura en otros años no tiene sentido relacionarla con el tamaño del núcleo, si se busca una relación causa - efecto. Sin embargo, es útil como medio para comparar las series.

Aún cuando el crecimiento esté gobernado principalmente por factores genéticos, el ambiente puede ser importante. En el caso del núcleo es probable que la correlación negativa se deba, no al efecto en sí de la temperatura sobre el desarrollo del núcleo, sino sobre el medio, particularmente la productividad primaria. Una temperatura superficial anormalmente alta dificultaría el proceso de surgencias, factor importante en la fertilidad de esta zona (este punto se trata por separado más adelante).

En la figura 12.16 se presenta el ACC para el A_1 . Los coeficientes de correlación fueron predominantemente bajos y positivos, pero indican que las series están correlacionadas. Las temperaturas de mayo y junio parecen tener más incidencia sobre el crecimiento que la de abril. Si se descarta la posibilidad que sea una mera falacia matemática, esto podría indicar que un aumento en la temperatura, aceleraría el metabolismo y por tanto, los individuos crecerían más. Pero un metabolismo acelerado requiere una mayor demanda de energía. Si la mayor demanda de energía puede ser cubierta con suficiente alimento disponible en el medio, un mayor crecimiento es hasta cierto punto razonable. En ésta época, la productividad en la zona es alta y hay una mayor actividad alimentaria, según puede deducirse del índice de repleción gástrica (Macpherson 1978).

Los coeficientes de correlación son adimensionales y sólo indican una relación cualitativa. Para poder estimar la respuesta de una variable, en este caso el crecimiento, respecto a otra es

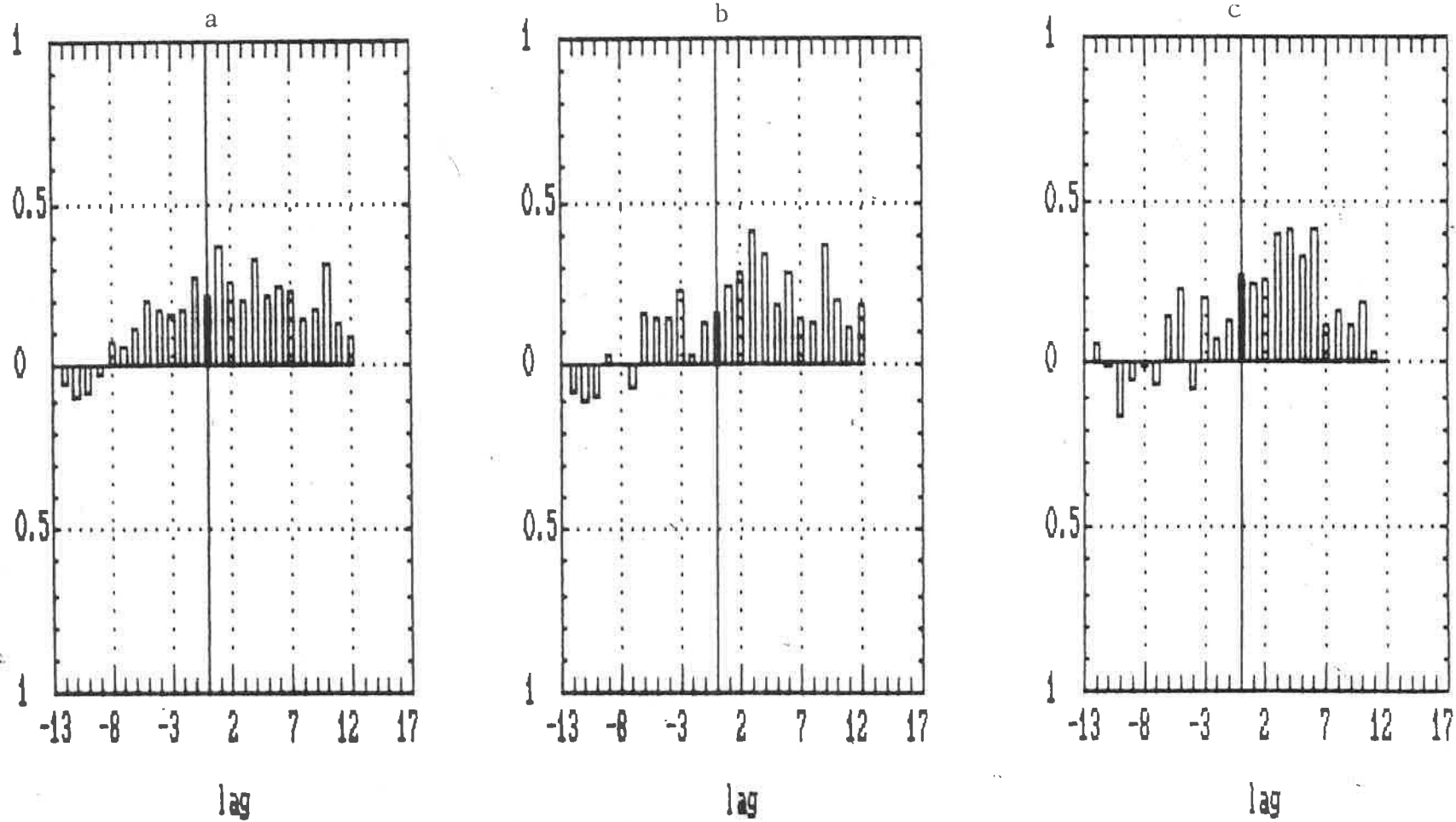


Fig. 12.16 Análisis de correlación cruzada entre la temperatura media de abril (a) mayo (b) y junio (c) y el tamaño del anillo anual de la clase de edad I

necesario utilizar otro tipo de técnicas como por ejemplo la de dinámica de sistemas.

Cabe destacar que los coeficientes más altos se encuentran en la vecindad de períodos de 2-3 años. Estas fluctuaciones de período corto ya se habían manifestado en el capítulo anterior, en el análisis de autocorrelación de la serie.

El tamaño del A_2 no parece tener ninguna relación con la temperatura en ningún mes (Fig. 12.17). Los coeficientes de correlación son bastante bajos y parecen fluctuar al azar. La interpretación biológica sería, que este grupo de edad es bastante indiferente a los cambios de temperatura. Evidentemente, si viven a profundidades superiores a los 80 m no tiene porque afectarles la temperatura en superficie. Sin embargo, lo que se pretende con este tipo de análisis es visualizar una posible correlación entre ambos eventos y detectar algún tipo de componente periódico. Según Brett (1979) la temperatura influye más en los mecanismos de demanda de energía que sobre el crecimiento en sí. Una variación anormal de la temperatura puede provocar una respuesta no necesariamente de forma inmediata, por lo que este tipo de análisis puede considerarse apropiado.

En la figura 12.18 se presenta el ACC de la temperatura y el A_3 . Los coeficientes de correlación son más altos que con los de la clase de edad II pero su influencia no parece clara. Cuando las series se toman sin desfase, la correlación es negativa en abril, poco positiva en mayo, y prácticamente no existe en junio. Esto indicaría, al igual que en la clase de edad II, que la temperatura no influye sobre el crecimiento de esta clase de edad. Es un hecho bien conocido que la magnitud de la respuesta del individuo ante cualquier perturbación (cambio en la

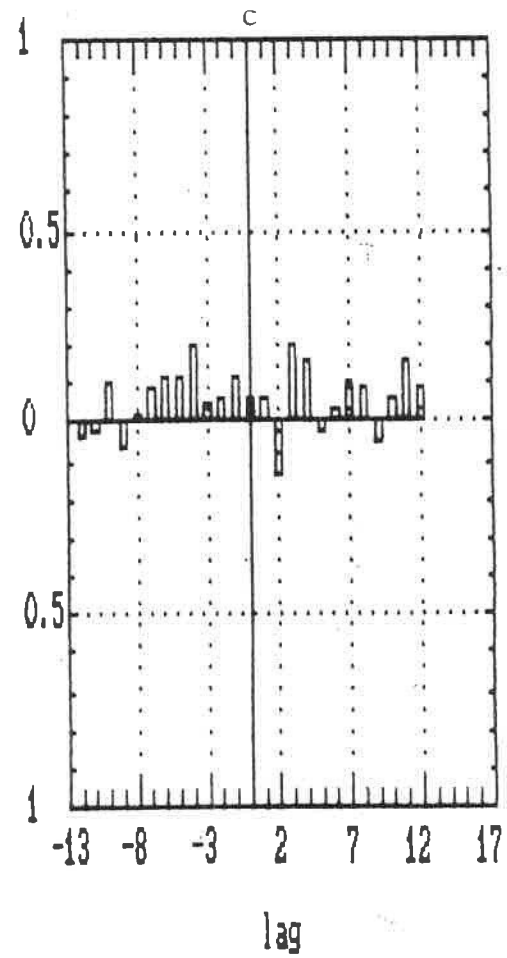
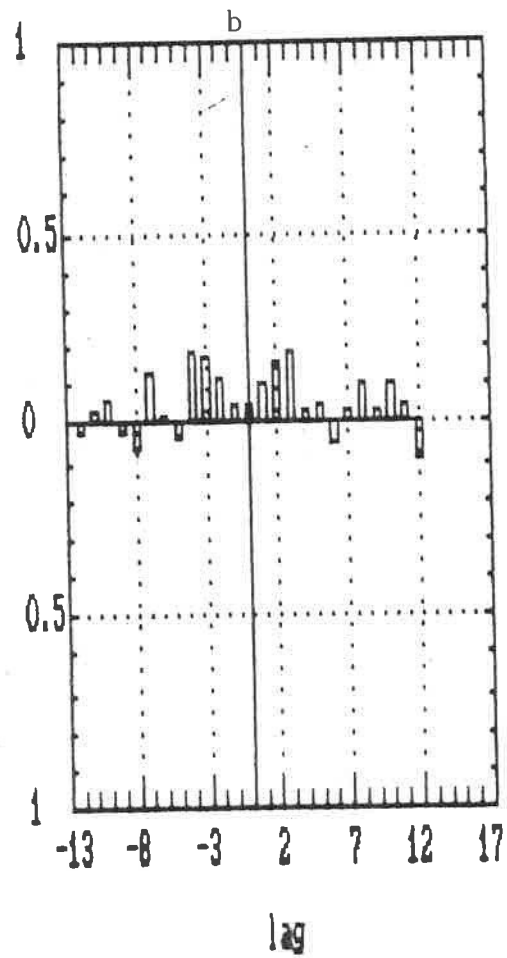
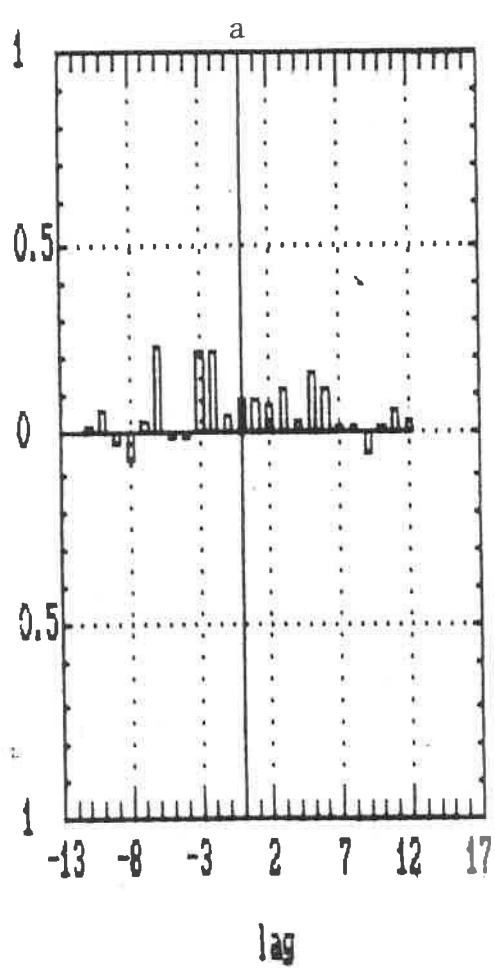


Fig. 12.17 Análisis de correlación cruzada entre la temperatura media de abril (a) mayo (b) y junio (c) y el tamaño del anillo anual de la clase de edad II

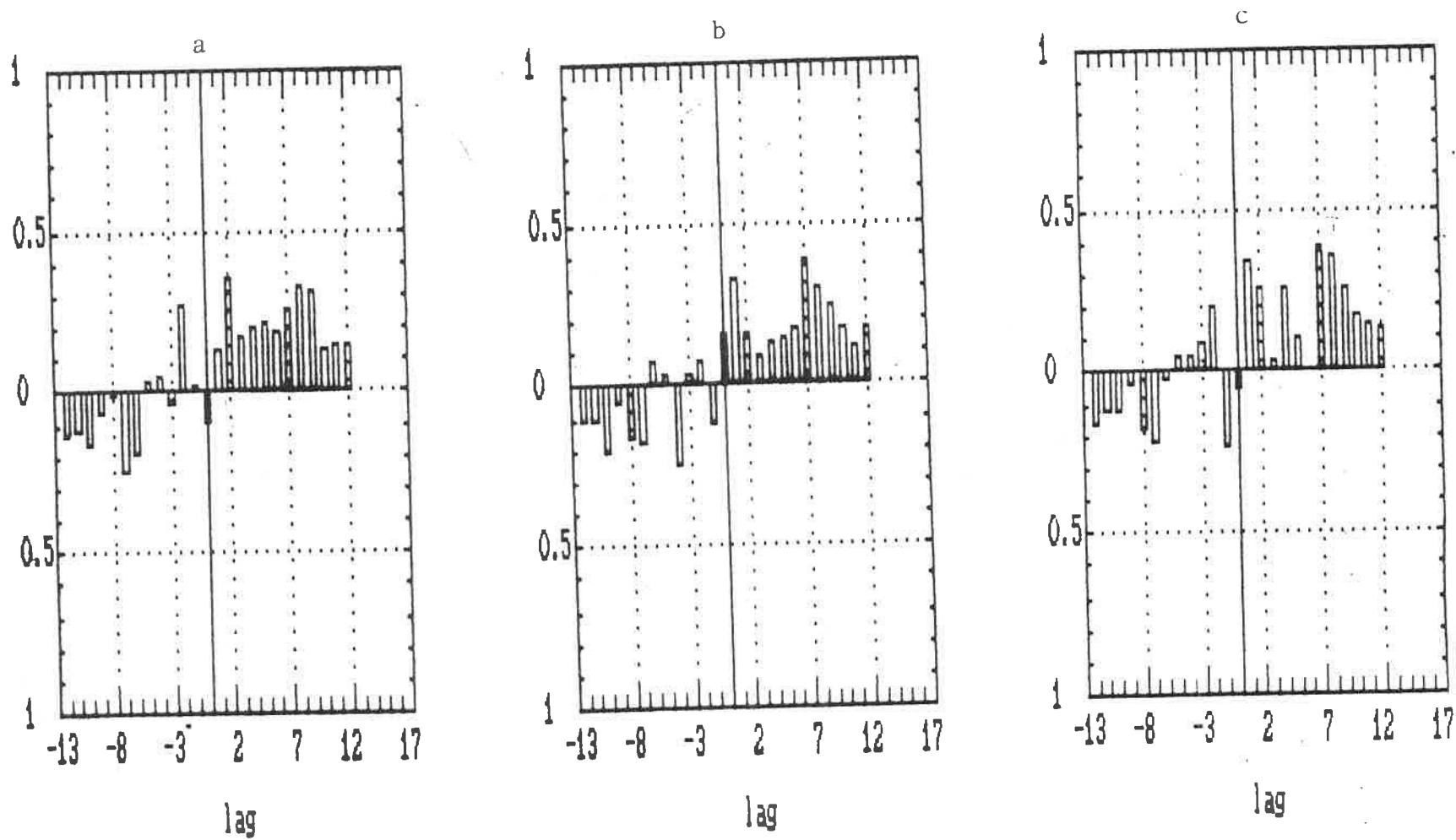


Fig. 12.18 Análisis de correlación cruzada entre la temperatura media de abril (a) mayo (b) y junio (c) y el tamaño del anillo de la clase de edad III

temperatura, presencia de contaminantes, etc.) disminuye con la edad. Por otra parte, el que los coeficientes de correlación sean más altos cuando se considera un desfase (2 años en la temperatura de abril; 1 año en la de mayo y junio) podría indicar la respuesta como **cohorte** y no como clase de edad propiamente dicha. Es decir, los organismos de una cierta cohorte fueron afectados por la temperatura cuando era más jóvenes, pero el efecto sobre el crecimiento se manifiesta hasta el tercer año de su vida. El que los coeficientes suban y bajen de forma más o menos alternante, puede ser indicio del mecanismo de autorregulación del crecimiento otras veces aludido (Bas y Morales 1966; Bas y Calderon-Aguilera 1989, este trabajo).

Las series del crecimiento total y de la temperatura parecen estar correlacionadas (Fig. 12.19).

El hecho de que los coeficientes de correlación sean más altos, cuando las series se desfasan hacia adelante, y no en el año del evento, puede indicar que el sistema tiene "memoria". Esto es fundamental cuando se intenta aplicar técnicas de dinámica de sistemas. Desde el punto de vista pesquero podría ayudar a hacer predicciones a corto plazo, al saberse el efecto que una anomalía térmica podría tener sobre el crecimiento de la población, un tiempo después.

De todo lo anterior se desprende que el efecto de la temperatura sobre el crecimiento es muy diferente según sea la edad del individuo. En las primeras etapas de la vida del individuo (tamaño del núcleo del otolito), un aumento en la temperatura puede ser perjudicial, probablemente porque afectaría más al medio, que a los propios individuos. En los de edad 1, la correlación es positiva (mayor temperatura, mayor crecimiento); a

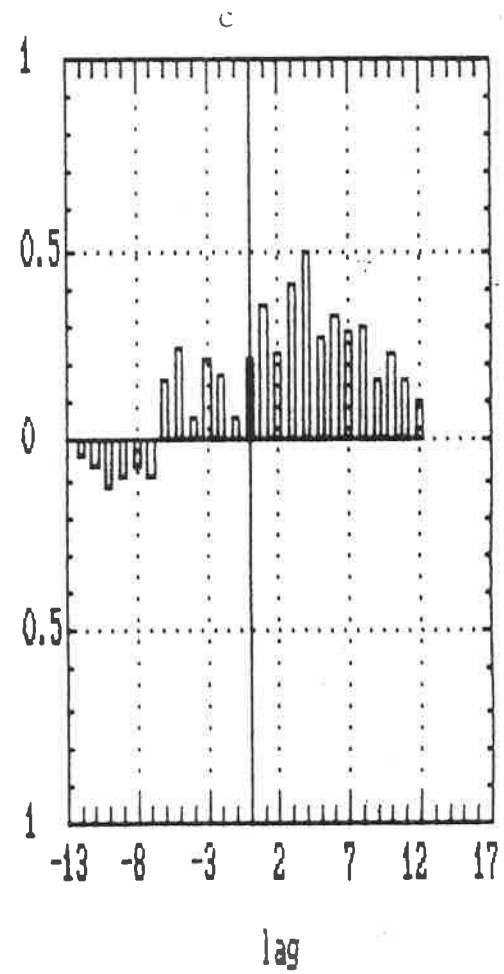
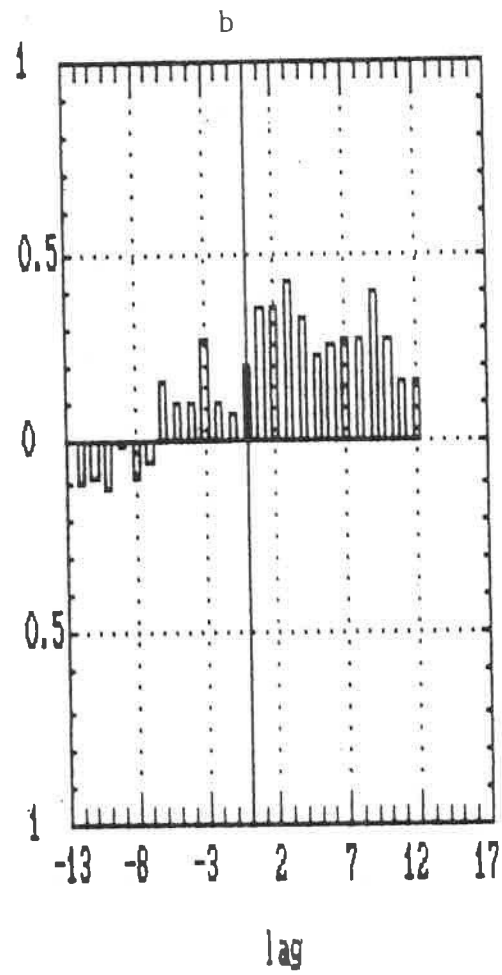
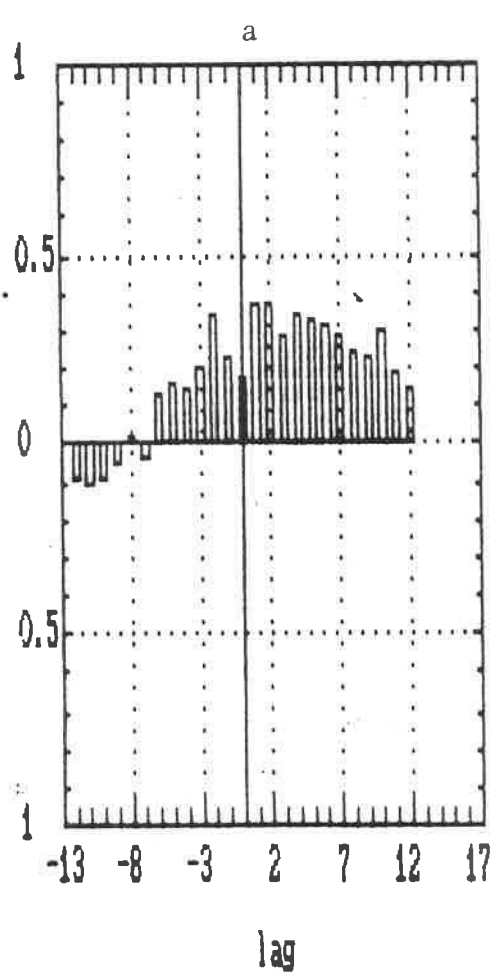


Fig. 12.19 Análisis de correlación cruzada entre la temperatura media de abril (a) mayo (b) y junio (c) y el crecimiento total

los de edad 2 no parece afectarles. Los individuos de edad 3 parecen manifestar la respuesta de lo acontecido en años anteriores. El crecimiento total en un año muestra una correlación positiva, pero con retardo.

Formación de la Termoclina

Como puede verse en la fig. 12.13, La temperatura de enero a junio es uniforme verticalmente (12 - 13 °C desde la superficie hasta el fondo). A partir de abril, las capas superiores se calentan por efecto del sol; en mayo la termoclina empieza a ser evidente, comenzando su descenso. La temperatura superficial asciende desde 15-20°C hasta 27 °C, a principios de agosto. En septiembre empieza nuevamente el enfriamiento, y para noviembre la temperatura vuelve a ser uniforme (Font 1986).

Esta especie, como ya se ha dicho, tiene larva pelágica. Su migración al fondo parece coincidir con la formación de la termoclina estival (Bas y Morales 1966, Bas y Calderon-Aguilera 1989). Si la termoclina se retrasa, como sucede en los años fríos, que generalmente van asociados a un alta productividad, los organismos bajarían al fondo con mayor talla. Este mayor crecimiento repercutiría en una mayor talla media anual, como ya se demostró en otro trabajo (Bas y Calderon-Aguilera op. cit.). Cuando se compara con el "crecimiento global", como se definió en el apartado anterior, se observó que en un 93% de las ocasiones que hubo retraso, el crecimiento fue normal ó favorable (ver Fig. 12.20).

12.4.2 Productividad Primaria y Actividad Solar

No existen registros continuos de productividad primaria en la zona de estudio. Además, los métodos de estimación de la productividad primaria en el mar han evolucionado mucho y son difícilmente comparables entre sí.

Los datos existentes entre 1951 y 1963 fueron resumidos por Margalef (1968). Dicho autor postula que los eventos que más contribuyen a la fertilidad de las aguas de esta zona son: i) la mezcla vertical en noviembre; ii) surgencias en febrero y marzo y iii) aportes eventuales de ríos en abril y mayo.

Este factor puede afectar directamente al reclutamiento. Para esta misma especie en el Atlántico Norte, Bainbridge y Cooper (1973) señalan que pequeños cambios en los ciclos de producción de fito y/o zooplancton pueden influir en el éxito del reclutamiento.

En el mismo sentido apunta Cushing (1975) quien afirma que los niveles de reclutamiento para los stocks de peces de aguas templadas dependían del balance entre la producción larval y el nivel de alimento de la larva; si ambos coincidían, la cantidad de alimento por larva es alta, y repercute en un buen reclutamiento; si no era así, había poca comida y por tanto, poco reclutamiento (Match-Mismatch Hypothesis).

En la fig. 12.20 se aprecia que años considerados como "muy productivos" (Margalef 1968) coinciden con anomalías positivas en el crecimiento.

En el Mediterráneo Occidental los inviernos fríos suelen preceder a una alta productividad. Con base en la temperatura ambiental y la clasificación presentada por Gutiérrez (1986), se

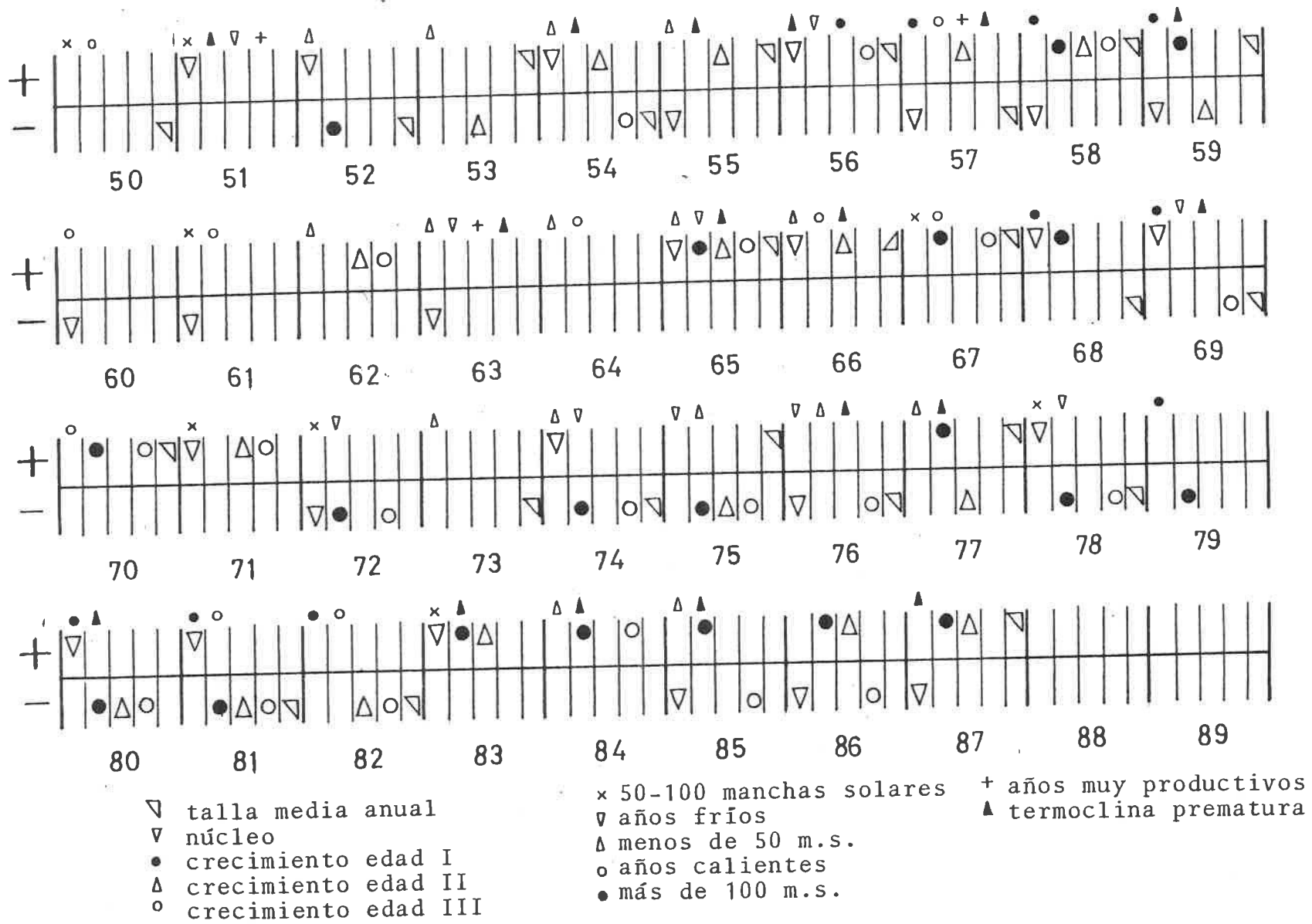


Fig.12.20 Relación de la anomalías del crecimiento (características consideradas) con algunos factores ambientales durante el período de estudio

indica el tipo de año. Nuevamente destaca la coincidencia entre años fríos - anomalías positivas y a la inversa (Fig. 12.20).

Si se toma la actividad solar como un estimador grueso de la productividad primaria, y dada la repercusión general que tiene sobre el clima terrestre, es posible que tenga alguna relación con el crecimiento.

En los años en los que hubo pocas manchas solares (<50 en No. de Wil-Wolfer), el crecimiento fue globalmente normal o favorable en el 93% de los casos (Fig.12.20). Lo contrario no es totalmente cierto, es decir, en los años de muchas manchas, el crecimiento no es necesariamente desfavorable, pero apenas fue favorable en un 16%.

12.4.3 Precipitación Pluvial

Se analizó la relación entre el crecimiento y este factor por dos razones principales: por una lado, como se dijo, la productividad primaria en esta zona depende, en parte, de los aportes de los ríos en abril y mayo (Margalef 1968); y ya que el gasto de los ríos dependerá de las lluvias, se tiene entonces que en los "años húmedos" los aportes serán mayores que en los secos.

El otro punto es el efecto que sobre la salinidad puede tener el agua de lluvia. El Mediterráneo es una cuenca semicerrada, con poco intercambio de agua con el Atlántico. Un exceso o falta grave de agua de lluvia, puede repercutir en el frágil equilibrio hídrico de esta cuenca. El efecto indirecto sobre el crecimiento sería en lo relativo al cambio de densidad de las masas de agua, así como por los fenómenos de formación de frentes oceánicos, surgencias y flujo de nutrientes que eso conlleva. En casos

extremos (poco probables) la salinidad puede afectar directamente el crecimiento de los peces. Se le considera un factor 'distorsionador' ya que por efecto de la salinidad se requiere constantemente un gasto de energía asociado al transporte activo de iones para mantener el medio interno.

En la Tabla 12.9 se presentan los mm de precipitación anual durante el periodo de estudio. Aún cuando la relación con el crecimiento global no es concluyente, se observa que los años secos y muy secos, excepto en una ocasión, no presentaron crecimiento favorable. Destacan los años 80, 81 y 82 que fueron muy secos y que presentaron el crecimiento más pobre de toda la serie (Fig. 12.20).

Por lo que respecta a la talla media anual, el 80% de los años con valor superior a la media general se presentó en años húmedos o muy húmedos.

12.4.4 Actividad Pesquera

Uno de los factores antropogénicos que pueden tener más repercusión sobre el crecimiento de las poblaciones de peces es la pesca.

De las características elegidas para describir las variaciones en el crecimiento de esta especie la que está más ligada a la pesca, es la talla media anual de la población muestreada. En la fig. 12.21 se muestra la relación entre el esfuerzo de pesca y la talla media anual. Como ya se comentó, al hablar del coeficiente de variación de esta característica, puede señalarse una tendencia de la talla media anual a bajar, a partir de 1968; mientras que el esfuerzo aumenta desproporcionadamente. En la Tabla 12.9 se presentan las capturas de bacaladilla en la zona

Tabla 12.9 Factores ambientales de posible influencia sobre el crecimiento de la bacaladilla

año	m.solares	pp (mm)	capturas
1950	84	520	20126
1951	69	790	
1952	32	630	21624
1953	14	530	
1954	4	540	25918
1955	41	800	20888
1956	142	750	
1957	190	620	22635
1958	149	730	22286
1959	159	880	18326
1960	112	970	16834
1961	54	730	16242
1962	38	735	16892
1963	28	900	19549
1964	10	590	21685
1965	15	695	21774
1966	47	730	20080
1967	94	785	22094
1968	106	630	23192
1969	106	870	24171
1970	105	565	29144
1971	67	735	29553
1972	69	785	34061
1973	38	530	36974
1974	35	590	44036
1975	16	615	53756
1976	13	735	55559
1977	28	780	55348
1978	93	710	58463
1979	155	795	63740
1980	154	520	65884
1981	140	495	63940
1982	118	595	60981
1983	67	560	58195
1984	46	700	
1985	14		
1986			
1987			

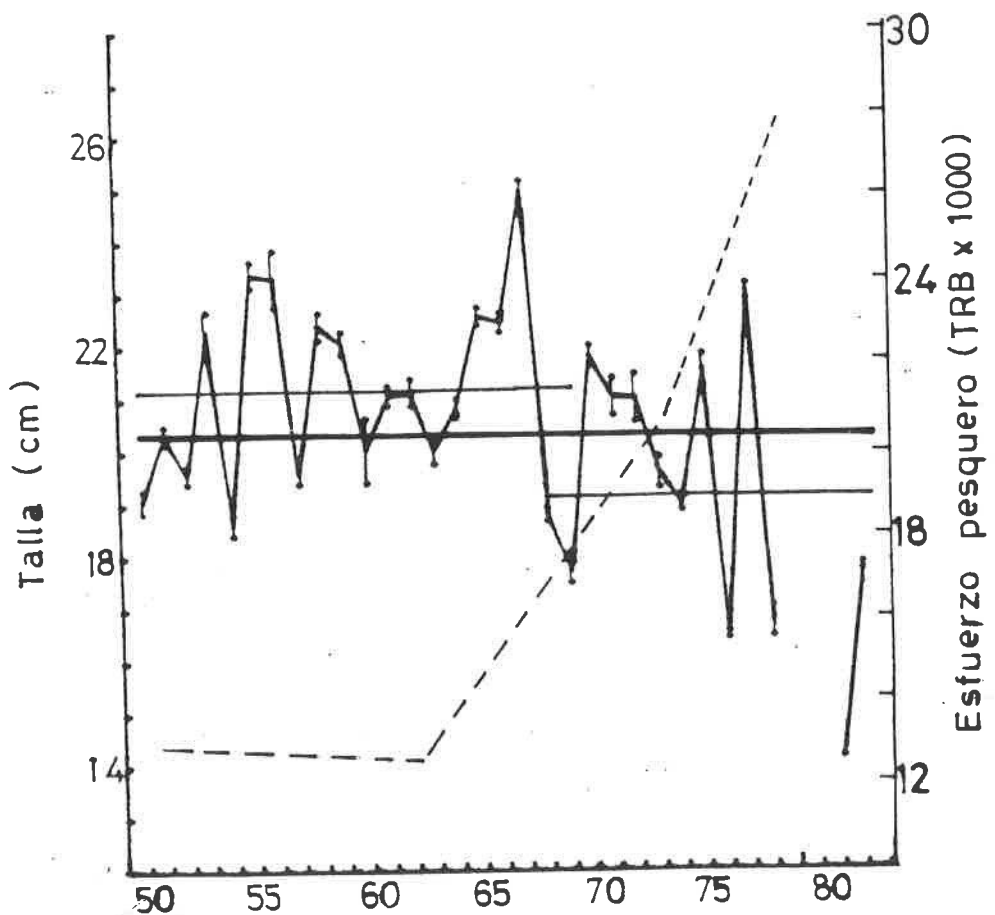


Fig. 12.21 Relación entre la Talla Media Anual de la bacaladilla y el esfuerzo de pesca durante el período de estudio

Baleárica. Si se compara con el total de la pesca de arrastre de todo Cataluña, se observa que la captura por unidad de esfuerzo ha bajado; de 0.52 toneladas/HP en 1963, se ha pasado 0.29 en 1983. Como ya señalaban Bas y Calderón-Aguilera (1989), de continuar este esfuerzo, aún cuando se aumente el número de ejemplares pescados, se ocasionará una pérdida en biomasa dado el escaso número de ejemplares de tallas mayores presentes. Como además el precio está en función de la talla del pescado, la pérdida económica también será importante. De no ser por su comportamiento biológico más bien pelágico y por tanto no muy afectado por la pesca de arrastre, este recurso estaría amenazado de sobrepesca.

12.4.5 Otros factores

Los factores ambientales que pueden influir sobre el crecimiento son muchos. Tomczak (1977) presenta una revisión bastante completa de los trabajos realizados hasta la fecha. Los más importantes, temperatura, productividad y pesca ya han sido tratados. Otros factores como la contaminación son de más difícil evaluación. Podría señalarse que en los últimos años, la creciente actividad industrial en la costa catalana debe haber aumentado el nivel de contaminantes arrojados al mar. De cualquier manera no hay datos que permitan comparar las series, y por tanto la apreciación sólo puede ser cualitativa.

Para otro gádido (*Gadus morhua*) se ha encontrado una relación entre su ecología y el movimiento del polo magnético (Larrañeta y Vázquez 1982).

La lista podría ser muy larga, y el efecto difícil de demostrar, pero en todo caso es razonable pensar en algún efecto.

12.5 Aplicación de la Teoría de Sistemas Dinámicos en la modelización de la relación temperatura - crecimiento

La Teoría de Sistemas Dinámicos o Dinámica de Sistemas, es de uso generalizado en la ingeniería de control. Sin embargo, es una teoría de modelización que puede emplearse para cualquier tipo de sistema. Cabe aclarar que por **dinámica** nos referimos a un fenómeno que produce una situación o estado que varía con el tiempo. Las características de esta situación o estado en un instante dado, está interrelacionado con las características de otros instantes. Por otra parte, un **sistema** es un conjunto de sistemas interconectados que actúan conjuntamente con un fin determinado, y dispone de variables de entrada y de salida.

El empleo de la técnica de dinámica de sistemas en las ciencias biológicas es mucho más restringido. No obstante existen trabajos como el de Huang y Burstone (1977) que lo utilizan para predecir la velocidad de crecimiento en humanos, o el de Restetter (1987) para el análisis de comunidades ecológicas.

El objetivo del estudio de sistemas dinámicos varía en función de su aplicación, pero en general debe pasar por alguna de las siguientes etapas:

- a) Representación del sistema
- b) Generación de soluciones
- c) Exploración de relaciones estructurales
- d) Control del sistema

La finalidad del uso de matemáticas en sistemas complejos es la representación matemática del sistema, i.e. modelizarlo.

12.5.1 Bases del Modelo

Para desarrollar cualquier modelo matemático es necesario establecer ciertas condiciones que definan o delimiten el sistema que se quiere representar. De la exactitud de las suposiciones dependerá que el modelo represente mejor o peor el fenómeno que se estudia. Evidentemente un modelo matemático de orden elevado y numerosos parámetros, podría describir mejor el sistema. Sin embargo, su complejidad lo haría prácticamente inmanejable y por lo tanto, no sería útil. Por eso, en general, "cuanto más simple mejor" (Principio de parsimonia; ver Box & Jenkins 1970, p.18).

Para el caso particular de la bacaladilla del Mediterráneo Occidental el modelo matemático se asentó sobre las bases que se enuncian a continuación; después de cada aseveración se indica el apartado de este trabajo que la apoya.

1. Todos los organismos nacen el 1 de febrero de cada año; la freza tiene lugar en un corto periodo de tiempo, y no varía de año a año (Capítulo 3.4.2).
2. Se reclutan a la pesquería cuando tienen 0.5 años de edad (aún cuando en los muestreos de desembarque no aparezcan con mucha frecuencia, porque son descartados en altamar) (Capítulo 5).
3. El grueso del stock explotado tiene 1 - 3 años (Capítulo 6).
4. Salen de la pesquería a los 5 años (Capítulo 8).
5. Los organismos nacidos más o menos en el mismo momento, o sea de una misma cohorte, son igualmente afectados por las condiciones ambientales (temperatura, disponibilidad de alimento, susceptibilidad de ser depredados, pescados, etc.) (Principio de

Uniformidad).

6. La tasa de crecimiento anual de la cohorte se distribuye normalmente (Capítulo 10).
7. La proporción de sexos considerada globalmente, no es significativamente diferente de 1 (Capítulo 3.4.1)
8. La temperatura es un factor controlador del crecimiento (conocimientos teóricos y empíricos; vasta literatura).

12.5.2 Función de Transferencia

Una función de transferencia es la relación de una variable de salida (output) del sistema, respecto de una variable de entrada (input) en transformadas s ó z con condiciones iniciales nulas. (La dinámica de sistemas trabaja con sistemas lineales o linealizables. Cuando el sistema es de tiempo continuo se emplea la transformada de Laplace (s) para linealizarlo; cuando es de tiempo discreto se usa la transformada z . Ver Dorff 1977 ó Phillips y Nagle 1984, entre otros, para una exposición más amplia de este tema).

En este caso se tomó como variable de entrada, a la temperatura y como variable de salida, a alguna característica considerada como descriptiva del crecimiento (ver apartado 12.1). Se tomaron los valores de 1954 a 1987 porque es a partir de ese año que ya se encuentran representadas las 3 clases anuales (o sea los organismos que nacieron en 1951, año en el que empieza la serie).

Una representación mediante diagramas de bloque de este sistema queda de la forma

temperatura	crecimiento	indicador
--------------------	--------------------	------------------

Para el cálculo de la función se intentó conjugar el criterio ingenieril con el biológico. El primero utiliza por convención el 63 % del valor máximo, como parámetro típico de los sistemas dinámicos en su tiempo de respuesta, si el sistema es de orden bajo.

La temperatura máxima superficial en la zona de estudio es de 24.83 °C ó sea que el 63 % es 15.64 °C. Despejando t de la función periódica de la temperatura presentada en el apartado 12.3.1, encontramos que esta temperatura se alcanza a las 17.38 semanas. Esto es, entre el 29 de abril y el 4 de mayo.

La talla máxima alcanzada por la bacaladilla es de 41 cm. El 63 % de este valor es 25.83 cm. Esta es la talla media que se alcanza, a más tardar a los 3 años de edad.

Los valores de ambas variables también coinciden en su importancia biológica. Las primeras etapas del ciclo de vida de esta especie tienen lugar entre febrero (que nacen) y abril, mayo y junio (que migran hacia el fondo). La temperatura de estos meses es posible que tenga una influencia decisiva, tanto sobre el propio crecimiento del organismo, como en los eventos relacionados con el mismo. Entre estos últimos ya se ha mencionado el papel de la termoclina. En cuanto a la talla y edad, ya se ha apuntado reiteradamente que la masa pescable se encuentra entre los 1 y 3 años de edad.

Se probaron todas las combinaciones posibles con las siguientes variables

variables de entrada:

temperatura media en abril
temperatura media en mayo
temperatura media en junio

variables de salida:

tamaño del núcleo
ancho del annulus de la clase de edad I
ancho del annulus de la clase de edad II
ancho del annulus de la clase de edad III
ancho total de los annuli 1 - 3
talla media anual

Para buscar el modelo más adecuado se empleó el programa IES (Escobet 1989). Este programa, basado en el método de variable instrumental, incorpora varias subrutinas del paquete MATLAB (Version 13.3). Consiste básicamente en la búsqueda iterativa del modelo que tenga la menor varianza. Para ello emplea el test de AIC de Akkaie modificado por Edmons (1985). El programa varía el orden del sistema y el retardo (k) del mismo, hasta encontrar la mejor combinación. En una función de transferencia cualquiera tal que $F(z) = Y(z)/U(z)$ cuando $U(z) = 0$ se llama ecuación característica, porque las raíces de esta ecuación determinan el carácter de la respuesta en el tiempo. A estas raíces también se le llaman polos o singularidades del sistema. Las raíces del numerador $Y(z)$ se les conoce como ceros del sistema. Los polos y los ceros se conocen como frecuencias críticas. En los polos, la función $Y(s)$ se hace infinita; mientras que en los ceros, se hace cero (Dorff 1977).

El modelo que se ajusta es de la forma:

$$y(t) + a_1y(t-1) + \dots + a_ny(t-n) = b_0u(t) + b_1u(t-1) + \dots + b_mu(t-m-1)$$

donde

$y(t)$ es la variable de salida en el tiempo t
 $u(t)$ es la variable de entrada en el tiempo t
 n son los ceros del sistema
 m son los polos del sistema
 a y b son los parámetros del modelo

Para simular la respuesta del sistema ante una cierta

perturbación se utilizó el paquete CC.

12.5.2.1 Resultados y Discusión

De todas las pruebas realizadas la que mejor resultados arrojó fue la función de transferencia, que relacionaba la temperatura superficial del mes de mayo, como variable de entrada (u), y el tamaño del annulus de la clase de edad I. Esto a su vez corrobora la importancia de las circunstancias ambientales en el momento de la migración al fondo.

Un resumen de los resultados se presenta a continuación:

Modelo	n	m	test AIC
1	1	0	36.5
2	2	1	71.8

ambos modelos son considerados sin retardo ($k = 0$).

Evidentemente se escogió el modelo 1. Este modelo presentó una varianza residual de 1.35. Los parámetros obtenidos, con su varianza entre paréntesis, fueron: $a = -0.6279$ (0.0514) y $b = 0.1761$ (0.0323).

De tal forma que el modelo queda de la forma:

$$y(t) - 0.6279y(t-1) = 0.1761u(t)$$

En la figura 12.22 se presentan los valores observados del tamaño del annulus, de la clase de edad I ($H1 + O1$), y los valores estimados por el modelo. Como ahí puede verse, el modelo sigue bastante bien la tendencia de la serie siguiendo la media de la misma.

Cabe remarcar que el tamaño del annulus está expresado en divisiones del micrométrico a 30 X; (o sea, que una unidad es igual a 0.0334 mm). Esto significa que las diferencias observadas están en el orden de centésimas de mm. Cuando se obtiene la talla

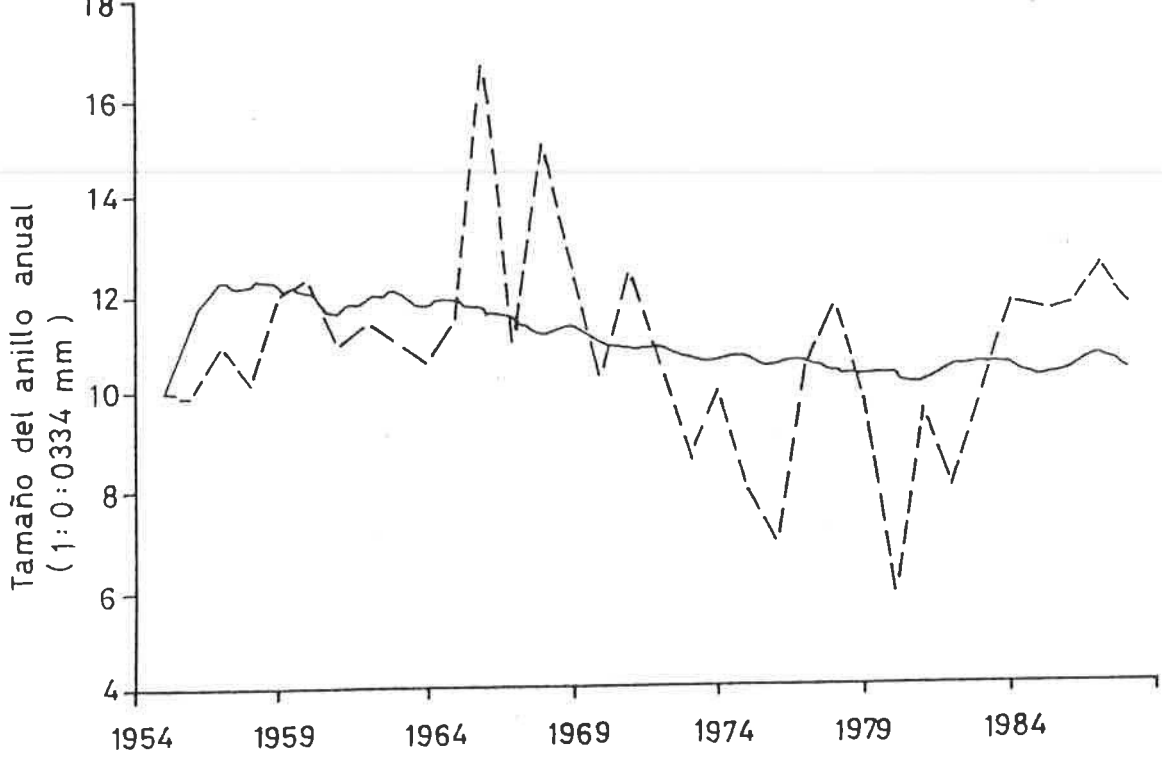


Fig. 12.22 Modelo Dinámico de la relación entre la temperatura superficial del mar en mayo y el incremento en el crecimiento de la clase de edad I

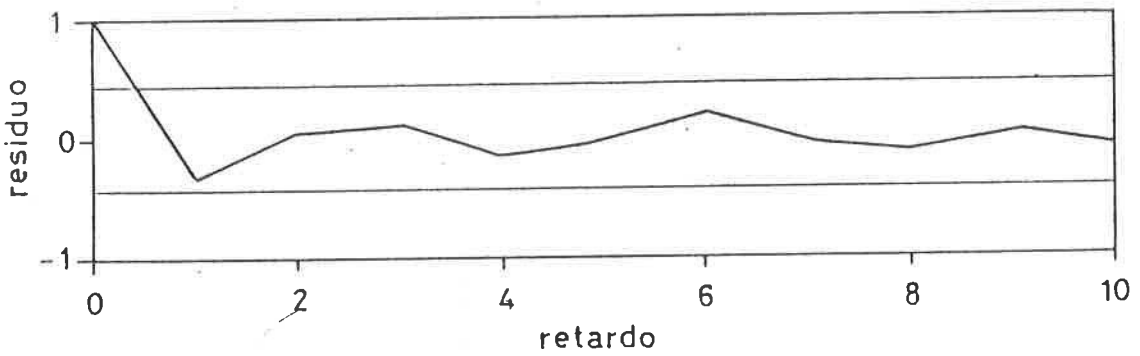


Fig. 12.23 Distribución de residuos del Modelo Dinámico Temperatura - Crecimiento

del individuo por retrocálculo, las diferencias pueden considerarse despreciables.

Por otra parte, se verificó la normalidad de los residuos (Y observado - Y esperado). En la figura 12.23 se presenta la covarianza de los residuos. La línea punteada indica los intervalos de confianza al 95 %. Cuando los residuos se distribuyen dentro de este intervalo se considera que el modelo sólo tiene "ruido blanco".

En base a lo anterior, puede afirmarse que el modelo podría ser útil con fines predictivos. Un modelo es útil en tanto que cumpla eficientemente los fines para los que fue concebido (Zar 1974). Esto no significa necesariamente que exista una relación causal entre ambas variables, sino que una variable (U) puede explicar las variaciones de la otra (Y).

Un modelo es más o menos real según las suposiciones en las que se basa. Las aseveraciones del presente modelo se encuentran sustentadas en el conocimiento disponible, si bien es cierto que algunas pueden sufrir variaciones.

Otra aplicación de los modelos dinámicos es la posibilidad de simular la respuesta de una variable de salida ante una variación de la variable de entrada. En la figura 12.24 se presenta la respuesta a una variación repentina (impulso) de 5 °C en la temperatura del mes de mayo con respecto al año anterior. Según esta gráfica el anchó del anillo anual aumentaría 0.0294 mm. El efecto de la temperatura es inmediato, pero decrece exponencialmente hasta desaparecer por completo a los 10 años. Evidentemente, dado que la variable de salida es el incremento del anillo anual de los organismos de edad I, lo que suceda al año siguiente ya no los afectará como cohorte pues pasarán a

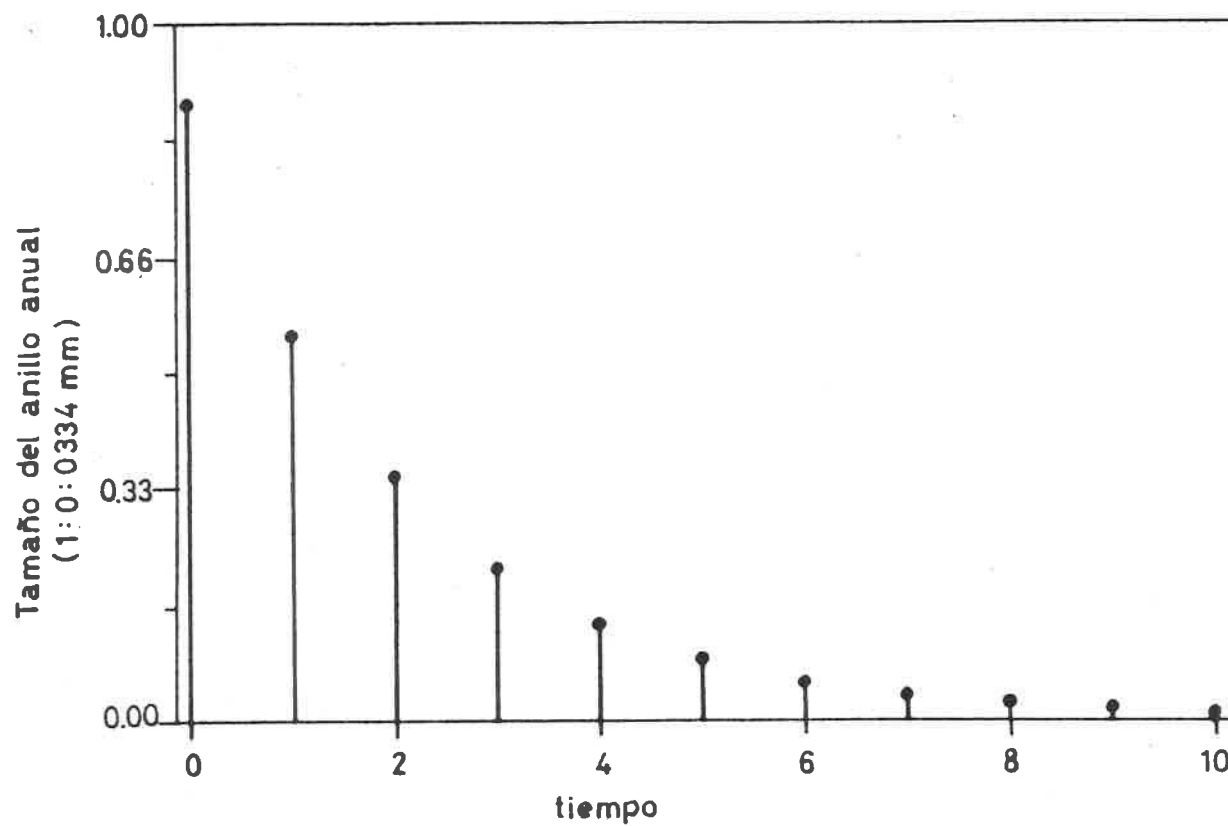


Fig. 12.24 Simulación de la respuesta del crecimiento a un aumento de 5 °C de temperatura del mar en mayo

formar parte de la clase de edad II; y así sucesivamente.

Si un ascenso en la temperatura realmente provoca un mayor incremento en el anillo anual, ésto podría indicar que la temperatura de la tasa óptima de crecimiento (G_{opt}) está por encima de la temperatura media anual. Como ya se dijo anteriormente (ver apartado 1.4.2), la G_{opt} aumenta desde una posición muy abajo de la tasa máxima de crecimiento (G_{max}) a bajas temperaturas, hasta casi superponerse a la G_{max} a temperaturas elevadas. Esto es así, mientras no sobrepase el extremo superior de la tolerancia de temperatura (obviamente después no puede sobrevivir el organismo).

La temperatura puede subir o bajar la tasa de crecimiento dependiendo de la relación mantenimiento-metabolismo-temperatura. Si hay un aumento del metabolismo, implicaría un mayor costo de mantenimiento y por tanto, mayor demanda de energía. Esa energía proviene del medio, que puede no verse favorecido con el aumento en la temperatura (ver apartado 12.2). Esto pone de manifiesto las limitaciones de cualquier modelo matemático; hay interrelaciones que no contempla y que pueden afectar a las variables. Intentar introducir más variables en busca de mayor realismo, imposibilitaría su aplicación. Si, como se ha demostrado, el modelo desde el punto de vista conceptual, es correcto (tanto en lo que se refiere a sus suposiciones, como por su significancia estadística), ya puede considerarse útil. Por otra parte, el uso de técnicas de ingeniería de control podría sugerir nuevos caminos en la investigación biológico-pesquera. Asimismo pone de manifiesto la necesidad de constituir grupos interdisciplinarios de investigación.

12.6 Observación de Unidades de Crecimiento por Microscopía Electrónica de Barrido (SEM)

Con el fin de detectar posibles anomalías en las unidades de crecimiento del otolito, se observaron muestras en el Microscopio electrónico de barrido (SEM). Las muestras se prepararon como se describió anteriormente (ver capítulo 2.3.4). Se eligieron los otolitos de organismos pertenecientes a cohortes que hubieren presentado un crecimiento anormal (ver sección 12.3).

En la figura 12.25 se presenta una serie de microrfotografías de la sección longitudinal de un otolito. Este otolito pertenecía a una hembra de 25 cm de longitud total y 87 g de peso. Estaba en periodo de freza (estado sexual 3) y tenía 3 años de edad. Fue capturada el 20 de febrero de 1987. En la serie pueden distinguirse los incrementos de crecimiento diario (ICD).

En la porción más cercana al núcleo (fig 12.25 a), los ICD se ven más claramente. Parecen detectarse ritmos de 7 y 15 días. Esto ya había sido observado en esta especie por Veron-Jane (1986) y es posible que se deba a ciclos lunares.

En la segunda parte de la serie (fig. 12.25 b) las unidades de crecimiento son poco nítidas. Presumiblemente corresponden al periodo de crecimiento lento (invernal). Después de este periodo se aprecia una discontinuidad en el crecimiento. Esto indica una perturbación en el crecimiento posiblemente debida a factores ambientales y/o metabólicos.

En la sección más cercana al borde (fig. 12.25 c) las unidades de crecimiento son poco claras. Veron-Jane (1986) observó que la formación ya no es diaria y es difícil su recuento. Este hecho dificulta la utilización de esta técnica para detectar anomalías

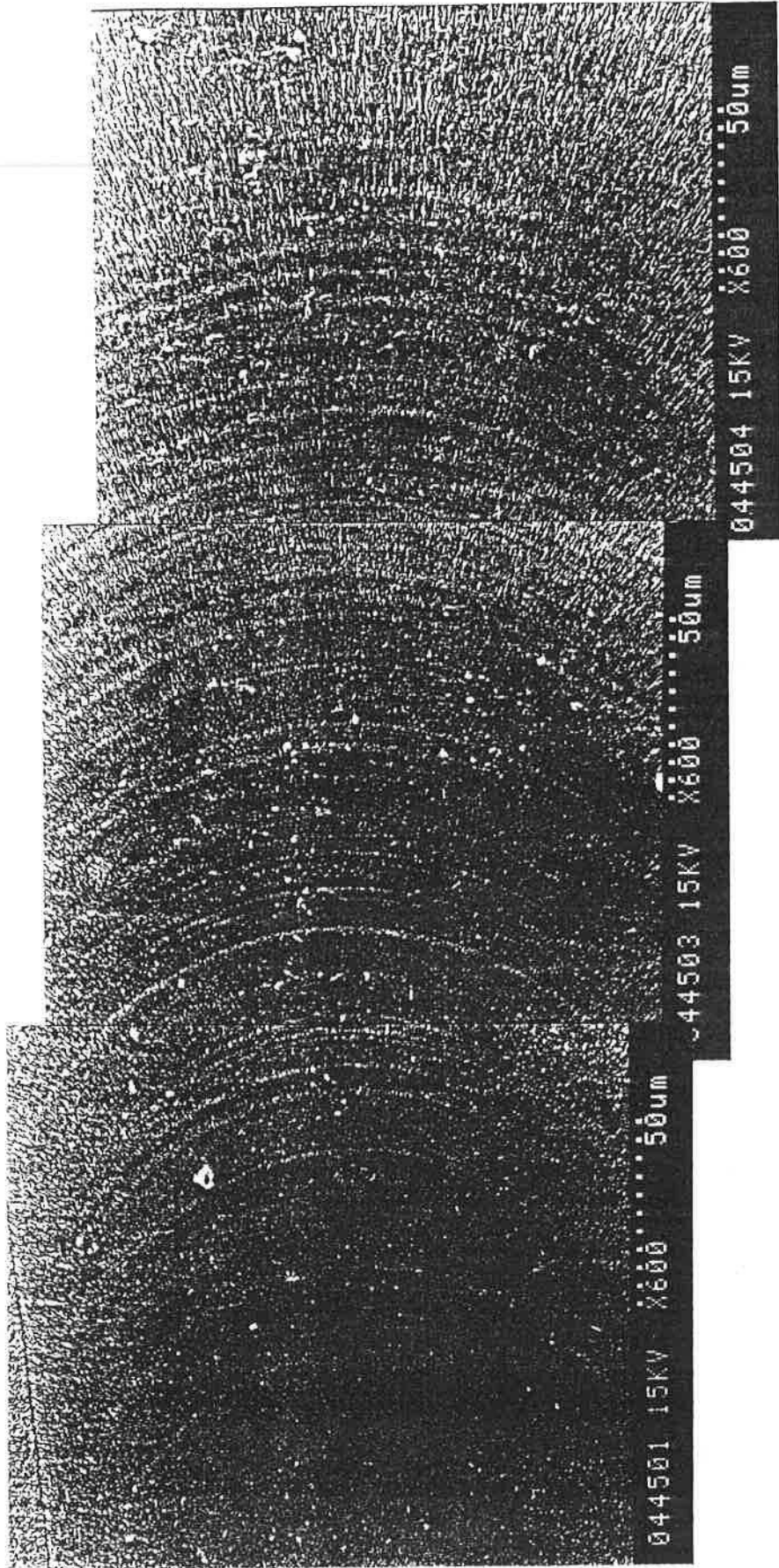


Fig.12.25 Fotografías al Microscopio Electrónico de Barrido de la sección longitudinal del otolito. a) parte central

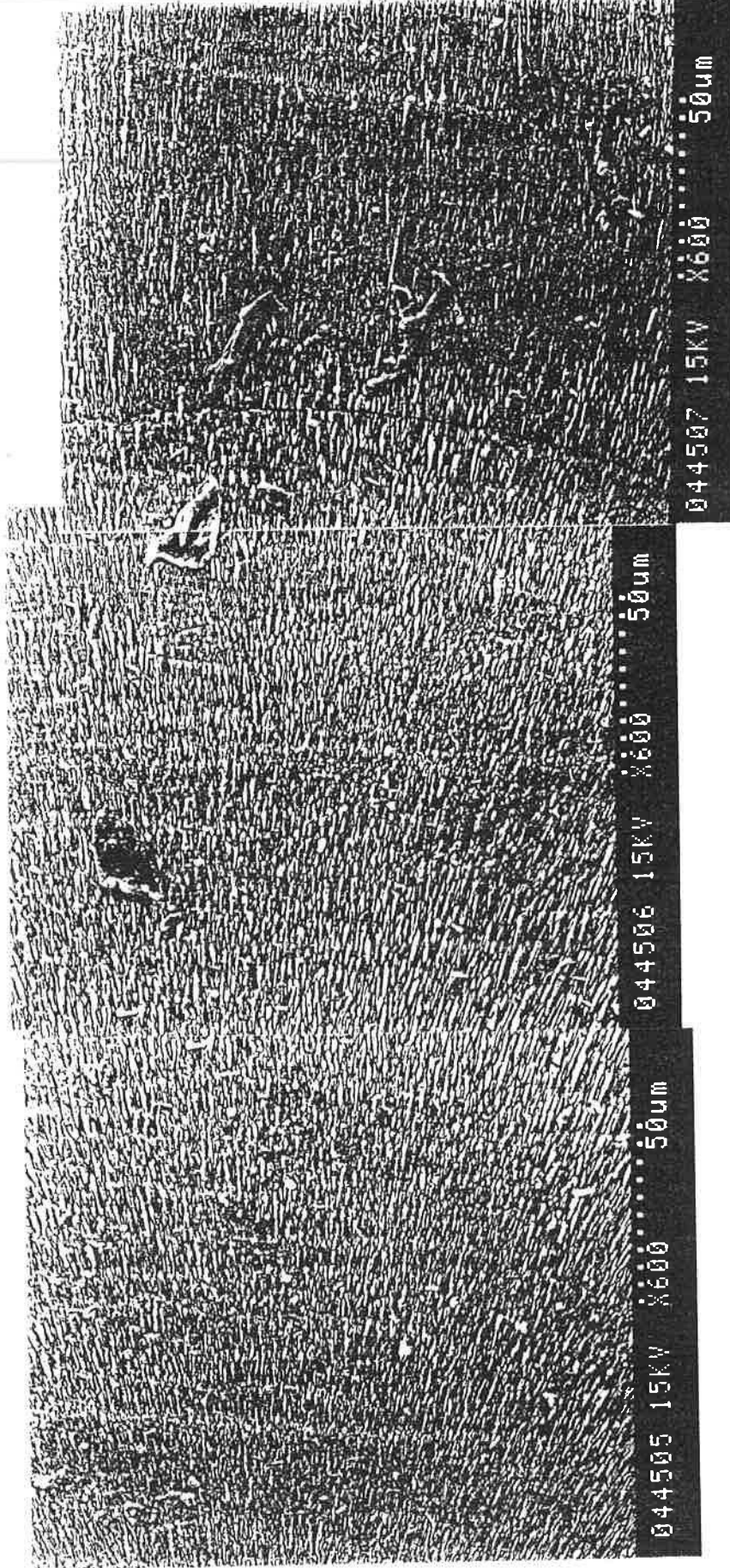


Fig.12.25 Fotografías al Microscopio Electrónico de Barrido de la sección longitudinal del otolito. b) parte media

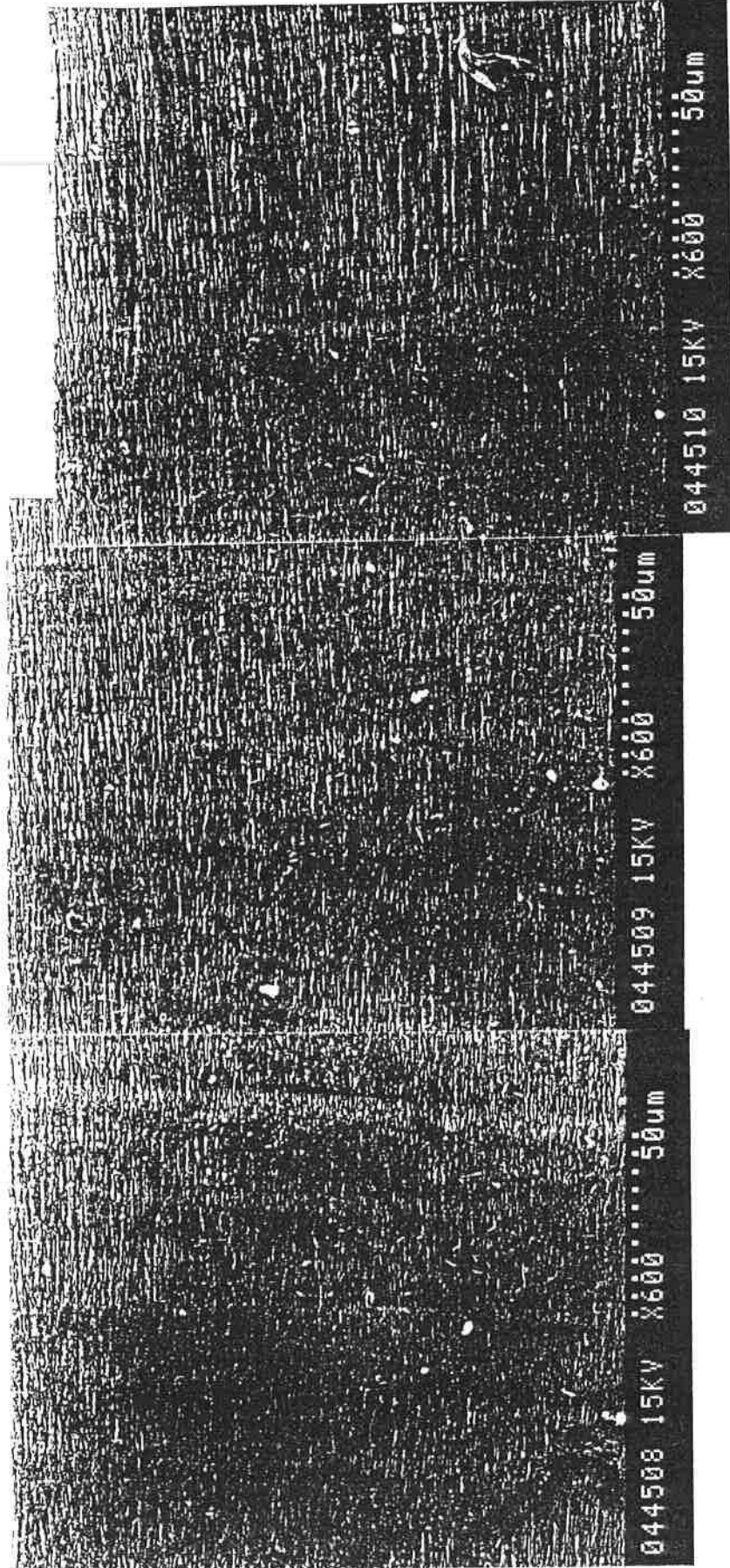


Fig.12.25 Fotografías al Microscopio Electrónico de Barrido de la sección longitudinal del otolito. c) parte terminal

en el crecimiento en nivel microestructural en peces de edad avanzada. De cualquier manera y como ya se ha insistido anteriormente, el primer año es el crucial en la vida del pez. Las condiciones ambientales prevalecientes en ese periodo determinan su posterior crecimiento. Si esto es así, podría emplearse esta técnica para reconstruir el clima a partir del crecimiento tal y como se hace en dendrocronología (Gutierrez 1986). Si bien en organismos de existencia reciente ésto no sería muy valioso (dado que se dispone de los datos observados), sí que podría ser útil en estudios paleontológicos o de evolución.

A pesar de las dificultades técnicas (muchas de ellas derivadas de la propia naturaleza del otolito) y su alto costo, la SEM se perfila como una herramienta útil en el análisis de las variaciones en el crecimiento y su relación con el ambiente.

DISCUSION GENERAL

El crecimiento es un proceso sumamente complejo. Intervienen en él multitud de factores de diversa índole y complicada interacción. La importancia de cada factor también es variable tanto en el espacio, por su correlación con otros factores, como en el tiempo, a lo largo de la vida del individuo. Intentar modelizar un proceso de esa naturaleza más que difícil parecería absurdo. Sin embargo, el modelo es la herramienta básica para la comprensión de cualquier fenómeno. Su utilidad estará en función de que cumpla los fines para los que fue creado. Lo importante no está tanto en que se excluyan (o se tomen como constantes) algunas variables que intervienen en el proceso sino en que el experimentador esté consciente de ello. De esto y del desarrollo metodológico dependerá la validez de las conclusiones a las que se llegue.

En cuanto a la metodología, la determinación de la edad de teleósteos por la observación de estructuras duras es un procedimiento ampliamente utilizado. A pesar de ello contiene un fuerte componente subjetivo que limita la validez de sus resultados. La propia naturaleza de la estructura - otolitos en este caso - la calidad del instrumento que se utilice para su observación y la habilidad y experiencia del observador pueden derivar en resultados completamente diferentes. En otro apartado (Capítulo 1) se señalaban las dificultades de la lectura de otolitos de esta especie. A pesar de esto es importante destacar que los resultados coinciden con los de otros autores (Bas y Morales 1966; Orsi-Rellini y Peirano 1982; 1983; 1985; Veron-Jane 1986). Inclusive considerando el intervalo de tallas posibles

para cada edad, los resultados son semejantes a los encontrados por otros autores en otras localidades (Kompowski 1978; Bailey 1982).

Una clave talla-edad obtenida unicamente mediante lectura directa de otolitos puede ser útil para fines de evaluación del stock. Si lo que se intenta es un análisis más fino de las variaciones del crecimiento, es necesaria la confrontación de varios métodos.

Los métodos de determinación de los parámetros del crecimiento mediante el análisis de frecuencia de tallas requieren de muestreos completos y representativos. Esto no siempre se logra sobretodo si sólo se trabaja con muestreos de desembarque. El programa empleado en este estudio (ELEFAN) asume que la tasa de crecimiento no cambia de año a año, por lo que su utilidad es limitada para los fines que se buscaban.

La inclusión de otolitos en resina plástica para su posterior corte transversal, facilita la lectura de otolitos. Sin embargo, requiere de cortes muy precisos a la altura del núcleo para que la lectura sea válida.

El método de retrocálculo permite la estimación de las tasas de crecimiento en años pasados. Así pueden reconstruirse series temporales para analizar la evolución de la estructura de la población. Esto a su vez permite la calibración y sincronización de las series obtenidas con los otros métodos. Cabe destacar la coincidencia de resultados obtenidos por los diferentes métodos empleados.

Los modelos de crecimiento, concretamente el de Von Bertalanffy son útiles porque permiten comparar el crecimiento entre distintas especies o de una misma especie a lo largo de varios

años. Además su uso está bastante generalizado en estudios biológicos y pesqueros. Esto no implica necesariamente que describa bien el crecimiento de todas las especies. Incluso se ha propuesto que sea desechado (Roff 1980). En este estudio los datos de algunos años no pudieron ser descritos por el modelo de Von Bertalanffy. Esto probablemente se debió a las pocas clases anuales (generalmente sólo 3) que comprenden el stock pescable de esta especie. El crecimiento durante los primeros años es prácticamente lineal y por tanto no se encontraba la longitud asintótica (además de que obviamente no puede ajustarse un modelo de 3 parámetros con menos de 4 observaciones). Los mejores ajustes, como ya se ha señalado, se obtuvieron con los datos de cohortes y no con los de años calendario.

Las variaciones en el crecimiento de la 'maira' observadas durante el período de estudio, pueden deberse a tres causas principales:

- 1) Variaciones "ficticias". Llamadas así porque son producto de deficiencias metodológicas y no propias de la población. Estas incluyen errores de lectura, inclusión o corte de los otolitos y medición de las bandas de crecimiento. La utilización de varios métodos y de técnicas de análisis estadístico permitieron reducir al máximo posible esos errores. El desigual patrón de muestreo a lo largo de los años también introduce un sesgo. Sin embargo, la relativamente larga longitud de la serie y el elevado número de ejemplares estudiados, permite subsanarlo.

- 2) variaciones "endógenas". En este grupo se incluyen las variaciones debidas a factores genéticos, variaciones intraespecíficas y relaciones interespecíficas. Son las

fluctuaciones propias del sistema.

3) variaciones "exógenas". Todo factor ajeno a la población que modifique su tasa de crecimiento. Aquí cabe distinguir entre factores ambientales (abióticos) y factores antropogénicos. El crecimiento, obviamente, está afectado por el ambiente. Pero la cuantificación del efecto de cada factor sobre las poblaciones naturales no es nada trivial. No es posible controlar, como en el laboratorio, algunas variables para manipular otras. Más aún, los efectos sinérgicos pueden provocar respuestas totalmente distintas a las esperadas por la acción separada de cada factor.

Otro punto importante es la escala en la que se estima la influencia de cada factor. En este trabajo se ha aludido una posible relación, aunque sea indirecta, entre las manchas solares y el crecimiento de esta especie. Esto podría rebatirse señalando que los procesos a microescala pueden ser más decisivos (por no hablar de la disputa entre los geofísicos sobre la influencia de las manchas solares sobre la climatología terrestre; ver por ejemplo, Lamb 1969; Eddy 1977; Herman y Golberg 1979; Pittcock 1980; Stuiver 1980; entre muchos otros).

Lo que se ha pretendido aquí ha sido visualizar el cambio en el sentido del crecimiento. Es decir, distinguir entre las condiciones (ambientales y astronómicas) que favorecen el crecimiento de las que lo disminuyen. Se ha intentado que los factores con los que se relaciona el crecimiento tengan algún sentido biológico. Así por ejemplo la temperatura es un factor controlador (capítulo 1), repercute directamente sobre el metabolismo y es indicador de condiciones hidrodinámicas como la formación de termoclina y frentes oceanográficos. El número de

manchas solares influyen en la radiación solar que llega a la Tierra, que a su vez repercute en la productividad primaria. Considerando un balance global, a mayor productividad primaria mayor cantidad de energía disponible para todo el ecosistema; en condiciones de abundante alimento, el crecimiento podría verse favorecido (o por lo menos no limitado). En los años húmedos se esperaría un mayor aporte de nutrientes via descargas fluviales que a su vez contribuirían a la productividad primaria.

Cabe repetir las evidencias más claras en las que se apoyan estas hipótesis: En 1967 coincidieron las condiciones más favorables y el crecimiento fue muy bueno. Por el contrario, 1981-83 fueron años secos, calientes y de elevado número de manchas solares; el crecimiento fue muy pobre.

El análisis anterior es válido en el contexto de la relación ambiente crecimiento. Sin embargo, los factores antropogénicos pueden modificar esa situación de equilibrio estable. Las poblaciones naturales tienen mecanismos de autorregulación y de adaptación a las variaciones del medio. Pero esa capacidad de amortiguamiento no es ilimitada y la perturbación puede cambiar el nivel de fluctuación de la población. En dendroecología se asume que cuando una perturbación es interiorizada por el organismo deja de ser perturbación y se convierte en señal (Gutierrez 1986). En la población de bacaladilla de esta zona, el incremento en el esfuerzo pesquero durante los últimos 20 años ha provocado una disminución de la Talla Media Anual (TMA). El nivel medio de la fluctuación (TMA en este caso) ha bajado pero la población conserva su dinámica de fluctuación (Bas y Calderon-Aguilera 1989).

Por otra parte, la tendencia creciente del coeficiente de

variación de la media de las características descriptivas del crecimiento (tamaño del núcleo, ancho de bandas anuales y TMA) hacen suponer un deterioro ambiental (e.g. contaminación) cada vez mayor.

Las pesquerías en Cataluña tienen un componente económico bastante fuerte; un menor volumen de capturas es compensado con un mayor precio de venta. Sin embargo, esta situación no puede sostenerse indefinidamente. La TMA de la población pescable de bacaladilla ya está cercana a la talla mínima de captura permitida (18 cm; Anónimo 1975). Por otro lado el rendimiento sería mayor si se emplearan artes de pesca semipelágicos. Esta especie tiene cualidades organolépticas que la harían merecer una mejor ponderación en el mercado y por tanto su explotación sería rentable.

El presente trabajo podría servir de base para estudios de producción pesquera (rendimiento máximo sostenible) en los que se considerara tanto la estructura de la población como los factores ambientales. Es importante remarcar la necesidad de implantar sistemas permanentes de monitoreo, tanto muestreos biológicos como de parámetros ambientales, que permitan construir series temporales confiables. Sólo con más y mejores datos podrá llegarse a conclusiones más definitivas.

CONCLUSIONES

El análisis de los resultados obtenidos permite llegar a las siguientes conclusiones:

1. Esta especie tiende fuertemente a la isometría, o sea el índice alométrico es cercano a 3; existen diferencias estacionales, entre sexos y entre años. El patrón de muestreo puede influir en esas diferencias.
2. El Índice de Condición y el Hepatosomático Relativo alcanzan los valores más altos en junio. Esto coincide con abundante alimento y temperaturas más altas.
3. El Índice Gonadosomático Relativo es más alto en enero, decrece y es prácticamente cero a partir de abril. Las gónadas se encuentran en reposo hasta noviembre y después empiezan a prepararse para la freza del siguiente año.
4. La proporción de sexos es practicamente igual a 1; varía estacionalmente y en función de la profundidad. Las hembras predominan los primeros meses del año y en las tallas mayores, que a su vez están asociadas a mayores profundidades.
5. No se encontró ningún macho mayor de 33 cm. Sólo apareció un ejemplar de 5 años de edad.
6. Se observó la presencia de parásitos en la cavidad celómica de numerosos individuos. Aparentemente se trata del nematodo **Anisakis**. No parece existir correlación entre la talla y el número de parásitos y no parecen afectar la condición del individuo.
7. La merluza puede ser un depredador de la bacaladilla. También se ha observado canibalismo en las tallas menores de 18 cm.
8. La diversidad de la dieta de la bacaladilla hace difícil determinar si existe competencia con otras especies de la

comunidad demersal.

9. La talla aumenta con la profundidad. El arte de arrastre limitado a la plataforma y parte superior del talud, por un lado, y los hábitos semipelágicos de esta especie, por el otro, impiden la captura de ejemplares de tallas/edades mayores.
10. El crecimiento durante el primer año de vida es bastante activo pudiendo alcanzar los 18 cm de longitud total y entre 35-55 g de peso fresco.
11. Se recluta a la pesquería después de los 11 cm de talla y lo hace gradualmente a partir de mayo.
12. La estimación de la edad de esta especie a partir de la frecuencia relativa de tallas, empleando el programa **ELEFAN**, arrojó resultados muy variables probablemente debido a un sesgo en el muestreo y al algoritmo empleado por dicho programa.
13. La formación de las bandas hialinas y opacas en los otolitos es claramente periódica. Por esto la determinación de edad por lectura de otolitos es válida para la población de esta especie en esta zona.
14. El período de crecimiento rápido tiene lugar entre marzo y septiembre; al principio coincide con la época de freza y está asociado al aumento en la temperatura y la abundancia de alimento del medio. Puede sufrir variaciones de año a año aparentemente en función de las condiciones ambientales.
15. Alcanza más del 63% de su talla máxima a los 3 años de edad
16. La fracción explotable de la población de esta especie está compuesta fundamentalmente por organismos de 1 - 3 años de edad.
17. Salen de la pesquería a los 5 años de edad.
18. Las claves talla-edad para años calendario de muestreo presentaron amplios intervalos de variación, por lo que es

recomendable elaborarlas por cohortes.

19. La estructura de edades de la población permanece estable pero se ve influida por la fuerza de determinada clase anual.

20. El crecimiento de esta especie puede describirse mediante el modelo de Von Bertalanffy. Sin embargo, su corto ciclo de vida y la consecuente ausencia de edades mayores, impidió que pudiera ajustarse en algunos años.

21. Los parámetros de la ecuación de crecimiento para la población de esta zona son: $L_{\infty} = 48.2 \pm 4$ cm; $k = 0.13 \pm 0.02$ y $t_0 = -2.69 \pm 0.1$

22. La tasa de crecimiento de los machos es mayor que la de las hembras.

23. Existen diferencias en las tasas de crecimiento de las cohortes estudiadas.

24. La población de bacaladilla del Mediterráneo Occidental tiene un ciclo de vida más corto y un crecimiento más rápido que la del Atlántico Nororiental.

25. Se requiere un mínimo de 25 medidas de cada estructura del otolito para el retrocálculo de tallas en edades anteriores o la estimación de efectos ambientales. Las muestras deben tomarse al menos en dos períodos del año: febrero-marzo y septiembre-octubre. Con este tamaño de muestra se consiguen medidas al 95% de confianza con 60% de poder (error de tipo II).

26. La relación entre el diámetro del otolito L_1 (en mm) y la longitud total del pez LT (en mm) de esta especie queda expresada por la función:

$$LT = 63.27L_1^{0.95}; \epsilon = 1.07 \text{ mm}, r^2 = 0.86$$

27. La estimación de la talla media por edad por retrocálculo proporciona valores menos sesgados que a partir de la lectura

directa del otolito, pero ambos métodos fueron bastante concordantes (menos de 10% de diferencia entre los valores estimados).

28. La intensidad del crecimiento es decreciente con la edad. La disminución varía estacionalmente pero puede definirse mediante la ecuación:

$$\text{ancho de la banda de crecimiento} = 0.198 - 0.014t; \epsilon = 0.016, \\ r^2=0.89$$

29. Las series de crecimiento presentaron fluctuaciones periódicas. Sin ser estadísticamente significativas ($p>0.05$), los ciclos cercanos a los 3, 6, 11-12 y 18 años se manifestaron en todas las series con considerable potencia.

30. La respuesta a variaciones ambientales se aprecia mejor en los individuos jóvenes y se hace prácticamente inestimable después de los 3 años de edad.

31. El crecimiento total (CT) en un año depende del crecimiento de los individuos de las clases de edad I (A1), II (A2) y III (A3) y un factor ambiental aleatorio y queda expresado por la siguiente relación:

$$CT = 2.21A1 + 3.47A2 + 3.88A3 + 33.48$$

32. Con base en las desviaciones al 95% de confianza de la medias anuales del tamaño del núcleo, ancho de las bandas de crecimiento de las clases de edad I, II y III y la talla media de la población explotada, los años pueden clasificarse por su relación con el crecimiento de esta especie como:

Favorables (56, 62, 65, 66, 67, 70, 83, 84 y 87);

Normales (54, 55, 57, 58, 59, 60, 61, 63, 64, 68, 73, 74, 75, 77, 79, 85, 86) y

Desfavorables (72, 76, 78, 80, 81, 82)

33. La tendencia decreciente de la Talla Media Anual y el

incremento de su coeficiente de variación a partir de 1968 parecen indicar el efecto que la presión pesquera y el deterioro ambiental pueden tener sobre esta especie.

34. Las perturbaciones sobre el crecimiento sufridas en las primeras etapas de la vida de la cohorte se manifiestan en las edades sucesivas. Las cohortes de 1953 y 56 presentaron variaciones superiores al 30% del valor medio de los incrementos de las clases de edad I-III.

35. El crecimiento de esta especie mostró evidencias de poseer un mecanismo de autorregulación que le permite permanecer en condiciones de equilibrio estable.

36. 1967 fue un año excepcionalmente bueno para el crecimiento de esta especie.

37. La temperatura del mar (T_t) en la zona de estudio varía estacionalmente y queda definida con la ecuación:

$$T_t = 16.4048 + 4.992 \text{ } ^\circ\text{C} \cos(6.9 \cdot t + 38.8 \text{ } ^\circ\text{C})$$

38. Las temperaturas de abril, mayo y junio son las que tienen mayor incidencia sobre el crecimiento de esta especie.

39. El efecto cohorte es considerable en las estimaciones de las variaciones del crecimiento.

40. Una temperatura anormalmente alta en abril repercute negativamente en el desarrollo del núcleo del otolito.

41. Un retraso en la formación de la termoclina parece favorecer el crecimiento. Posiblemente ésto sea debido a:

i) vigorosas surgencias que fertilizan el agua e impiden su estratificación, favoreciendo la productividad primaria;

ii) una fase pelágica más larga en condiciones de abundante alimento;

iii) reclutamiento al arte a una talla mayor.

42. En los años fríos, asociados a condiciones de alta productividad, el crecimiento tendió a ser favorable. Esto viene a apoyar la 'Match - Mismatch Hypothesis' (Cushing 1975) sobre el éxito del reclutamiento.

43. En los años de pocas manchas solares (<50 en número de Wil-Wolfer) el crecimiento global fue normal o favorable en el 93% de los casos.

44. Los años húmedos o muy húmedos estuvieron asociados a Tallas Medias Anuales iguales o superiores a la media general (80% de los casos). Los años de más pobre crecimiento (80, 81 y 82) fueron muy secos.

45. El esfuerzo pesquero y la Talla Media Anual están inversamente correlacionados. La CPUE ha bajado de 0.52 ton/HP en 1963 a 0.29 en 1983.

46. La función de transferencia del modelo dinámico que relaciona la temperatura del mar en mayo con el crecimiento de la clase de edad I es:

$$y(t) - 0.6279y(t - 1) = 0.1761u(t)$$

47. La observación de otolitos al microscopio electrónico permitió identificar anomalías en las unidades de crecimiento. Sin embargo, su alto costo impide su utilización extensiva necesaria para obtener resultados estadísticamente significativos.

48. El efecto del ambiente puede ser determinante para el crecimiento de esta especie. Es necesario tanto un mejor conocimiento de la física del clima como del propio proceso de crecimiento para poder cuantificar la influencia de los diversos factores. La utilización de técnicas no convencionales, tales como la dinámica de sistemas, para el modelado de la relación

ambiente - crecimiento puede ayudar para una mejor comprensión del fenómeno.

LITERATURA CITADA

- Altman, D.G. 1982. How Large a Sample?. In: Statistics a Practice. Cone, S. and D.G. Altman, eds. The Britttish Medical Association, London: 6-8.
- Allen, K.R. 1966. A Method of Fitting Growth Curves of the von Bertalanffy Type to Observed Data. J. Fish. Res. Bd. Canada, 23(2): 163-179.
- Allué, C. 1985. Composición y estructura de la comunidad de peces demersales frente a Barcelona (años 1980-1981), Thalassas, 3, I, 57-90.
- Andersen. K.P. and Jakupsstovu, S.H. 1978. Sexual dimorphism and morphological differences in blue whiting (*Micromesistius poutassou*). ICES CM 1978/H:46, 4 pp. (mimeo)
- Andersen, S. & S. Gutreuter. 1983. Condition Indices. IN: Fisheries Techniques (Nielsen, L.A. & D.L. Johnson, eds). AMFS. Bethesida, Maryland.
- Andreu, B., Rodriguez-Roda, J. 1951. Datos climáticos del puerto de Castellón (1949-1950) y térmicos de las aguas costeras superficiales (marzo 1950 a marzo de 1951), en relación con la pesca. P. Inst. Biol. Apl. 9:233-2 3,(I): 57-90.
- Anónimo. 1975. Boletín Oficial del Estado, num. 193; O.M. 30 julio de 1975.
- Anónimo. 1979. Report of the Blue Whiting Planning Group, Lowestoft, 12-16 March 1979. ICES CM 1978/H: 2, 6pp. (mimeo).
- Anónimo. 1981. Report of the joint meeting of the International young herring survey working group and the international gadoid survey working group. C.M. 1981/H:10 Pelagic Fish Comitee. Ref. Demersal Fish Ctee.
- Anónimo. 1985. Anuario Estadístico de Pesca. FROM. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid
- Anónimo. 1986. Calendario Meteorológico 1986. Ministerio de Transporte Turismo y Comunicaciones, INM, Madrid.
- Bailey, R.S. 1970. A re-interpretation of age determination in the blue whiting (*Micromesistius poutassou*). ICES. C.M. 1970/F:31.
- Bailey, R.S. 1974. The life-history and biology of blue whiting in the Northeast Atlantic, I. The planktonic phase in the Rockall Area. Marine Research, Edimburg 1974. No. 1, 29 pp.
- Bailey, R.S. 1982. The population biology of blue whiting in the North Atlantic. Adv. Mar. Biol., 19: 257-355.

- Bainbridge, V. & G.A. Cooper. 1973. The distribution and abundance of the larvae of the blue whiting, *Micromesistius poutassou* (Risso) in the North East Atlantic, 1948-1970. Bull. Mar. Ecol., 8, 99-114.
- Bas, C. 1963. Fluctuations de la pêche de *Merlangus poutassou* et quelques considérations sur son contrôle. Proc. tech. Pap. gen. Fish. Coun. Mediterr., 7:417-20.
- _____. 1964. Aspectos del crecimiento relativo en peces del Mediterráneo Occidental. Inv. Pesq. 27:13-119.
- Bas C. and L.E. Calderon-Aguilera. 1989. Effect of anthropogenic and environmental factors on the blue whiting *Micromesistius poutassou* off the Catalanian coast, 1950-1982. Mar. Ecol. Prog. Ser., 54: 221-228.
- Bas, C. y E. Morales. 1966. Crecimiento y desarrollo en *Micromesistius* (*Gadus*, *Merlangus*) *poutassou*. I. Desarrollo del otolito. Inv. Pesq. 30: 179-195.
- Bas, C.; Suau, P. y A. Cruzado. 1974. Características Hidrográficas Biológicas y Pesqueras del Litoral Catalán y Costa Sur del Delta del Ebro. Inf. Téc. Inst. de Inv. Pesq. (mimeo), 186 pp.
- Basson, M., A.A. Rosenberg & J.R. Beddington. 1988. The accuracy and reliability of two new methods for estimating growth parameters from length-frequency data. J. Cons. int. Explor. Mer, 44:277-285.
- Beamish, R.J. and G.A. McFarlane. 1983. The Forgotten Requirement for Age Validation in Fisheries Biology. Transactions of the American Fisheries Society, 112(6): 735-743.
- Bedford, B.C. 1983. A method for preparing sections of large numbers of otoliths embedded in black polyester resin. J. Cons. int. Explor. Mer, 41:4-14
- Bernard, D.R. 1981. Multivariate analysis as a means of comparing growth in fish. Can J. Fish Aquat. Sci. 38: 233-236.
- Box, G.E.P. and G.M. Jenkins. 1976. Time Series Analysis Forecasting and Control. Holdenday, Okland. 575 pp.
- Brett, J.R. 1979. Environmental factors and growth. In: Fish Physiology, W.J. Hoar, D.J. Randale and J.R. Brett, eds. Bioenergetics and Growth. Academic Press, N.Y.: 579-675.
- Brothers, E. B., C.P. Mathews and R. Lasker. 1976. Daily Growth increments in otoliths from larval and adult fishes. Fishery Bulletin, 74(1): 1-8.
- Butterworth, D.S., A.E. Punt, D.L. Borchers, J.B. Pugh and G.S. Hughes. 1989. A manual of mathematical techniques for linefish assessment. South African National Scientific Programmes, Report N° 160, 89 pp.

- Casselman, J. M. 1987. Determination of Age and Growth. In: The Biology of Fish Growth, Weatherley, A.H. and H. Gill eds. Academic Press, London: 209-242.
- Cendrero, O. 1967. Contribution to the study of blue whiting (*Micromesistius poutassou*) of northern Spain. ICES CM 1967/G: 2, 5pp. (mimeo).
- Coombs, S.H. 1979. An estimate of size of the spawning stock of blue whiting (*Micromesistius poutassou*) based on egg and larval data, ICES CM 197 35, 7pp.(mimeo).
- Crespo, J., J. Lucena y L. García. 1981. La bacaladilla (*Micromesistius poutassou* Risso 1826) del Mediterráneo Occidental: Estudio del crecimiento. Bol. Inst. Espa. Oceano. TVII(1):32-47.
- Cushing, D.H. 1975. Marine Ecology and Fisheries. Cambridge Univ. Press, New York.
- _____. 1982. Climate and Fisheries. Academic Press, London.
- _____. 1984. The gadoid outburst in the North Sea. J. Cons. int. Explor. Mer. 41:159-166
- Dagbjartsson, B. 1975. Utilization of blue whiting, (*Micromesistius poutassou*) for human consumption. J. Fish Board Can., 32: 747-751.
- Demestre, M. 1986. Les diferents comunitats naturals de la Mediterrània. In: L'Oceanografia, Recursos pesquers de la Mar Catalana (J. Lleonart, coordinador). Quaderns d'ecologia plicada, Diputació de Barcelona, Barcelona: 9-41.
- Doi, Takeyuki. 1975. Análisis Matemático de poblaciones pesqueras. Compendio para el uso práctico. Inst. Nac. de Pesca. INP/SI: ml2. 95 pp.
- Dorff, R.C. 1977. Sistemas automáticos de Control. Teoría y Práctica. Fondo Educativo Interamericano, S.A., México. 439 pp.
- Doyle, R.W., A.J. Talbot and R.R. Nicholas. 1987. Statistical Interrelation of Length, Growth, and Scale Circulus Spacing: Appraisal of a Growth Rate Estimator for Fish. Can. J. Fish Aquat. Sci., 44: 1520-1528.
- Draper, N.R. and H. Smith. 1966. Applied Regression Analysis. John Wiley & Sons, Inc. New York. 407 p.
- Ebert, T.A. 1980. Estimating parameters in a flexible growth equation, the Richards function. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 37: 687-692.

- Ebert, T.A. 1987. Estimating growth and mortality parameters by nonlinear regression using average size in catches. In: Pauly, D., Morgan, G.P. (eds.) Length-based methods in fisheries research. ICLARM Conf. Proc. No. 13, Manila, p. 35-44.
- Eddy, J.A. 1977. La desaparición de las manchas solares. *Investigación y Ciencia*, 10: 58-68.
- Edmonds, J.M. 1985. Model order determination for state-space control design methods. *Int. J. Control*, 41(4): 941-946.
- Escobet, T. 1989. Programa IES (Identificació i estimació de sistemes dinàmics). Projecte de fi de carrera. Escola Tècnica Superior de Engenieros Industrials. Universitat Politècnica de Catalunya. Barcelona.
- FAO. 1987. General Fishery Council for the Mediterranean (GFCM) Statistical Bulletin, Mo. 6.
- Font, J. 1986. La Circulació General a la Mar Catalana. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona, Barcelona.
- Font, J. 1987. Nuevos aspectos del estudio de la circulación marina en el Mediterráneo noroccidental. *Informes Técnicos de Investigación Pesquera*, 141, 28 pp.
- Froggia, C. and M.E. Gramitto. 1981. Observations on Growth of *Micromesistius poutassou* (Risso) (Pisces, Gadidae) in the central Adriatic sea. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 27(5): 49-53.
- Gayanilo, F.C.Jr., M.Soriano and D.Pauly. 1988. A draft guide to the Compleat ELEFAN. ICLARM software 2, 65 p. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines.
- Gjosaeter, J., I.M.Beck and T.Monstad. 1979. Primary growth rings in blue whiting otoliths. *ICES. C.M.* 1979/H:32. 12 pp.
- Green, R.H. 1979. Sampling design and statistical methods for environmental biologists. John Wiley & sons. N.Y.: 126-135.
- Gualini, D. 1938. Prime osservazioni su la biologia e la morfologia di *Gadus poutassou* Düben. *Bolletino dei Musei e Laboratorii di Zoologia e Anatomia comparata della r. Univesrita di Genova*, second series, (no. 107), 18, 119-124
- Guichet, R. et Mériel-Bussy. 1970. Association du merlu *Merluccius merluccius* (L.) et du merlan bleu *Micromesistius poutassou* (Risso) dans le Golfe de Gascogne. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 34 (1), p. 69-72.
- Gulland, J.A. 1966. Manual of sampling and statistical methods for fisheries biology. Part 1. Sampling methods. *FAO Man. Fish. Sci.*, (3): 87 pp.

- Gulland, J.A. 1983. Fish Stock Assessment. A Manual of Basic Methods. FAO/Wiley Series on Food and Agriculture. John Wiley & Sons. Chichester 233 p.
- Gutierrez, E. 1986. Dendrocronología de *F.sylvatica*, *P.uncinata* y *P.sylvestris* en Catalunya. Tesis Doctoral. Facultat de Biologia. Universidad de Barcelona. 477 pp.
- Gutierrez, E. y B. Morales-Nin. 1986. Time series analysis of daily growth in *Dicentrarchus labrax* L. otoliths. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 103: 163-179.
- Gutreuter, S. 1987. Considerations for estimation and interpretation of annual growth rates. In: The Age of Fish, Summerfelt, R.C. and G.E. Hall, eds. The Iowa State University Press, Ames, Iowa, USA: 115-126.
- Herman, J.R. & R.A. Golberg. 1979. Sun, weather and climate. NASA, Washington, D.C. 360 pp.
- Herrera, J. 1957. Datos climáticos del puerto de Castellón y térmicos de las aguas costeras superficiales en relación con la pesca, en 1955. Inv. Pesq. 6: 111-122.
- _____. 1958a. Datos climáticos del puerto de Castellón y térmicos de las aguas costeras superficiales en relación con la pesca, en 1956. Inv. Pesq. 11:53-66.
- _____. 1958b. Datos climáticos del puerto de Castellón y térmicos de las aguas costeras superficiales en relación con la pesca, en 1957. Inv. Pesq. 12: 113-126.
- _____. 1960. Datos climáticos del puerto de Castellón y térmicos de las aguas costeras superficiales, en 1958. Inv. Pesq. 16: 105-111.
- _____. 1961. Datos climáticos del puerto de Castellón y térmicos de las aguas costeras superficiales en 1959. Inv. Pesq. 19: 5-15.
- Holden, M.J. & D.F.S. Raitt. 1974. Manual of fisheries science. Pt 2. Methods of Resource investigations and their application. FAO Fish. Tech. Pap. No. 115, Rev 1. 214 pp.
- Huang, J.S. and C.J. Burstone. 1977. The growth velocity prediction using the sampled-transfer-function. Growth, 41: 105-113.
- I.C.S.E.A.F. Guía para la interpretación de otolitos. No. 1. Merluza. 18 pp.
- Isaev, N.A. & A.V. Shevchenko. 1983. Seasonal migration of blue whiting in the Norwegian Sea in 1978 to 1982. ICES. CM 1983/H:22
- Jean, R.V. 1984. Differential Growth, Huxley's Allometric Formula, and Sigmoid Growth. Modules in Undergraduate Mathematics and its Applications, UMAP, Module 635: 419-447.

- Johnson, D. H., A.B. Sargeant and S.H. Allen. 1975. Fitting Richards' curve to data of diverse origins. *Growth*, 39: 315-330.
- Karasez, A.B., V.K. Mitenev, A.V. Zubchenko, T.V. Bezgachina. 1981. Some data on infestation of blue whiting by nematode *Anisakis* sp. larvae in the North East Atlantic. ICES. C.M./H:20 10 pp.
- Kompowski, A. 1978. Growth rate of Iceland and North Sea blue whiting, *Micromesistius poutassou* (Risso, 1810). *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, VIII (2): 6-21.
- Lamb, H.H. 1969. The New Look of Climatology. *Nature*. 223:1209-1215.
- Larrañeta M.G. and A. Vázquez. 1982. On a possible meaning of the polar motion in the ecology of the North Atlantic cod (*Gadus morhua*). International Council for Exploration of the Sea, C.M. 1982/G: 14. Demersal Fish Committee: 1-37.
- Lozano Rey, L. 1960. *Ictiología Ibérica*. (IV) Peces Fisoclistos. *Mems. R. Acad. Cienc. exac., fis. y nat., Madrid, ser. cienc. Nat.*
- Lucena, J. et J.Crespo. 1980. Quelques donnees sur la biologie du merlan blue *Micromesistius poutassou* de la Mediterranee occidentale. XXVIIe Congrès - Assambla plèniare, Cagliari, 9-12 octobre 1980 Comité des Vertèbres marins et Cephalopodes.
- Lucena, J. y L. García. 1981. Contribución al conocimiento de la biología de la bacaladilla de Almería: I-Indices Biológicos. *Bol. Inst. Espa. Oceano.*, VI(312): 126-137.
- Lleonart, J. y B. Morales. 1985. Revisión de los datos de edad y crecimiento de *Merluccius capensis* en la división 1.5 de ICSEAF. *Simp. Int. Afr. O Afr., Inst. Inv. Pesq., Barcelona*, II: 1081-1098.
- Macdonald P.D.M. and T.J. Pitcher. 1979. Age-Groups from Size-Frequency Data: A Versatile and Efficient Method of Analyzing Distribution Mixtures. *J. Fish. Res. Board Can.*, 36: 987-1001.
- Macpherson, M.E. 1975. Contribución al estudio de la reproducción y alimentación de la bacaladilla (*Micromesistius poutassou* Risso, 1810). *Tesina. Facultad de Biología. Universidad de Barcelona*. 45 pp.
- _____. 1977. Estudio sobre las relaciones tróficas en peces bentónicos de la costa catalana. *Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona*. 369 pp.
- _____. 1978. Régimen alimentario de *Micromesistius poutassou* (Risso 1810) y *Gadiculus argenteus* Guichenot, 1850 (Pisces, Gadidae) en el Mediterráneo occidental. *Inv. Pesq.* 42 (2): 305-316.

- Margalef, R. 1968. Fluctuaciones de varios años de período medio en la producción de fitoplancton del Mediterráneo Occidental. E. Collectanea Botanica, VII: 728-747.
- Martinez, S. y A. Requena. 1986. Dinámica de Sistemas. 1. Simulación por Ordenador. Alianza Editorial, Madrid. 185 p.
- Martinez, S. y A. Requena. 1986. Dinámica de Sistemas. 2. Modelos Alianza Editorial, Madrid. 295 p.
- Matta, F. 1959. La Pesca a Strascico nell'arcipelago Toscano. Bolletino di Pesca, Piscicoltura e idrobiologia, Istituto poligrafico dello Stato-Roma 13(NS): 23-371.
- Maurin, C. 1960. Observations sur la repartition bathymetrique des *Gadus poutassou* dans le golfe du lion et au large des Cotes de Corse. Rapp. Proc. verb. Reun. Com. Inter. Explor. Mer Mediterr., Monaco, 15, 421-423.
- Mina, M.V. 1968. A note on a problem in the visual qualitative evaluation of otolith zones. J. Cons. perm. int. Explor. Mer, 32(1): 93-97.
- Monstad, T. & L. Midttun. 1981. Norwegian blue whiting investigation in March April 1981. ICES. C.M. 1981/H:38. 28 pp.
- Morales-Ninn, B. 1984. Microarquitectura, características y composición de los otolitos de los Teleósteos. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona (Mimeo): 237 pp.
- _____. 1987. Métodos de determinación de la edad en osteictios en base a estructuras de crecimiento. Inf. Técn. Inv. Pesq. 143. 30 pp.
- Moreau, J. 1987. Mathematical and biological expression of growth in fishes: Recent trends and further developments. In: The Age and Growth of Fish, Summerfelt, R.C. and G.E. Hall, eds. The Iowa State University Press, Ames, Iowa, USA: 81-113.
- Nadal Puigdefabregas, J. (Invest. principal). 1982. Proyecto 'Maire' Memoria Final. 138 pp.
- Ord, J.K. 1979. Time-series and spatial patterns in ecology. In: Spatial and Temporal Analysis in Ecology, R.M. Cormack and J.K. Ord, eds.: 1-94.
- Orsi Relini, O. & A. Peirano. 1982. Osservazioni sull'accrescimento prematurativo del *potassolo* del Mar Ligure (*Micromesistius poutassou*, Risso 1826), Osteichthyes, Gadidae. Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova, 280-286.
- _____. 1983. A length-age key for *Micromesistius poutassou* (Risso), Osteichthyes, Gadidae, of the Ligurian Sea. Rapp. Comm. int. Mer Medit., 28, 49-52.

- _____. 1985. Biological notes on the blue whiting, *Micromesistius poutassou* (Risso) of the Ligurian Sea. FAO. Rapp. Paches (336): 113-117.
- Palomera, I., J.M. Fortuño et J. Casaponsa. 1983. Donnes Preliminaires sur la distribution de oeufs et larvaes du Merlan Bleu *Micromesistius poutassou* dans la mer catalane. Rapp. Comm. int. Mer Medit., 28(5): 167-170.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters and environmental temperature in 175 fish stocks. J. Cons. Int. Explor. Mer. 39(3):175-192.
- Pauly, D. 1987. A review of the ELEFAN system for analysis of length-frequency data in fish and aquatic invertebrates. In: Pauly, D and Morgan, G.P. (eds.) Length-based methods in fisheries research. ICLARM Conf. Proc. No. 13, Manila.
- Pauly, D. and Morgan, G.P. (eds.) 1987. Length-based methods in fisheries research. ICLARM Conf. Proc. No. 13, Manila.
- Pawson, M.G., J. Dann, M.R. Vince and D.A. Annor. 1978. The length and age structure of the blue whiting (*Micromesistius poutassou*) population along the edge of the continental shelf between 44° N and 61° N. ICES. C.M. 1978/H:32 Pelagic Fish Committee.
- Pawson, M.G., S.T. Forbes and J. Richards. 1975. Results of the 1975 surveys of blue whiting to the west of Britain.
- Peirano, A. 1986. The exploitation of the blue whiting, *Micromesistius poutassou* (Risso) in the Ligurian Sea. Rapp. Comm. int. Mer Madit., 30, 2.
- Pereiro, J.A. 1982. Modelos al uso en dinámica de poblaciones marinas sometidas a explotación. Inf. Téc. Inst. Esp. Oceanog. N° 1, 255 pp.
- Perrota, R. G. 1982. Distribución y estructura poblacional de la polaca *Micromesistius australis*. Rev. Inst. Nac. Invest. Des. Pesq., INIDEP, Mar del Plata, Argentina, 3: 35-50.
- Pittock, A.B. 1980. Enigmatic variations. Nature, 283:605-606.
- Plekhanova, N.V. & M.S. Soboleva. 1981. Feeding features of blue whiting of the Norwegian Sea offshore waters in 1979 and 1980. ICES. C.M.1981/H:27, 9 pp.
- Prager, M.H., S.B. Saila and C.W. Recksiek. 1987. FISHPARM. A Microcomputer Program for Parameter Estimation of Nonlinear Models in Fishery Science. Technical Report 87-10, Old Dominion University Research Foundation, Virginia, USA: 1-37.
- Pruitt, K.M., R.E. DeMuth and M.E. Turner, Jr. 1979. Practical application of generic growth theory and the significance of the growth curve parameters. Growth, 43: 19-35.

- Raitt, D.F.S. 1968. Synopsis of biological data on the blue whiting *Micromesistius poutassou* (Risso, 1810). FAO Fish. Synops., (34) Rev. 1: pag. var.
- Rastetter, E.B. 1987. Analysis of community interactions using linear transfer function models. Ecological Modelling, 36: 101-117.
- Rice, J.A. 1987. Reliability of age and growth-rate estimates derived from otolith analysis. In: The Age and Growth of Fish, Summerfelt, R.C. and G.E. Hall, eds. The Iowa State University Press, Ames, Iowa, USA: 167-177.
- Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Board Can. No. 191.
- Ricker, W.E. 1979. Growth Rates and Models. In: Fish Physiology, Vol. VIII, Academic Press, London: 677-743.
- Robles Pariente, R. 1968. Note sur la biométrie et la biologie de *Micromesistius poutassou* (Risso) du NW de l'Espagne (Avril 1967-Mars 1968). ICES CM 1968/G: 10, 5 pp. (mimeo).
- Robles Pariente, R. 1970. La bacaladilla, *Micromesistius poutassou* (Risso), 1810. Bol. Inst. Esp. Oceanogr. (142): 3-16.
- Rodriguez-Roda, J. 1952. Datos climáticos del puerto de Castellón y térmicos de las aguas costeras superficiales en relación con la pesca, en 1951. P. Inst. Biol. Apl. 10: 81-91.
- _____. 1953. Datos climáticos del puerto de Castellón y térmicos de las aguas costeras superficiales en relación con la pesca, en 1952. P. Inst. Biol. Apl. 14: 55-69
- _____. 1955. Datos climáticos del puerto de Castellón y térmicos de las aguas costeras superficiales en relación con la pesca, en 1953. Inv. Pesq. 1: 3-15.
- Rodriguez-Roda, J., Herrera, J. 1955. Datos climáticos del puerto de Castellón y térmicos de las aguas costeras superficiales en relación con la pesca, en 1954. Inv. Pesq. 2: 161-173.
- Roff, D.A. 1980. A motion for the retirement of the von Bertalanffy function. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37: 127-129.
- Sahrage, D. 1977. Investigations on blue whiting (*Micromesistius poutassou*) in the Shetlands-Faroe-Iceland area during May/June 1977. ICES CM 1977/H:9, 6pp. (mimeo).
- Seaton, D.O. and R.S. Bailey. 1971. The identification and development of the eggs and larvae of the blue whiting (*Micromesistius poutassou*). J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer, 34: 76-83.

- Skud, B.E. 1981. Interactions between Pelagic Fishes and the Relation of Dominance to Environmental Conditions. International Council for the Exploration of the Sea, ICES C.M. 1981/H: 60, Pelagic Fish Committee (Ref. Biological Oceanography Committee): 1-8, 1 fig. , 2 tab.
- Snedecor, G.W. y W.G. Cochran. 1980. Statistical Methods. 7th edition. The Iowa State University Press, Ames, Iowa, USA: 441-443.
- Stuiver, M. 1980. Solar variability and climatic change during the current millenium. Nature, 268:868-871.
- Tomczak, G.H.(Ed.) 1977. Environmentalanalyses ain marine fisheries research-fisheries environmental services. FAO Fish. Tech. Pap., 170, 141 pp.
- Turner, M.E., Jr. 1978. Allometry and Multivariate Growth. Growth, 42: 434-450.
- Ursin, E. 1982. Stability and variability in the marine ecosystem. Dana. 2: 51-67.
- Veron Jane, S. 1986. Morfología, estructura del otolito y crecimiento de la bacaladilla *Micromesistius poutassou* Risso, 1826 en la costa catalana. Tesis Licenciatura. Facultad de Biología. Univ. Barcelona.
- Volynkin, Yu. 1981. A study of blue whiting haematology. ICES. C.M. 1981/H:24 Pelagic Fish Cttee. 11 pp.
- Warburton, K. J.R. Hutcheon and S.T. Forbes. 1979. The distribution and abundance of blue whiting(*Micromesistius poutassou*(Risso)) at Faroe and to the west of Scotland in 1979 with comments on the composition of the post-spawning stock. ICES CM 1979/H: 63, 7pp. (mimeo).
- Weisberg, S. and R.V. Frie. 1987. Linear models for the growth of fish. In: The Age and Growth of Fish, Summerfelt, R.C.and G.E. Hall, eds. The Iowa State University press, Ames, Iowa, USA: 127-143.
- Zar, J.H. 1974. Biostatistical Analysis. Prentice Hall, London. 620 pp.
- Zilanov, V.K. 1968. Some data on the biology of *Micromesistius poutassou* in the north-east Atlantic. Rapports et Procès-verbaux des Réunion, Conseil Permanent International pour l.Exploration de la Mer 158: 116-122.
- Zilanov, V.K. 1981. Morphometric characteristics of blue whiting *Micromesistius poutassou* (Risso) of the North Atlantic in comparison with morphometric characteristics of the *Micromesistius australis* Norman of the South Atlantic. ICES. C.M. 1981/H:23, 18 pp.
- Zweifel, J.R. & R. Lasker. 1976. Prehatch and posthatch growth of fishes - A general model. U.S. Fish. Wildl. Ser., Fish. Bull. 74: 609-621.

APENDICE 1. Nombres comunes de *Micromesistius* en diferentes países.

Micromesistius poutassou

PAIS	Nombre común
Alemania	Blauer Wittling
España	Bacaladilla (maire o tabanc en Cataluña, lirio en Santander y bacalada en Vizcaya ¹)
Finlandia	Mustakitatuska
Francia	Merlan bleu, poutassou
Grecia	Prosphygaki
Islandia	Kolmunni
Israel	Shibbut qatan
Italia	Melú, potassolo
Malta	Stokkafixx
Monaco	Putassu
Noruega	Blagunnar
Polonia	Blekitek
Reino Unido	Blue whiting
Suecia	Kolmulen
Tunez	Navaili
Turquía	Bakalyaro
Union Soviética	Poutassou
Yugoslavia	Ugotica

Según Raitt, 1968

¹Según Robles, 1970)