

CURSO SOBRE METODOS EN DINAMICA DE POBLACIONES

PRIMERA PARTE

ESTIMACION DE PARAMETROS POBLACIONALES

POR

NELSON M. EHRHARDT
BIOLOGO PESQUERO, FAO

MEXICO, D.F., SEPTIEMBRE DE 1981

FAO — INP

1. INTRODUCCION

Ciencia en general se puede definir como el conjunto de métodos y prácticas de pensar a través de las cuales se adquieren conocimientos de un tipo determinado (Kesteven, 1973).

Como tal, hace uso de la lógica mediante la cual se logra organizar programas de observación y experimentación, ordenación de evidencias, análisis de resultados y alcanza finalmente conclusiones sobre cuanto se ha observado.

Por analogía, ciencia de las pesquerías puede definirse como el conjunto de métodos y prácticas de pensar a través de las cuales se adquieren conocimientos relacionados con las estructuras, dinámicas e interacciones que existen entre el hábitat, las poblaciones de animales acuáticos y el hombre.

De esta manera, ciencia de las pesquerías comprende ciencias particulares que estudian subsistemas dentro del sistema general de una pesquería.

Estas ciencias particulares son aquéllas que tienen relación con el estudio de los recursos acuáticos renovables, las tecnologías empleadas en su extracción y transformación y las economías que rigen al sistema generalizado.

Biología pesquera es la rama de la ciencia de las pesquerías concerniente con el estudio de los recursos acuáticos vivientes utilizados por el hombre. De tal manera incluye desde estudios taxonómicos dirigidos a la identificación y clasificación de animales y plantas acuáticas, hasta medir las características dinámicas de las poblaciones, mediante estudios de distribución, ciclos vitales, comportamientos, crecimiento, mortalidades, reclutamientos, producción, etcétera.

Dinámica de poblaciones es aquella parte de la biología pesquera que estudia a una población como una unidad viviente o como un sistema funcional. En ciencias físicas, dinámica es el estudio del comportamiento de los cuerpos bajo la acción de fuerzas que producen cambios de movimiento en ellos. Por analogía, el término dinámica de poblaciones se aplica al estudio de cambios en número de individuos de una población y de los factores que influencian estos cambios. Incluye el estudio de tasas de pérdida (mortalidad) y reemplazo (natalidad) de individuos y de cualquier proceso regulatorio que tienda a mantener el número de individuos en un nivel aproximado de equilibrio. Su objetivo es entender el estado actual de las poblaciones acuáticas y predecir los cambios que ocurren naturalmente o inducidos por el hombre.

Evaluación de recursos se puede definir como la aplicación de los métodos de dinámica de poblaciones a efectivos que son explotados por el hombre. En una forma más restringida, se identi-

fica con la determinación de los niveles de abundancia, tanto en número como en biomasa, de individuos que componen los diferentes grupos de edades de que está compuesto un efectivo.

De lo anterior se desprende que los principios de administración biológica de toda pesquería se basan en estudios sobre la dinámica de las poblaciones involucradas en la misma. Esto significa controlar la producción pesquera mediante el conocimiento y manipulación de niveles de abundancia de las poblaciones y las tasas de explotación que se ejercen sobre cada una de ellas.

Bajo estos conceptos, el papel del biólogo pesquero es proporcionar los conocimientos científicos necesarios para una adecuada y correcta toma de decisiones por parte de quienes son responsables de la administración de las pesquerías.

En lo que sigue se presentan conceptos y metodologías de análisis utilizadas en dinámica de poblaciones, conducentes a la administración biológica de los recursos acuáticos renovables.

2. SISTEMA POBLACIONAL

Un sistema es un conjunto de entidades o componentes interactivos entre los cuales fluye información o material. Como tal, el único sistema generalizado es el universo. Sin embargo,

debido a la complejidad de este sistema se deben generar sistemas específicos bien definidos que en realidad no son más que subsistemas de aquel universal. Estos subsistemas específicos necesariamente deben ser limitados para ser manejados en forma realista y por lo tanto no pasan de ser abstracciones de la realidad y por tanto dentro de un marco razonable son artificios de la imaginación. Por ende, el éxito o fracaso de la contribución producto del análisis de un sistema dependerá, obviamente, de la correcta definición e interpretación de los componentes de dicho sistema.

Un sistema cuenta con propiedades que lo definen. Así, su interrelación con otros sistemas la realiza según las entradas (producto de otros sistemas) y salidas (producto del sistema mismo).

El sistema en sí cuenta con sus propios recursos, su medio y sus mecanismos de control. Los recursos del sistema son aquellos componentes que pueden ser modificados por el sistema mismo, mientras el medio lo forman aquellos componentes que no pueden ser modificados por el sistema.

En la Figura 2.1 se presenta un sistema poblacional generalizado. Para los objetivos de investigación específica de cualquiera de los componentes del sistema se debe considerar que dicho componente puede ser considerado como otro sistema, específico con referencia a uno más general como es el poblacional.

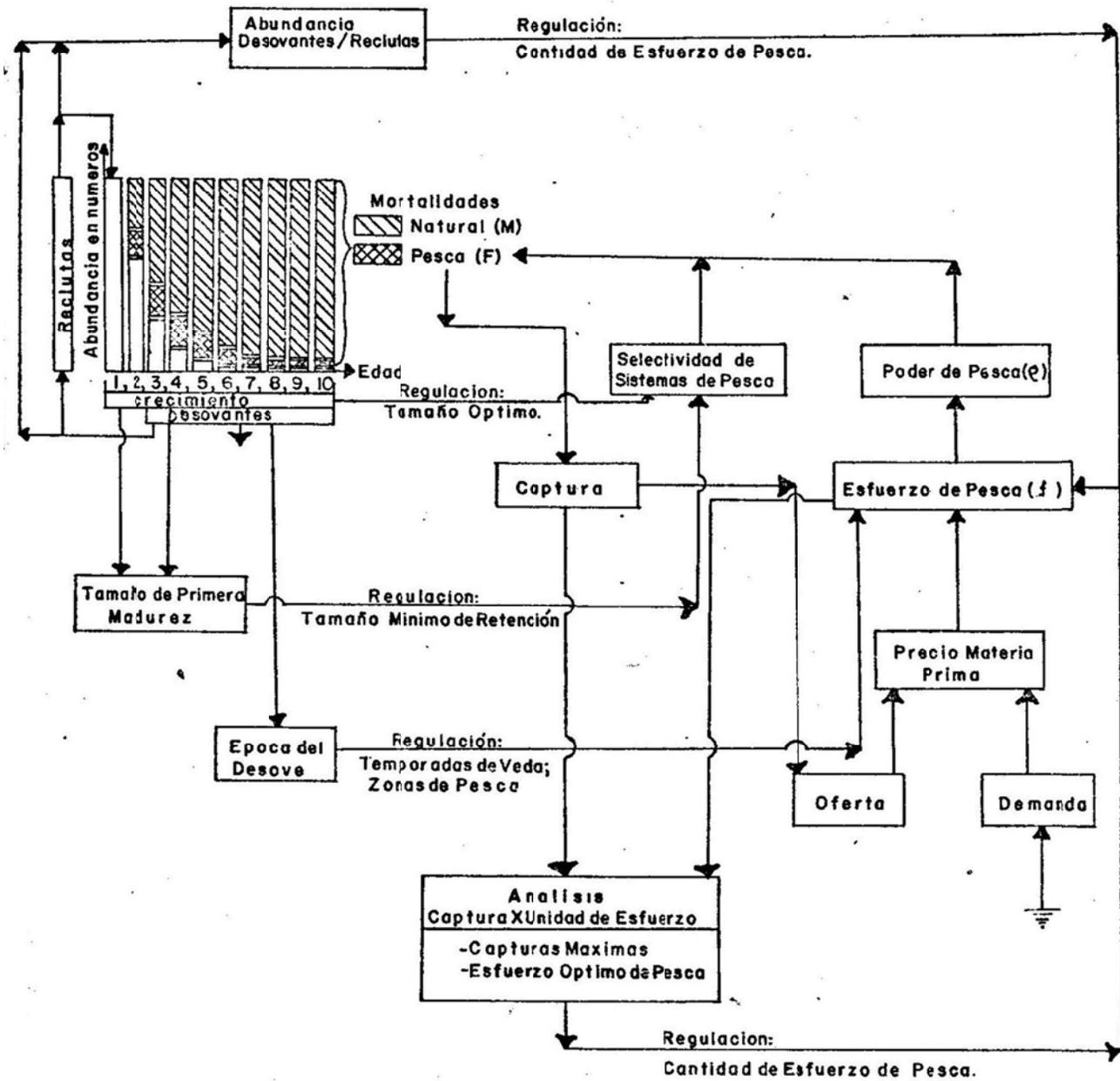


Figura 2.1 Sistema generalizado de una monopesquería sin interacciones con el medio u otras especies.

Los modelos aplicados en los estudios de poblaciones de especies acuáticas explotables tienen como objetivo establecer las posibles características dinámicas de un sistema poblacional, de forma tal de hacer un uso correcto de los recursos por el hombre. De esta forma, uno de los problemas básicos es la buena definición de la unidad de población, o una unidad correcta de administración o stock, que forma la base del sistema que deberá analizarse.

Los criterios que definen población y/o stock (o efectivo) son amplios y no siempre existe un acuerdo unánime con respecto a éstos. A continuación se dan varias definiciones que pueden ser conceptualmente útiles.

Unidad de stock o efectivo puede definirse como:

- 2.1 Un grupo de peces o animales acuáticos que pueden ser tratados como una unidad para propósitos de su administración. Este es un concepto netamente operacional (Royce, 1972).
- 2.2 Un grupo autónomo y autorregenerativo de peces o animales acuáticos, sin mezclas externas y dentro del cual las características biológicas y efectos de explotación son uniformes.
- 2.3 Un grupo de peces o animales acuáticos cuyos adultos retornan siempre al mismo lugar durante la época de reproducción

y en los cuales las estadísticas vitales de reclutamiento, crecimiento y mortalidad son homogéneos.

- 2.4 Un grupo de peces o animales acuáticos capaces de soportar una explotación o administración independiente y que contiene el máximo posible de una unidad reproductora o el mínimo posible de unidades reproductoras aisladas.
- 2.5 Una población de peces, de una o varias especies, que ocupa un área particular y vive independientemente de otras poblaciones de esa o esas especies, de modo que el resultado total de las migraciones es nulo o insignificante (inmigración = emigración) comparado con las tasas de mortalidad y reproducción que tienen lugar en el propio stock.
- 2.6 Stock, como definición ideal, es aquél formado por una sola población que se reproduce por sí misma y que es capaz de soportar una explotación.

Población es la unidad biológica misma y probablemente nunca podrá ser descrita completamente. Así las especies forman varias poblaciones locales como unidades biológicas.

3. EDAD Y CRECIMIENTO

Determinar correctamente la edad de animales acuáticos es una de las tareas más importantes en biología pesquera y en general en la ciencia de las pesquerías. En casi todos los estudios biológicos de peces, moluscos y crustáceos se debe recurrir a esta capacidad, a tal punto que, la determinación de la edad es una parte central de todo trabajo de investigación dirigido hacia la explotación racional de los recursos pesqueros.

La importancia asignada a la determinación de edades deriva del hecho de que mediante ella se llega a definir la longevidad de las especies, identificar las clases anuales que componen un efectivo, determinar la edad de primera madurez y de reclutamiento. Conjuntamente con información sobre longitudes y pesos se logra determinar el crecimiento y con éstos, a través de una formulación matemática adecuada, determinar las ganancias de biomasa utilizables (o producción) bajo diversos esquemas de explotación. Esta misma información permite determinar la composición de edades de un efectivo a partir de las cuales se pueden estimar las tasas de mortalidad.

En estas circunstancias no es difícil imaginar que hayan sido los estudios sobre crecimiento los que primero se encuentran registrados en la historia de la biología pesquera. En efecto, Ricker (1975) en la página 203 cita:

El primer registro conocido sobre determinaciones confiables de edad en peces pertenece al clérigo sueco Hans Hederstrom (1959, versión original 1759). Mediante el conteo de anillos en vértebras obtuvo la edad del pike (Exos lucius) y de otras especies, y sus tasas de crecimiento son similares a estimados modernos. Sin embargo, el arte de la determinación de edad tuvo que ser redescubierto hacia fines del siglo XIX y la historia de este periodo ha sido revisada por Maier (1906), Damas (1909) y otros. Durante aquel periodo el primer método aplicado fue el de frecuencia de longitudes desarrollado por C.G.J. Petersen (1892). Escamas fueron utilizadas por primera vez para lectura de edades por Hoffbauer (1898); otolitos por Reibisch (1899) y varios otros huesos por Heincke (1905)....

3.1 METODOS DE DETERMINACION DE EDAD

3.1.1 Métodos directos

Los métodos directos de determinación de edad están relacionados con la observación directa de discontinuidades del crecimiento en estructuras esqueléticas como producto de cambios en el metabolismo de los individuos, y su correlación con el tiempo en que ocurrieron.

De las estructuras esqueléticas, las más usadas para la

determinación de la edad en peces han sido las escamas, otolitos, opérculos, espinas y vértebras. Dentro de éstas, las más universalmente utilizadas son las escamas y otolitos por su facilidad de extracción y preparación para las lecturas de edades.

3.1.1.1 Escamas

La piel de los peces está compuesta de dos capas (Figura 3.1.1), una externa o epidermis y una interna denominada dermis o corium. La epidermis está formada por células humectantes planas, las cuales se multiplican en las zonas más profundas de la epidermis para reemplazar a aquéllas desgastadas, y para el crecimiento.

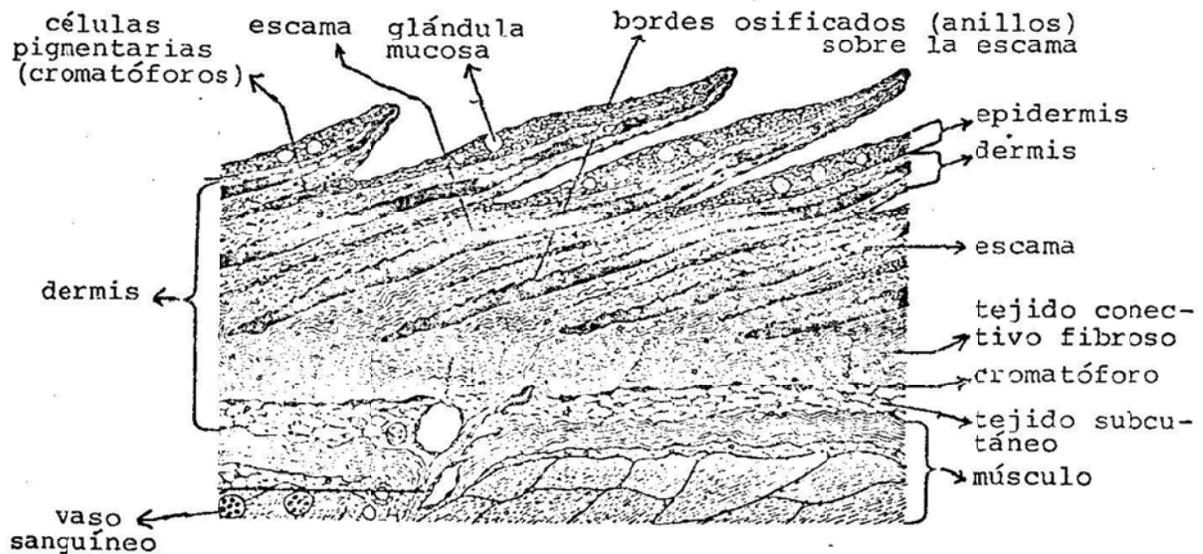


Figura 3.1.1 Sección de la piel de un pez, mostrando la posición de inserción de las escamas. (desde Lagler et. al, 1967)

La dermis contiene vasos sanguíneos, nervios, órganos sensoriales cutáneos y tejido conectivo. La dermis juega un papel principal en la formación de escamas. De esta forma las escamas son apéndices especiales de la piel.

Las escamas pueden ser clasificadas según su forma o según su estructura.

Según su morfología externa éstas pueden ser:

- Placoides, que como su nombre lo indica son placas con una cúspide central. Son comunes entre los tiburones (Elasmobranquios). Figura 3.1.2.a
- Rombooides, son en forma de diamantes y comunes entre los esturiones. Figura 3.1.2.b
- Ctenoides, tienen forma de discos con el borde posterior dentado. Figura 3.1.2.c
- Cicloides, tienen forma de discos con bordes suaves, delgadas y fundamentalmente circulares. Figura 3.1.2.d

Las escamas cicloides se encuentran en la mayoría de los peces con rayos blandos en sus aletas, mientras que las ctenoides caracterizan casi universalmente a los peces con espinas en las aletas.

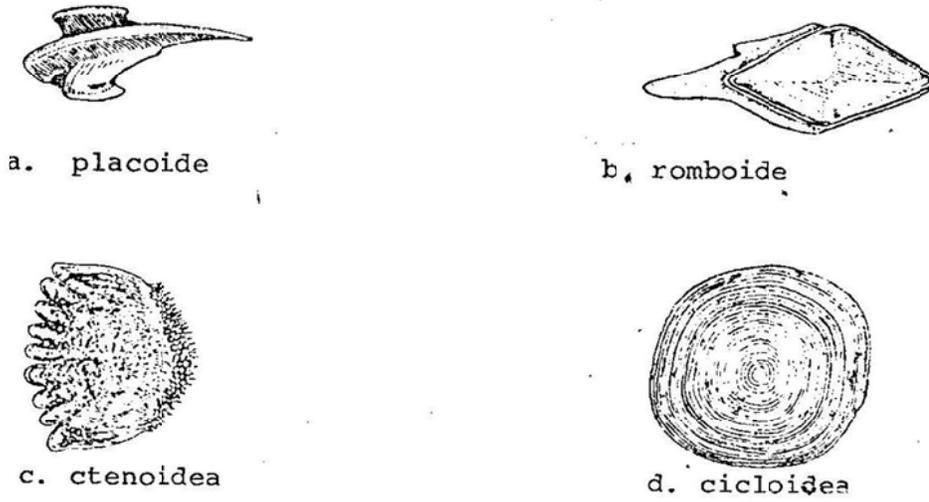


Figura 3.1.2 Clasificación de escamas según su forma externa.

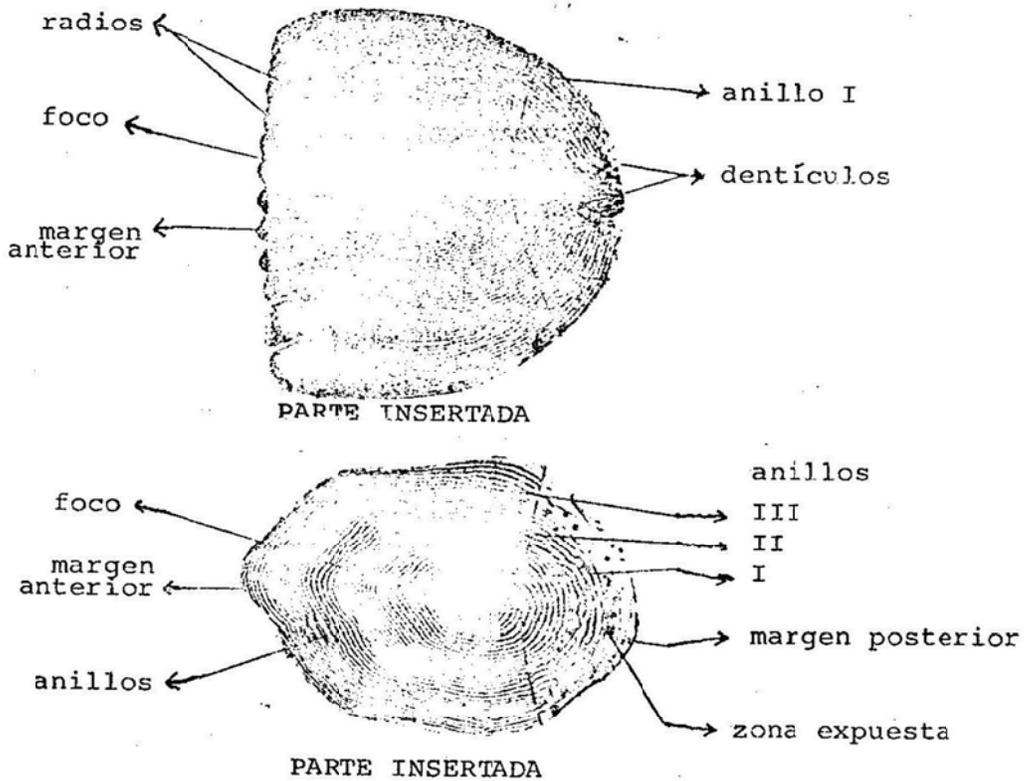


Figura 3.1.3 Escamas de bordes o anillos osificados de tipos ctenoidea y cicloidea.

Según su estructura las escamas pueden ser de dos tipos: placoides y no placoides.

Las placoides, también llamadas denticúlos dermales, tienen una capa ectodermal formada por una substancia tipo enámel llamada vitrodentina. Bajo ésta se encuentra un cuerpo de dentina con una cavidad para la pulpa. Cada escama tiene una placa basal en forma de disco en la dermis con una cúspide proyectada hacia afuera a través de la epidermis. Este tipo de escamas, como se mencionó anteriormente, ocurren entre los tiburones y sus relativos.

Las escamas no placoides pueden ser cosmoides, ganoides y con bordes osificados. De todas éstas, las más importantes son las con bordes osificados ya que caracterizan a la mayoría de los peces con escamas, tanto cicloides como ctenoides (Figura 3.1.3). Las escamas con bordes osificados son delgadas, translúcidas carentes de capas densas de dentina y enamel. La superficie externa de las escamas se caracteriza por mostrar bordes osificados alternadamente con depresiones. La parte interna está compuesta de capas de tejido conectivo fibroso cruzado. El crecimiento de estas escamas es tanto en la superficie externa como en la interna. En la mayoría de este tipo de escamas se reconoce una zona central llamada foco. Esta zona es la primera

en desarrollarse en la dermis mediante una agregación de células. El inicio de estas agregaciones difiere con las especies de peces pero normalmente ocurre cuando los individuos tienen más o menos 25 mm de longitud. Posteriormente a la formación del foco los círculos se depositan sobre la superficie de la escama en relación con el crecimiento. Cambios en el patrón de crecimiento individual se reflejan en la forma y distribución de estos círculos. Así en zonas templadas la deposición de los círculos sufre cambios anuales estacionales que quedan marcados en las escamas como bandas anuales. La parte más profunda de la escama, denominada como placa basal, está constituida por bandas sucesivas de fibras paralelas.

Las escamas por encontrarse en un repliegue de la piel cuentan con una parte externa y otra interna. La externa normalmente se encuentra desgastada por la abrasión con el medio y por esto que se hace difícil la interpretación de las zonas de crecimiento en ella. Por el contrario, por estar protegida la porción interna presenta los círculos y estrias en forma mucho más clara (Figura 3.1.3).

3.1.1.1.1 Obtención de muestras de escamas y su observación

Normalmente las mejores escamas para realizar determinaciones

de edad son aquellas grandes y simétricas. Estas escamas se encuentran, relativas a su tamaño, en la región central y lateral del cuerpo de un pez, más específicamente en la región posterior al opérculo y entre las aletas pectorales y el dorso. Debido a las diferencias en el tamaño de las escamas en diferentes partes del cuerpo, se deberán coleccionar muestras de una misma región para mantener una relación de comparación en los estudios de crecimiento.

Se deberán coleccionar por lo menos diez escamas de cada pez, puesto que en dicha muestra pueden aparecer escamas regeneradas, además de contar con variaciones morfológicas que crean diferencias en la identificación de marcas anuales.

Durante el proceso de extracción se debe poner especial cuidado de no ejercer demasiada presión entre las pinzas y sobre la escama de modo que ésta se pudiera estropear.

Las escamas en general no necesitan mayor tratamiento para su conservación excepto el limpiarlas adecuadamente. Para la determinación de la edad es conveniente sostenerlas entre dos portaobjetos de forma tal de evitar que se curven y por lo tanto distorsionen la imagen durante su observación.

En general para la determinación de la edad, las escamas se observan con luz reflejada bajo un microscopio con poco aumento.

Una forma más práctica y eficiente de observar las escamas es mediante el uso de un microproyector. Este último facilita no tan sólo la observación sino que permite analizar escamas entre dos o más observadores.

Para mayores detalles con referencia a las técnicas de colección, montaje y observación de escamas, refiérase al material anexo sacado del Manual de ciencia pesquera, Parte 2, Métodos para investigar los recursos y su aplicación, por M.J. Holden y D.F.S. Raitt, Capítulo 4, Documentos técnicos de la FAO sobre la pesca, No. 115, Revisión 1.

3.1.1.2. Otolitos

Los otolitos en los peces son parte del oído interno o laberinto. Cada uno de los dos laberintos se encuentran próximos al cerebro y protegidos por los huesos craneales. Anatómicamente, los laberintos están compuestos de dos parte, una superior, que comprende tres canales semicirculares y una cámara de otolitos llamada utrículo, y una inferior consistente de dos cámaras de otolitos denominadas sacculus y lagena (Figura 3.1.4 a y b).

Los otolitos alojados en cada una de las cámaras se denominan:

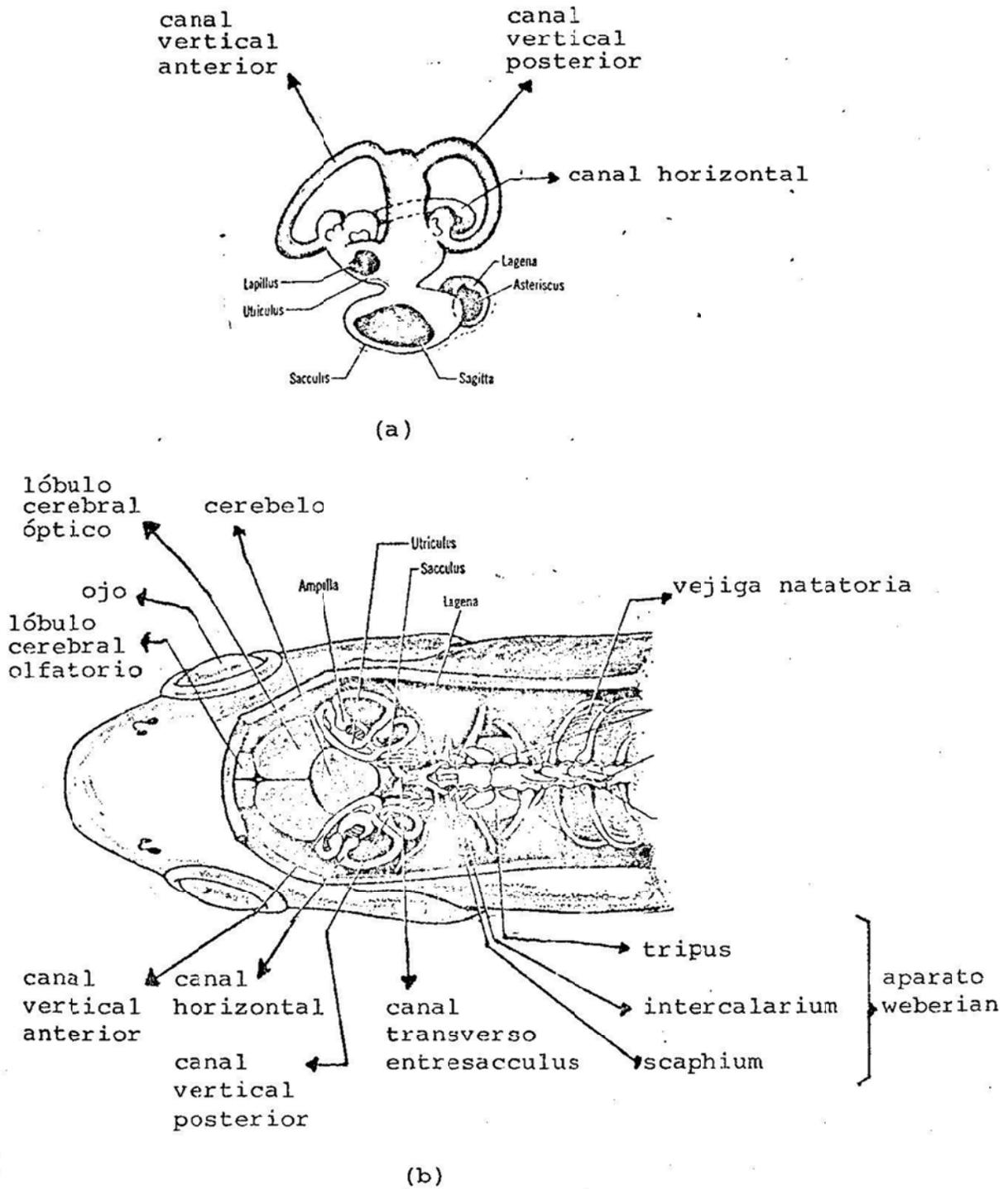


Figura 3.1.4 Oído interno (laberinto) y su posición anatómica con respecto a la vejiga natatoria.

Otolito

Cámara

lapis

utrículo

sagitta

sacculus

asteriscus

lagena

El laberinto es membranoso y está relleno de un líquido denominado endolinfa. Exteriormente el laberinto está rodeado de huesos craneales, perilinfa y tejido conectivo.

En algunos teleosteos el laberinto está conectado con la vejiga natatoria a través de una fina cadena de huesecillos llamados weberianos. Cambios en el volumen de la vejiga natatoria producen movimientos en el aparato weberiano de manera tal que estos movimientos producen cambios de presión, los cuales se transmiten a través del perilinfa hasta las células sensoriales en la parte inferior del laberinto, el cual de esta forma capta los sonidos por este medio vibracional.

En elasmobranchios, los otolitos son granulares y existe una conexión entre el laberinto y el exterior a través del canal endolinfático.

Los teleosteos difieren de otros vertebrados por el enorme tamaño tanto de los otolitos como del laberinto relativo al tamaño del cuerpo. Los tamaños relativos de los tres pares de otolitos son también altamente variables. De estos tres, normalmente

la sagitta es el otolito de mayor tamaño, y por esta razón es el que siempre se utiliza en la determinación de la edad.

Los otolitos están envueltos en una membrana, la cual los mantiene en posición y en contacto con la mácula acústica que es un área sensorial con terminales nerviosas que envían los impulsos auditivos al nervio auditivo (Figura 3.1.5).

Entre las funciones del laberinto se encuentran: el mantenimiento y regulación del tono muscular y la recepción de estímulos debidos a aceleraciones angulares, gravedad y sonidos. El par superior y el utrículo son responsables de las respuestas de posicionamiento debido a aceleraciones angulares y de gravedad. Al mismo tiempo debe contribuir al mantenimiento del tono muscular. El par inferior comprendido por el sacculus y lagena, están relacionados principalmente con la recepción del sonido.

La forma de los otolitos varía de acuerdo a los géneros y aun especies, desconociéndose los factores genéticos que gobiernan su desarrollo y crecimiento.

Los otolitos están hechos de material inorgánico compuesto principalmente de carbonato de calcio en la forma de cristales de aragonita y entrelazados por una matriz orgánica.

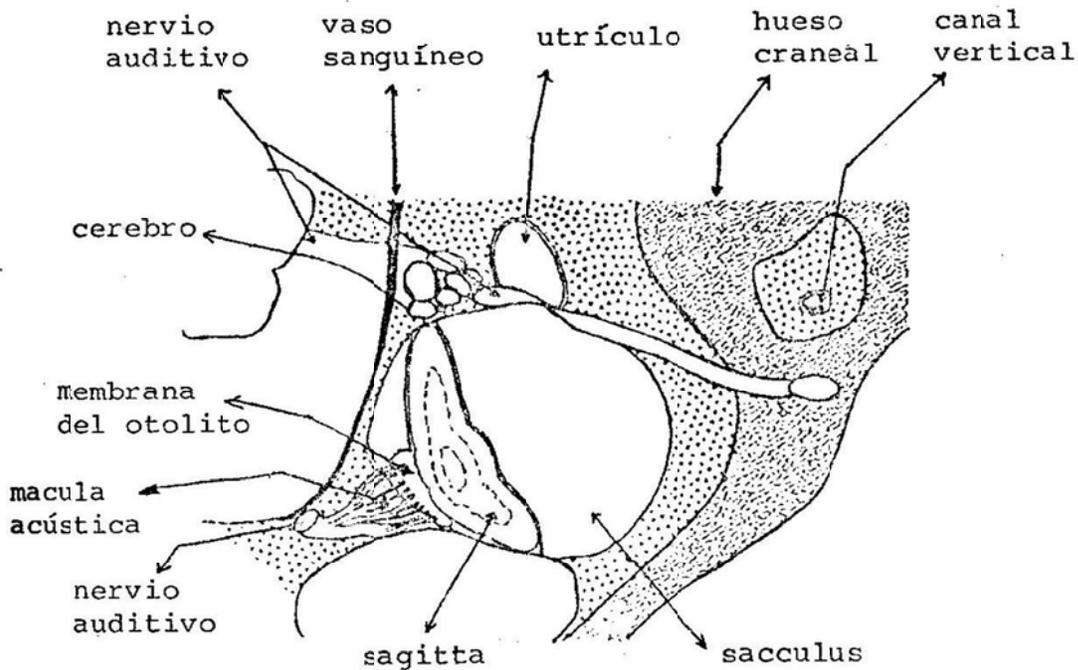


Figura 3.1.5 Posición de la sagitta con respecto a la macula acústica y el nervio auditivo.

En 1908 Immerman estudió la estructura microscópica de los otolitos de la platija mostrando que éstos estaban compuestos de constituyentes cristalinos inorgánicos y un constituyente fibroso orgánico. Maier (1908) describió en forma similar otolitos de bacalao. Hickling (1931) describió la estructura microscópica de los otolitos de la merluza. Irie (1955, 1960); y Dagens, Denser y Haedrich (1969) han demostrado que aragonita es la única forma de carbonato de calcio que se encuentra en los otolitos de más de 25 especies de peces teleosteos. La materia orgánica encontrada fue denominada por los últimos autores como otolina, una proteína relacionada con la keratina y colágeno.

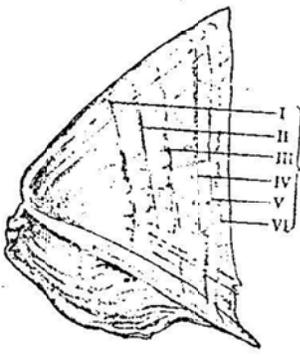
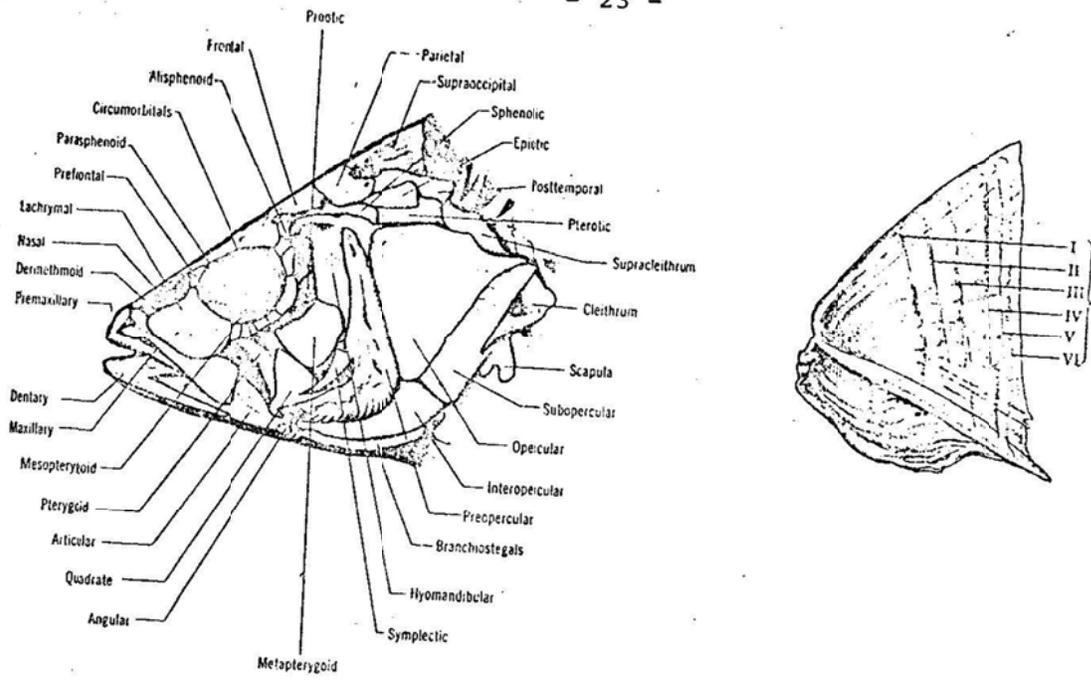
3.1.1.3. Opérculos y otros huesos

Otras partes duras las cuales por su forma de crecimiento dejan marcas de discontinuidades del proceso metabólico que sufre el organismo de un individuo a través del tiempo son los huesos operculares, las espinas y las vértebras.

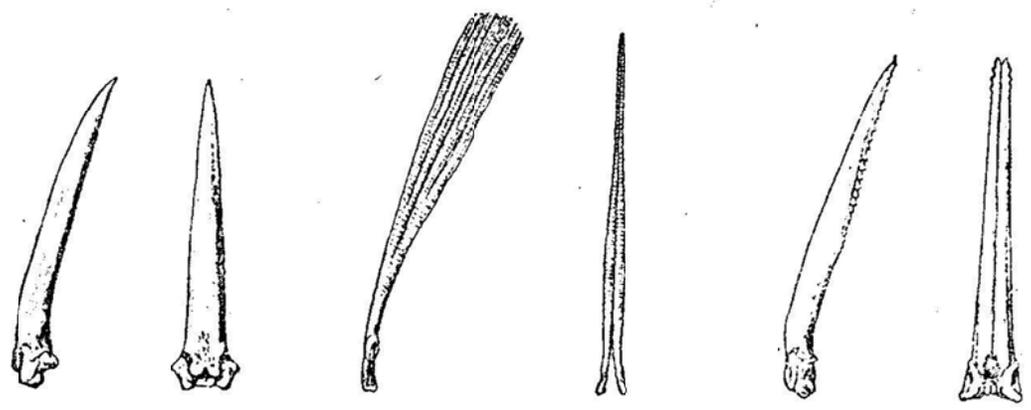
El opercular es uno de la serie de huesos operculares que componen la tapa o cubierta de las branquias y los cuales dan forma a los costados laterales de la cabeza. En la figura 3.1.6a se aprecia el tamaño relativo del opercular siendo éste el más grande de la serie de huesos extendiéndose hasta el extremo posterior de la cabeza.

El crecimiento en estos huesos ocurre en forma radial hacia las zonas posteriores quedando grabadas aquí las zonas de crecimiento rápido y las líneas que representan disminución del metabolismo en alguna época del año. Estas se pueden apreciar en cuanto a su posición en la misma figura.

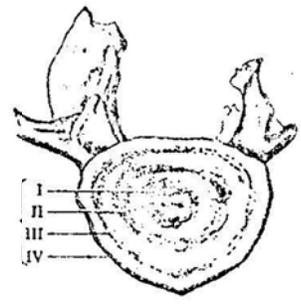
Las espinas y rayos de las aletas tienen una función de soporte. Los rayos son típicamente segmentados, a menudo ramificados y siempre biseriados, esto es, con dos componentes laterales unidos en una línea media. Debido a esta constitución, los rayos no son muy aptos para la determinación de edades. Las espinas por el contrario son generalmente no segmentadas y representan estructuras uniserradas. Mediante desgastes laterales es posible observar marcas de crecimiento en las espinas (Figura 3.1.6b).



(a)



(b)



(c)

Figura 3.1.6 Otras partes duras utilizadas por la determinación de edad. (a) Posición de los operculares en la estructura ósea de la cabeza. (b) Espinas y rayos de aletas de peces. (c) Vértebra en posición transversal.

Las vértebras son partes de la espina dorsal en donde el centrum crece en forma radial depositando marcas en función de cambios en el metabolismo a través del tiempo. En la figura 3.1.6c, se puede apreciar la posición de las zonas de crecimiento y los anillos de disminución del metabolismo.

En general el uso tanto de opérculos, como de espinas y vértebras está restringido a aquellas especies de peces cuyas escamas son pequeñas o inexistentes o sus otolitos no son adecuados para la determinación de edad. En general su uso es restringido debido a lo laborioso del proceso de colección de muestras y a su preparación, a veces muy elaborada, antes de realizar las observaciones.

3.1.2. Métodos indirectos

Los métodos indirectos utilizados en la determinación de edades se basan en el análisis de agrupamientos de individuos de tamaños aproximadamente similares, los que estarían reuniendo a grupos anuales o cohortes. Estos agrupamientos ocurren en poblaciones de especies que se reproducen estacionalmente y se caracterizan por influjos regulares de nuevos reclutas de manera que si se muestrean adecuadamente revelarán una estructura de tamaños formada por un conjunto de modas que generan polígonos de frecuencia de longitudes. Estas modas son especialmente conspicuas durante los primeros años de vida, lo cual indica la presencia de varios grupos de edad. Análisis del seguimiento de modas para la determinación de la edad se les denomina Método de Petersen debido a que fue este investigador quien en 1892 por primera vez describió la utilidad de estas progresiones en los estudios de edad y crecimiento.

La utilidad de este método declina con la edad, ya que por un lado las tasas de crecimiento de los individuos mayores difieren creando distribuciones más amplias para una misma edad que aquéllas correspondientes a edades juveniles y por otro, la disminución en el proceso de crecimiento con la edad hace que las modas de clases anuales diferentes se confundan las unas con las otras. Aunado a lo anterior se tiene una extinción modal a consecuencia de la mortalidad más acentuada en los grupos de edades mayores con la cual disminuye el número absoluto de individuos a estas edades.

Por último, el método es de relativamente poco uso en zonas tropicales donde el proceso de reproducción es más o menos constante a través del año y con ello aportando un reclutamiento continuo que no permite distinguir clases anuales.

Existen varias técnicas destinadas a definir más exactamente cada uno de los componentes de tamaños en una secuencia polimodal.

La primera de estas técnicas, desarrollada entre otros por Hazen (1913), Harding (1949), Cassie (1950; 1954) y Bhattacharya (1967), consiste en graficar las frecuencias de longitudes, en forma acumulativa porcentual, sobre papel de probabilidad. Una distribución normal graficada de esta forma está representada como una línea recta sobre el papel. Si en la secuencia existiera más de una componente normal, la gráfica sobre el papel mostrará puntos de inflexión que corresponden a los puntos de mezcla de dos

de los componentes como producto de una desviación de la normalidad. Una vez determinados los puntos de inflexión, la primera componente de frecuencias de tamaño se identifica antes del primer punto de inflexión. La segunda componente entre el primer y segundo punto de inflexión y así sucesivamente.

Enseguida cada componente debe ser referido al 100% de la distribución del papel. Con dicha expansión cada componente normal se verá representado por una línea recta específica del componente. Donde estas rectas cortan a la línea que se proyecta del punto de ordenadas del 50% corresponde al valor medio de la componente en la abscisa puesto que dicho valor medio corresponde al 50% en toda distribución normal. La desviación estándar de la distribución normal de cada componente se obtiene en donde las rectas cortan las ordenadas del 15.87% y 84.13% respectivamente.

El proceso de extracción de cada componente desde las frecuencias porcentuales acumulativas se realiza mediante la siguiente formulación:

$$a_{ij} = (n_{ij} - m_{i-1}) \left[\frac{100}{(m_i - m_{i-1})} \right]$$

donde a_{ij} = puntos de la componente i expandidos al 100% de la escala y que forman la recta de la componente i , para cada valor correspondiente de las frecuencias acumulativas porcentuales j , (j = clase de longitud)

n_{ij} = frecuencia acumulativa porcentual de la clase de tamaño j de la componente i ,

m_i = valor del punto de inflexión superior de la componente i ,

m_{i-1} = valor del punto de inflexión inferior de la componente i .

Así para la primera componente ($i=1$) el valor de $m_{i-1} = 0$ por lo que

$$a_{1j} = n_{1j} (100 / m_1)$$

para el segundo componente ($i=2$)

$$a_{2j} = (n_{2j} - m_1) \left[100 / (m_2 - m_1) \right]$$

Cuando las componentes normales se encuentran muy próximas, y por lo tanto con un alto grado de mezcla, se hace necesario que el ajuste de las rectas expandidas desde los componentes se comiencen con algunos de los últimos puntos ($a_{i-1, j}$) del componente anterior. Para ello se debe recurrir a una corrección para aquellos puntos que están por debajo del punto de inflexión inferior de la componente, y que serán utilizados en el ajuste.

Este ajuste se realiza como

$$X_{i-1, j} = \left[A_{i-1, j} (m_{i-1} - m_{i-2}) / 100 \right] + m_{i-2}$$

donde $A_{i-1, j}$ = punto estimado sobre la recta generada por los puntos observados $a_{i-1, j}$ de la componente $i-1$.

Los puntos $X_{i-1, j}$ se tomarán para las últimas frecuencias acumulativas porcentuales j de la componente normal $i-1$ y serán utilizadas para calcular valores de $a_{i-1, j}$ asociados hasta el punto de inflexión m_{i-1} , como puntos correspondientes a la componente i . En este caso

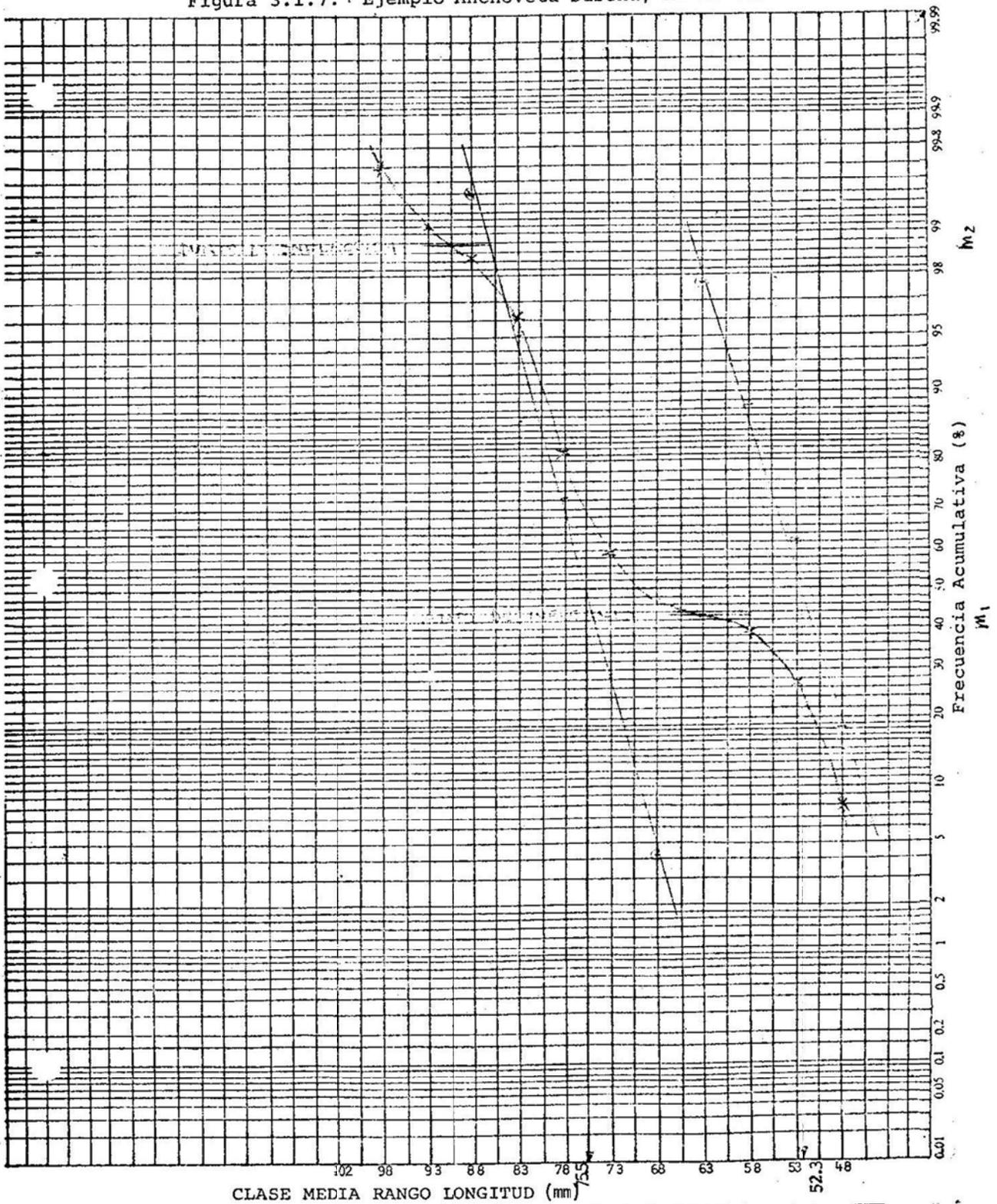
$$a_{i-1, j} = (n_{i-1, j} - X_{i-1, j}) \left[100 / (m_i - m_{i-1}) \right]$$

Según la formulación se puede apreciar que el método depende en forma directa de la determinación subjetiva de los puntos de inflexión desde la gráfica de las frecuencias acumulativas porcentuales en el papel de probabilidad. A veces es conveniente ubicar las longitudes en donde ocurren los puntos de corte en el histograma con los datos originales, puesto que estos puntos de corte corresponden a los puntos de inflexión en las frecuencias acumulativas porcentuales graficadas.

Como ejemplo del uso del papel de probabilidad en la separación de componentes normales se presenta la frecuencia de longitudes de anchoveta (Engraulis mordax) del stock sureño obtenidas en el lance número 10 del crucero número 6 de 1980 del Buque de Investigación ALEJANDRO DE HUMBOLDT.

En la figura 3.1.7 se han graficado las frecuencias acumulativas porcentuales. Desde la figura se pueden definir dos puntos de inflexión, el primero (m_1) aproximadamente en 44.0% y el segundo (m_2) en 98.8%, lo que indica la presencia de dos componentes.

Figura 3.1.7. Ejemplo Anchoveta Sureña, AH-80-06.



FRECUENCIA DE LONGITUDES DE ANCHOVETA (*Engraulis mordax*) DEL STOCK SUREÑO OBTENIDAS EN UNA MUESTRA EN EL LANCE NUMERO 10 DEL CRUCERO NUMERO 6 DE 1980 DEL B/I ALEJANDRO DE HUMBOLDT.

CLASE MEDIA DE LONGITUD (mm)	FRECUENCIA		FRECUENCIA ACUMULATIVA	% FRECUENCIA ACUMULATIVA	COMPONENTES	
	NUMEROS	%			a _{1j}	a _{2j}
48	27	8.0	27	8.0	18.2	
53	65	19.3	92	27.3	62.1	
58	39	11.6	131	38.9	88.4	
63	14	4.2	145	43.0	97.7	
68	11	3.3	156	46.3		4.2
73	44	13.1	200	59.4		28.1
78	82	24.3	282	83.7		72.5
83	42	12.5	324	96.1		95.1
88	8	2.4	332	98.5		99.5
93	2	0.6	334	99.1		
98	2	0.6	336	99.7		
103	1	0.3	337	100.0		
	337					

El siguiente paso consiste, de acuerdo a la metodología, en la expansión de las frecuencias acumulativas porcentuales de cada componente al 100%. Así los valores de a_{ij} están calculados

según:
$$a_{1j} = n_{1j} \left[\frac{100}{m_1} \right] = n_{1j} \left[\frac{100}{44} \right]$$

ya que $m_{i-1} = 0$ en la fórmula general. Los valores obtenidos se muestran en las columnas respectivas a ambos componentes. Nótese que el valor expandido para la clase de longitud 48mm ($j=1$) del primer componente ($i=1$) se designa como a_{11} y así sucesivamente.

Para el segundo componente los valores expandidos están dados por:

$$a_{2j} = (n_{2j} - m_1) \left[\frac{100}{(m_2 - m_1)} \right] = (n_{2j} - 44.0) \left[\frac{100}{(98.8 - 44.0)} \right]$$

Para este componente la clase de longitud 68mm corresponde a $j=1$.

Donde las rectas de las frecuencias acumulativas porcentuales expandidas cortan a la recta que se proyecta desde el punto de ordenadas de 50%, se encuentran los valores de longitud media que corresponden a cada componente. En este caso el primer componente (que podría representar a la distribución de longitudes de individuos de edad 1) tiene una longitud promedio de aproximadamente 52.3mm. El segundo componente (probablemente grupo de edad 2) le corresponde una longitud promedio de aproximadamente 75.5mm. Los valores de las desviaciones estándar para cada componente se obtienen desde donde las rectas cortan las proyecciones de 15.87% y 84.13%.

El segundo grupo de técnicas tienen relación con procedimientos matemáticos para separar las distribuciones mediante estimaciones máximo-verosímiles de los parámetros (\bar{X}, σ) que definen las componentes normales. Fisher (1931), Stevens (1937) Hald (1949) y Hasselblad (1966) proponen metodologías para realizar dichas estimaciones. Tomlinson (en Abramson (1971)) presenta un programa para computadora denominado NORMSEP el cual encuentra soluciones para los parámetros de las distribuciones normales según el método de Hasselblad.

Estos métodos requieren que se conozcan los puntos de mezcla de las componentes para alcanzar una solución.

Yong y Skillman (1975) desarrollaron aún más el procedimiento de computación de Tomlinson el cual se encuentra identificado en el programa ENORMSEP. El procedimiento consiste en transformar las frecuencias de longitudes en frecuencias acumulativas porcentuales, como en el caso del papel de probabilidad. Se ajusta enseguida un polinomio de grado 'n' a la distribución de frecuencias acumulativas porcentuales. El grado 'n' se determina según el polinomio que mejor se ajuste a la distribución, determinando por un test de chi cuadrado.

Los puntos de inflexión en la curva polinomial se determinan tomando la segunda derivativa de la ecuación descriptiva (polinomio del grado 'n') y obteniendo las raíces de la ecuación. Si las raíces son reales y si existe un cambio de signo alrededor

de la raíz real y si la raíz cae dentro de los límites de la distribución entonces dicha raíz será un punto de inflexión.

Una vez definidos los puntos de inflexión la separación de los componentes normales de tamaños se realiza mediante el método máximo verosímil de Hasselblad (op.cit.) haciendo uso del programa NORMSEP.

3.2 Métodos para estudiar el crecimiento

En forma usual los estudios de crecimiento se realizan mediante el análisis de las correlaciones existentes entre la edad, determinada desde marcas depositadas en partes duras, y la longitud que alcanzó el individuo a esa edad. El procedimiento, sin embargo, supone que todos los individuos de una población tienen la misma tasa de crecimiento a través del tiempo y con cualquiera que sea la época y condiciones del nacimiento. Puesto que las condiciones ambientales, especialmente temperatura y disponibilidad de alimentos, son cambiantes durante y entre años y siendo éstas fundamentales para el crecimiento, hace que sea difícil la validación de la suposición sobre la cual se sustenta el método.

De esta manera para estudiar el crecimiento es necesario seguir este proceso a través de la historia de vida de un grupo de individuos de una misma especie. Tres posibles métodos se utilizan con este propósito.

3.2.1. Método de observación directa

Este consiste en colocar un número determinado de grupos de

individuos de una misma edad en estanques experimentales separados y observar periódicamente el progreso del tamaño bajo condiciones similares. Si estas condiciones son diferentes a las del hábitat natural de la especie, entonces es probable que los resultados de los estudios de crecimiento no puedan ser fácilmente extrapolados a la población en estado natural.

3.2.2. Marcado de individuos

Este método consiste en capturar individuos de diferentes tamaños de una misma especie, marcarlos con alguna etiqueta, colorante o marca y liberarlos, todo esto durante un período corto de tiempo, de forma tal que todos los individuos marcados estén bajo la influencia de las mismas condiciones de su ambiente natural. Posteriormente se recobran algunos de los individuos liberados desde las capturas comerciales o por medio de procedimientos de captura especialmente ejecutados con dicho propósito. El crecimiento se analiza por las diferencias en tamaño que se observa en los individuos entre el tiempo de su liberación (marcado) y recaptura.

Este método de estudiar el crecimiento tiene el serio inconveniente de que las etiquetas normalmente producen un efecto negativo sobre el crecimiento. De esta manera sólo deberán usarse marcas que con certeza no afecten tanto la salud, comportamiento y movilidad de los individuos.

3.2.3. Retrocálculo de longitudes a edades pretéritas

El método consiste en estimar las longitudes que tuvieron los individuos de una especie en épocas pasadas mediante el uso

de relaciones morfométricas existentes entre el tamaño del cuerpo y medidas lineales de aquellas partes duras, como escamas u otolitos, usadas para la determinación de la edad. El procedimiento sigue varias etapas como sigue:

1. Se selecciona una muestra al azar de escamas (pueden utilizarse con este propósito tanto escamas como otolitos, espinas, opérculos, vértebras, etcétera), preferiblemente extraídas de una misma zona a fin de evitar las variaciones en el tamaño de éstas cuando provienen de diferentes regiones del cuerpo. Se prefieren las escamas por sus características morfológicas que facilitan las mediciones.
2. Se mide el radio de la escama (R) en su eje mediano, el cual va desde el centro del foco a la región media del margen frontal de la escama, con la ayuda de un ocular micrométrico de un microscopio o con un microproyector.
3. Se miden las distancias (r_n) desde el punto medio del foco a cada uno de los anillos de la escama a lo largo del mismo eje mediano mencionado más arriba.

Es conveniente que las medidas R y r_n se obtengan para varias escamas de un mismo individuo y luego obtener un promedio de éstos con el fin de disminuir los errores en las mediciones.

4. Se grafican los radios de las escamas (R) contra las longitudes observadas de los individuos (l) al tiempo en que se obtuvo la muestra de escamas.

5. Los puntos obtenidos de graficar (R) versus (l) pueden seguir diversas tendencias. Entre las más comunes se encuentran:

a) la relación entre la longitud del cuerpo y el radio de la escama es LINEAL CON INTERCEPTO EN EL ORIGEN, lo que se traduce en que el crecimiento de la escama es directamente proporcional al crecimiento del cuerpo.

Así la relación estará dada por:

$$l = a R$$

donde a es la pendiente de la recta.

Puesto que la pendiente a de la relación indica una proporcionalidad directa entre (R) y (l), entonces se tiene que dicha proporcionalidad existe para cualquier edad y tamaño del individuo. Así

$$a = \frac{l}{R} = \frac{l_n}{r_n}$$

donde r_n es, como se vio anteriormente, la distancia del foco al anillo que corresponde a la edad "n" y " l_n " es la longitud que debe haber tenido el individuo a esa edad "n".

La relación original queda entonces como:

$$\frac{l_n}{r_n} = \frac{l}{R}$$

o también $l_n = \frac{r_n}{R} l$

la cual corresponde a la fórmula de Lea (1910) utilizada para calcular la longitud l_n (retrocalculada) de un pez correspondiente a cualquier tamaño r_n de escama y consecuentemente relacionada con la edad "n".

- b) La relación entre la longitud del cuerpo y el radio de la escama ES LINEAL PERO TENIENDO UN INTERCEPTO DIFERENTE QUE EL ORIGEN. Esto significa que la relación entre "l" y "R" no es directamente proporcional, lo que fue concluido por Rosa Lee (1920). Esto ocurre debido a que las escamas no se desarrollan desde el comienzo mismo de la vida de un pez sino un tiempo más tarde.

De esta forma la relación entre la longitud (l) de un pez y el tamaño (radio) de sus escamas está dado por

$$l = C + a R$$

donde a es la pendiente de la recta y C su intercepto.

De acuerdo a Rosa Lee "C" correspondería a la longitud del pez al tiempo de la aparición de las escamas.

La pendiente de la recta despejada de la ecuación anterior es

$$a = (l - C)/R$$

Al mismo tiempo la longitud l_n de un pez retrocalculada a la edad "n" está dada por

$$l_n = C + a r_n$$

Si se reemplaza en esta última ecuación el valor despedido para la pendiente a se tiene que

$$l_n = C + (1 - C) \frac{r_n}{R}$$

o lo que es lo mismo

$$l_n - C = \frac{r_n}{R} (1 - C)$$

Esta última ecuación es la modificación de la fórmula de proporcionalidad directa introducida por Fraser (1916) y Lee (op. cit.)

- c) En algunas ocasiones la relación entre la longitud del cuerpo y el tamaño de la escama es curvilínea. Catherine Scheriff (1922) propuso por primera vez el retrocálculo mediante el uso de una ecuación parabólica

$$l = a R^2 + b R + C$$

Dark (1975) encontró que la relación longitud: radio de otolitos en merluza (M. productus) era una curva ajustada según un polinomio de tercer grado.

3.3 MODELOS MATEMATICOS DE CRECIMIENTO

Como se ha visto en las secciones anteriores, los estudios de crecimiento generan información sobre las tallas y pesos que corresponden a edades determinadas de individuos que componen un stock. Normalmente esta información es discreta en tiempo y se hace necesario realizar extrapolaciones de forma tal de lograr estudiar la progresión del crecimiento en forma continua a través de todas las edades de dichos individuos. En estas circunstancias, y puesto que es casi imposible observar el crecimiento en vivo y continuamente de todos los integrantes de una población, se requiere expresar dicho proceso mediante un modelo matemático que no sólo dé una buena representación de los datos en forma simple, sino que también pueda ser usado para estudios analíticos acerca del crecimiento.

Los patrones de crecimiento pueden tomar un número de formas diferentes los cuales pueden ser el resultado de diferencias en los tipos de procesos fisiológicos envueltos, como así también, de procesos cuantitativamente diferentes de procesos similares. En este sentido, son muchas las funciones matemáticas empíricas que pueden ajustarse a dichos patrones, comenzando desde un simple polinomio a complejas funciones que incluyen parámetros tanto biológicos como ambientales.

Sin embargo, una curva de crecimiento que relacione matemáticamente el tamaño individual con el tiempo, debe ser lo suficientemente simple, ajustarse a un rango amplio de patrones de

crecimiento y con esto ser útil para propósitos puramente descriptivos, y lo que es más importante, que sus parámetros tengan algún significado fisiológico. Una función de crecimiento que satisface los requerimientos esenciales expuestos más arriba es aquella desarrollada por Ludwig von Bertalanffy (1938).

La función de crecimiento de von Bertalanffy se basa en que la tasa de crecimiento de un animal se puede pensar como la diferencia existente entre las tasas de anabolismo y catabolismo. De esta manera, crecimiento es el resultado neto de la acumulación y de la destrucción de material celular. La materia prima utilizada para la construcción de nuevos tejidos (anabolismo) debe entrar al organismo a través de un margen representado por una superficie o serie de superficies comenzando con las membranas de células epiteliales y terminando con el transporte de material a través de las superficies de cuerpos subcelulares tales como los microsomas y mitocondria, donde los procesos metabólicos continúan (Lindberg y Ernster, 1954). Así se puede suponer que el proceso de construcción de tejido estaría limitado por la capacidad de respiración e ingestión y por lo tanto relacionado con el área superficial, ya sea de los pulmones como del tracto digestivo. Por otra parte, el proceso de destrucción de material (catabolismo), ocurre dentro de la masa contenida por una superficie. La remoción de productos catabólicos, incluyendo la liberación de energía calórica, sucede otra vez a través de superficies. Se puede suponer en este caso que la tasa de pérdida es más o menos constante, de manera tal que la pérdida total de

peso en un animal debido al catabolismo podría ser proporcional al peso del mismo.

Estos procesos de ganancias y pérdidas pueden expresarse mediante una ecuación diferencial de la forma general

$$\frac{dX}{dt} = U - V$$

que establece que el cambio neto en X por unidad de tiempo, t, es el excedente de U agregado por unidad de tiempo y aquél de V, removido durante la misma unidad de tiempo.

Von Bertalanffy (op. cit) bajo las suposiciones y modelo anteriores derivó la función de crecimiento desde la relación de continuidad

$$\frac{dw}{dt} = hs - kw \quad (3.1)$$

la cual establece que el incremento en peso por unidad de tiempo, dw/dt , es igual al peso sintetizado por unidad de área superficial, h, veces el área de superficie total, s, menos la destrucción por unidad de peso, k, veces de peso total, w. En este sentido von Bertalanffy siguió el mismo argumento que Püter (1920) quien estableció que la tasa de anabolismo es proporcional a la potencia m del peso (donde $m = 2/3$) mientras que la tasa de catabolismo es proporcional al peso mismo. En estos casos suponiendo que la forma del animal no cambia a medida que crece (crecimiento isométrico).

Para que este último razonamiento fuera correcto von Bertalanffy asumió que el área de las superficies (s) involucradas en el proceso de anabolismo son proporcionales a una dimensión lineal al cuadrado y que el peso (w) relacionado con el proceso catabólico es proporcional a la misma dimensión lineal pero al cubo. Esto está expresado como

$$s = p l^2$$

y

$$w = q l^3 \quad (3.2)$$

donde l es longitud y p y q son constantes de proporcionalidad.

Si se despeja l de la última relación se tiene que

$$l = \left(\frac{w}{q}\right)^{1/3}$$

y que reemplazando este valor en la función dada de s, queda que

$$s = p \left(\frac{w}{q}\right)^{2/3}$$

si se define

$$p' = \frac{p}{q^{2/3}}$$

se tiene que

$$s = p' w^{2/3}$$

relación que introducida en la ecuación diferencial 3.1 da que

$$\frac{dw}{dt} = h p' w^{2/3} - k w$$

la cual es compatible con el argumento de Püter.

Para lograr arribar a la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy es necesario expresar la ecuación 3.1 en función de longitudes. Para ello es necesario derivar la ecuación 3.2 con respecto a l .

Así desde 3.2, queda que

$$\frac{dw}{dl} = q_3 l^2 \quad (3.3)$$

Sin embargo se requiere reemplazar dw/dt de la ecuación 3.1 como función de dl/dt . Para ello es suficiente dividir ambos lados de la relación 3.3 por dt y arreglar la ecuación.

Así se tiene que

$$\frac{dw}{dt} = q_3 l^2 \frac{dl}{dt} \quad (3.4)$$

Enseguida se reemplaza dw/dt de la ecuación 3.4 por la relación de dw/dt dada en 3.1, resultando

$$q_3 l^2 \frac{dl}{dt} = h p l^2 - k q l^3 \quad (3.5)$$

en donde ya se han substituido los valores de s y w como función de l .

Dividiendo la expresión 3.5 por $q_3 l^2$ queda que

$$\frac{dl}{dt} = \frac{h p}{3 q} - \frac{k}{3} l$$

Definiendo $H = \frac{h p}{3 q}$ y $K = \frac{k}{3}$

se tiene que $\frac{dl}{dt} = H - Kl$

y que arreglando los términos en función de l y t queda

$$\frac{dl}{H - Kl} = dt$$

Integrando la ecuación anterior

$$\int \frac{dl}{H - Kl} = \int dt$$

da
$$-\frac{1}{K} \ln (H - Kl) = t + C$$

donde C es una constante de integración a ser evaluada.

Multiplicando la expresión anterior por -K se tiene

$$\ln (H - Kl) = -K (t + C)$$

aplicando a ambos lados de esta última expresión el anti ln, queda

$$H - Kl = e^{-K(t+C)}$$

de donde se despeja l

$$l = H/K - (1/K)e^{-K(t+C)} \quad (3.6)$$

o lo que es lo mismo

$$l = H/K - (1/K)e^{-Kt} e^{-KC} \quad (3.7)$$

Si se supone que $l=0$ cuando $t = t_0$ se tiene que la ecuación

3.6 queda como

$$0 = H/K - (1/K)e^{-K(t_0 + c)}$$

$$e^{-Kt_0} e^{-Kc} = H$$

$$e^{-Kc} = H e^{Kt_0}$$

Reemplazando este último resultado en 3.7 queda

$$l = H/K - 1/K e^{-Kt} H e^{Kt_0}$$

arreglando los términos

$$l = H/K - H/K e^{-K(t-t_0)}$$

y factorizando H/K

$$l = H/K \left(1 - e^{-K(t-t_0)} \right) \quad (3.8)$$

A medida que $t \rightarrow \infty$ (t tiende a infinito) también $l \rightarrow L_\infty$.
Así desde 3.8 se tendrá que

$$L_\infty = H/K \left(1 - e^{-\infty} \right)$$

y puesto que

$$e^{-\infty} = 0$$

$$L_\infty = H/K$$

Por lo tanto la ecuación 3.8 queda en función de t como

$$\boxed{l_t = L_\infty \left(1 - e^{-K(t-t_0)} \right)} \quad (3.9)$$

la cual es la función de crecimiento de von Bertalanffy en su forma más usual contando con tres parámetros los cuales tienen un significado descriptivo más que un significado fisiológico:

L_{∞} = longitud asintótica, que es aquella longitud que un animal alcanzara a una edad ∞

K = tasa de crecimiento proporcional

t_0 = edad a la cual $l = 0$

En la figura 3.3.1 se muestra la curva de crecimiento que representa a la función dada en 3.9. En esta se aprecia que la tasa del crecimiento es la más alta en edades juveniles y decrece continuamente. El tamaño o longitud se aproxima a la asintota, L_{∞} , a medida que el animal alcanza edades mayores. Este proceso de crecimiento en tamaño nunca se detiene, pero sin embargo, nunca sobrepasa L_{∞} . El valor del parámetro K regula la rapidez con que el tamaño se aproxima a la asintota, y con ello la forma de la curva de crecimiento.

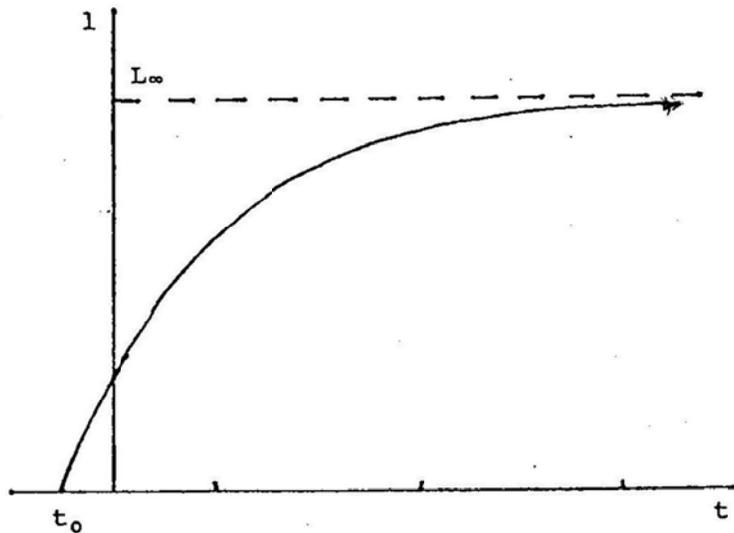


Figura 3.3.1. Gráfica de la función de crecimiento

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

La función de crecimiento dada anteriormente puede tomar otra forma si en la ecuación 3.7 la constante de integración C se evalúa para $t=0$, donde $l=l_0$ se tiene que

$$l_0 = H/K - 1/K e^{-K C}$$

$$\left(\text{ya que } e^{-K t} = e^{-0} = 1 \right)$$

$$1/K e^{-K C} = H/K - l_0$$

$$e^{-K C} = H - K l_0$$

como se hizo anteriormente se reemplaza este valor de $e^{-K C}$ en 3.7 quedando

$$l = H/K - 1/K e^{-K t} (H - K l_0)$$

$$l = H/K - H/K e^{-K t} + l_0 e^{-K t}$$

Cuando $t \rightarrow L_\infty$ también $l \rightarrow \infty$ e igual que antes $L_\infty = H/K$

Así
$$l = L_\infty - L_\infty e^{-K t} + l_0 e^{-K t}$$

Factorizando $e^{-K t}$ se tiene que

$$l_t = L_\infty - (L_\infty - l_0) e^{-K t} \quad (3.10)$$

lo cual es otra forma para la función de crecimiento en la cual

se tienen también tres parámetros: L_{∞} , K y l_0 , en que este último corresponde a la longitud de un animal correspondiente al tiempo $t = 0$.

Si la ecuación 3.9 se evalúa para dos períodos de tiempo t y $t+1$, se tiene

$$l_t = L_{\infty} \left(1 - e^{-Kt} \right)$$

y

$$l_{t+1} = L_{\infty} \left(1 - e^{-K(t+1)} \right) = L_{\infty} \left(1 - e^{-Kt} e^{-K} \right) \quad (3.11)$$

Desde la ecuación para el tiempo t se despeja e^{-Kt}

$$\frac{l_t}{L_{\infty}} = 1 - e^{-Kt}$$

$$1 - \frac{l_t}{L_{\infty}} = e^{-Kt}$$

$$e^{-Kt} = e^{-Kt} \left(\frac{L_{\infty} - l_t}{L_{\infty}} \right)$$

Esta expresión se substituye en la ecuación 3.11 para dar

$$l_{t+1} = L_{\infty} \left(1 - e^{-Kt} e^{-K} \left(\frac{L_{\infty} - l_t}{L_{\infty}} \right) e^{-K} \right)$$

$$l_{t+1} = L_{\infty} - L_{\infty} e^{-K} + l_t e^{-K}$$

$$l_{t+1} = L_{\infty} (1 - e^{-K}) + e^{-K} l_t \quad (3.12)$$

La ecuación 3.12 es otra forma de representar el crecimiento como función del tamaño en el período de tiempo anterior, y por lo tanto no depende de información sobre edad. Su única restricción es que las longitudes sean medidas con diferencias de tiempo $(t + 1) - t$ constantes.

A partir de la condición de crecimiento isométrico impuesta como suposición básica en el desarrollo de la ecuación simple de crecimiento de von Bertalanffy, es posible obtener una función de crecimiento que relacione edad con peso. Para ello se recuerda que

$$w = q l^3$$

y que $l = L_{\infty} (1 - e^{-K(t-t_0)})$ entonces reemplazando esta última función en la anterior se tendrá que

$$w = q L_{\infty}^3 (1 - e^{-K(t-t_0)})^3$$

en donde por similitud con la relación peso-longitud se define

$$W_{\infty} = q L_{\infty}^3$$

por lo tanto

$$w_t = W_{\infty} (1 - e^{-K(t-t_0)})^3 \quad (3.13)$$

Esta función de crecimiento en peso tiene una forma sigmoidea con un punto de inflexión en $w = 0.296 W_{\infty}$. En la figura 3.3.2 se muestra la relación anterior. De esta última se puede

apreciar que los individuos bajo este modelo de crecimiento en peso crecen inicialmente y hasta el punto de inflexión con una tasa creciente de crecimiento, mientras que a edades más allá de dicho punto lo hacen con una tasa decreciente de crecimiento aproximándose a la asíntota, W_{∞} .

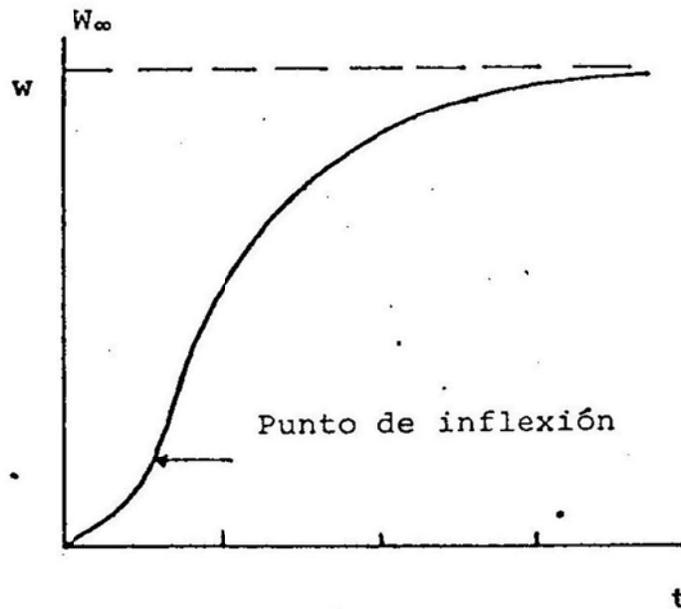


Figura 3.3.2. Gráfica de la función de crecimiento

$$w_t = W_{\infty} \left(1 - e^{-K(t-t_0)} \right)^3$$

Ecuación generalizada de crecimiento

En muchas ocasiones el modelo simple de crecimiento de von Bertalanffy, tal como se expresa según la ecuación 3:9, no provee un buen ajuste a los datos observados. En otras ocasiones las suposiciones básicas, tales como aquéllas relacionadas con un crecimiento isométrico, no son validadas. Esto último es especialmente notable en muchas especies de peces en las cuales el peso w no es proporcional a la longitud al cubo, sino más bien a alguna otra potencia de l .

También se ha cuestionado que la síntesis de biomasa sea directamente proporcional a la superficie o que el área superficial sea directamente proporcional a la longitud al cuadrado.

En estas circunstancias, el mismo von Bertalanffy (1957) sugiere una extensión de la formulación del crecimiento, para así permitir que los exponentes que dan la proporcionalidad entre superficie y anabolismo y volumen y catabolismo, puedan variar libremente. Así, este autor sugiere generalizar la ecuación a la forma

$$\frac{dw}{dt} = H w^m - k w$$

donde m puede representar algún tipo de dependencia del tamaño sobre las tasas de metabolismo.

Desarrollos matemáticos basados en argumentos similares a los anteriores han sido dados por Richards (1959), Chapman (1960) y Taylor (1962).

Chapman (op. cit.) comienza su desarrollo (y con su misma notación) expresando

$$\frac{dw}{dt} = H w^\alpha - k w \quad (3.14)$$

y en donde supone que: $w = q l^\beta$

Derivando esta última relación con respecto a t queda que

$$\frac{dw}{dt} = q \beta l^{\beta-1} \frac{dl}{dt} \quad (3.15)$$

y que reemplazando en 3.14 resulta

$$q \beta l^{\beta-1} \frac{dl}{dt} = H w^\alpha - k w$$

si en esta relación se sustituye w como función de l da que

$$q \beta l^{\beta-1} \frac{dl}{dt} = H \left(q l^\beta \right)^\alpha - k q l^\beta$$

Dividiendo ambos términos de la relación anterior por $q \beta l^{\beta-1}$ queda que

$$\frac{dl}{dt} = \frac{H q^\alpha l^{\alpha \beta}}{q \beta l^{\beta-1}} - \frac{k q l^\beta}{q \beta l^{\beta-1}}$$

Puesto que según las reglas de potencias se tiene que $l/a = a^{-1}$, entonces $l/l^{\beta-1} = l^{1-\beta}$. Así simplificando y arreglando la ecuación anterior queda como

$$\frac{dl}{dt} = \frac{H q^{\alpha-1} l^{(\alpha\beta+1-\beta)}}{\beta} - \frac{k l}{\beta}$$

o lo que es lo mismo

$$\frac{dl}{dt} = \frac{Hq^{\alpha-1}}{\beta} l^{1-\beta(1-\alpha)} - \frac{k}{\beta} l$$

Si se define $E = \frac{Hq^{\alpha-1}}{\beta}$; $K = \frac{k}{\beta}$ y $\delta = 1 - \beta(1 - \alpha)$

se tiene que $\frac{dl}{dt} = El^\delta - Kl$ (3.16)

Esta ecuación diferencial puede transformarse en una ecuación diferencial lineal mediante una sustitución apropiada. En este caso si se hace la sustitución siguiente:

$$y = l^{1-\delta}$$

de manera que diferenciando esta sustitución queda que

$$\frac{dy}{dt} = (1-\delta) l^{-\delta} \frac{dl}{dt} \quad (3.17)$$

reemplazando dl/dt desde la ecuación 3.16 en 3.17, resulta

$$\frac{dy}{dt} = (1-\delta) l^{-\delta} (El^\delta - Kl)$$

$$\frac{dy}{dt} = (1-\delta) (E - Kl^{1-\delta})$$

$$\frac{dy}{dt} = (1-\delta) (E - Ky)$$

Arreglando los términos de esta última ecuación en función de "y" y "t", se tiene

$$\frac{dy}{E - Ky} = (1 - \delta) dt$$

integrando la ecuación anterior

$$\int \frac{dy}{E - Ky} = (1 - \delta) \int dt$$

da como resultado

$$- 1/K \ln(E - Ky) = (1 - \delta)(t + C)$$

donde C es como antes una constante de integración a ser evaluada.

Multiplicando esta última expresión por -K, resulta

$$\ln(E - Ky) = -K(1 - \delta)(t + C)$$

elevando ambos lados de la expresión a la potencia se tiene que

$$E - Ky = e^{-K(1 - \delta)(t + C)}$$

Despejando "y" desde esta última igualdad

$$y = E/K - (1/K)e^{-K(1 - \delta)(t + C)} \quad (3.18)$$

Puesto que

$$\begin{aligned} e^{-K(1 - \delta)(t + C)} &= e^{-Kt - KC + K\delta t + K\delta C} \\ &= e^{-CK(1 - \delta)} e^{-Kt(1 - \delta)} \end{aligned}$$

y también que $y = l^{1-\delta}$

entonces la ecuación 3.18 queda

$$l^{1-\delta} = E/K - \left(1/K\right) e^{-CK(1-\delta)} e^{-Kt(1-\delta)} \quad (3.19)$$

Si se evalúa la constante de integración C suponiendo que $l^{1-\delta} = 0$ cuando $t = t_0$, entonces

$$0 = E/K - \left(1/K\right) e^{-CK(1-\delta)} e^{-Kt_0(1-\delta)}$$

$$E = e^{-CK(1-\delta)} e^{-Kt_0(1-\delta)}$$

$$e^{-CK(1-\delta)} = E e^{Kt_0(1-\delta)}$$

reemplazando este valor en 3.19

$$l^{1-\delta} = E/K - \left(E/K\right) e^{Kt_0(1-\delta)} e^{-Kt(1-\delta)}$$

$$l^{1-\delta} = E/K \left(1 - e^{-K(t-t_0)(1-\delta)}\right)$$

Además a medida que $t \rightarrow \infty$, $l_t^{1-\delta} \rightarrow L_\infty^{1-\delta}$ de donde $L_\infty^{1-\delta} = E/K$
de esta forma

$$\boxed{l_t^{1-\delta} = L_\infty^{1-\delta} \left(1 - e^{-K(t-t_0)(1-\delta)}\right)} \quad (3.20)$$

Esta última ecuación representa la función de crecimiento generalizada.

Si la constante de integración C de la ecuación 3.19 se evalúa en $t=0$ cuando $l^{1-\delta} = l_0^{1-\delta}$ entonces se obtendría en forma similar a la ecuación 3.10 que.

$$l_t^{1-\delta} = L_\infty^{1-\delta} - \left(L_\infty^{1-\delta} - l_0^{1-\delta} \right) e^{-K(1-\delta)t} \quad (3.21)$$

Esta forma de la función generalizada de crecimiento es la desarrollada por Chapman (op. cit.).

Si la ecuación diferencial inicial expresada por 3.14 se integra como una ecuación en w pero en esta ocasión realizando la sustitución $y=w^{1-m}$ y procediendo con la integración de la misma forma que anteriormente, se llega a las funciones de crecimiento generalizadas relacionadas con el peso.

$$w_t = \left[W_\infty^{1-m} \left(1 - e^{-K(t-t_0)(1-m)} \right) \right] \frac{1}{1-m} \quad (3.22)$$

Y

$$w_t = \left[W_\infty^{1-m} - \left(W_\infty^{1-m} - w_0^{1-m} \right) e^{-K(1-m)t} \right] \frac{1}{1-m} \quad (3.23)$$

Las ecuaciones generales de crecimiento, tanto en longitud como en peso, toman evidentemente formas particulares para diferentes valores de δ y m .

Así para $m = 2/3$ la ecuación 3.22 en peso se transforma en

$$w_t = W_\infty \left(1 - e^{-k/3 (t - t_0)} \right)^3$$

si se hace $K = k/3$, se tiene

$$w_t = W_\infty \left(1 - e^{-K(t - t_0)} \right)^3$$

la cual es la ecuación estándar de crecimiento en peso de von Bertalanffy como se da en 3.13

para $\delta = 2$ la ecuación generalizada 3.20 queda

$$\frac{1}{l_t} = \frac{1}{L_\infty} \left(1 - e^{-K(t - t_0)} \right)$$

$$l_t = \frac{L_\infty}{1 - e^{-Kt} e^{-Kt_0}}$$

si se hace $A = e^{-Kt_0}$ se tiene

$$l_t = \frac{L_\infty}{1 - A e^{-Kt}}$$

Esta última ecuación representa a la función logística de crecimiento.

Para un valor de m similar al de δ utilizado anteriormente en la ecuación 3.22 se tiene

$$w_t = W_\infty \left(1 - e^{-K(t-t_0)} \right)^{-1}$$

o lo que es lo mismo

$$w_t = \frac{W_\infty}{1 - B e^{-K t}} \quad \text{donde } B = e^{-K t_0}$$

la cual se denomina como la función autocatalítica (también logística) de crecimiento en peso.

Para $\delta = 0$ la ecuación 3.20 queda como

$$l_t = L_\infty \left(1 - e^{-K(t-t_0)} \right)$$

que es la ecuación estándar de crecimiento en longitud de von Bertalanffy.

La ecuación 3.22 para $m = 0$ genera

$$w_t = W_\infty \left(1 - e^{-K(t-t_0)} \right)$$

a la cual se le denomina curva monomolecular de crecimiento debido a que esta forma fue utilizada primeramente en la teoría de reacciones monomoleculares en química.

Para $m \neq 1$ la ecuación 3.23 se escribe

$$w_t^{1-m} = W_\infty^{1-m} - \left(W_\infty^{1-m} - W_0^{1-m} \right) e^{-K(1-m)t} \quad (3.24)$$

si se hace $W_\infty^{1-m} = A$; $W_\infty^{1-m} - W_0^{1-m} = B$

y $-K(1-m)=k$, se tendrá que la ecuación 3.24 queda como

$$w_t^{1-m} = A e^{-kt} - B e^{-kt} \quad (3.25)$$

Tomando la derivada de 3.25 con respecto a "t" se tiene

$$(1-m)w_t^{-m} \frac{dw_t}{dt} = k B e^{-kt} \quad (3.26)$$

Desde la ecuación 3.25 se tiene que

$$B e^{-kt} = A w_t^{1-m} - w_t^{1-m}$$

relación que se sustituye en 3.26 quedando

$$(1-m) w_t^{-m} \frac{dw_t}{dt} = k \left(A w_t^{1-m} - w_t^{1-m} \right)$$

Dividiendo ambos términos de esta última expresión por $(1-m) w_t^{-m}$ y reemplazando por el valor de A^{1-m}

$$\frac{dw_t}{dt} = \frac{k w_t^m}{1-m} \left(w_\infty^{1-m} - w_t^{1-m} \right)$$

Multiplicando y dividiendo el segundo término de la expresión por w_t^{1-m}

$$\frac{dw_t}{dt} = \frac{k w_t^m}{1-m} \left(w_\infty^{1-m} - w_t^{1-m} \right) \left(\frac{w_t^{1-m}}{w_t^{1-m}} \right)$$

$$\frac{dw_t}{dt} = \frac{k w_t}{1-m} \left[\left(\frac{w_\infty}{w_t} \right)^{1-m} - 1 \right] \quad (3.27)$$

Enseguida se toma el límite de $\frac{\left(\frac{W_\infty}{w_t}\right)^{1-m} - 1}{1 - m}$

a medida que $m \rightarrow 1$

Para ello se aplica la regla de l'Hôpital:
si se define "f" y "g" como funciones diferenciales de manera que

$$\lim_{x \rightarrow a} \frac{f'(x)}{g'(x)} = L$$

entonces

$$\lim_{x \rightarrow a} \frac{f(x)}{g(x)} = L$$

En el caso presente se desea

$$\lim_{m \rightarrow 1} \frac{\left(\frac{W_\infty}{w_t}\right)^{1-m} - 1}{1 - m} \quad (3.28)$$

se tiene que:

1. la derivada del numerador de 3.28 con respecto a m es, según la regla $\frac{d}{dx} a^u = a^u \ln a \frac{du}{dx}$, igual a:

$$\left(\frac{W_\infty}{w_t}\right)^{1-m} \ln\left(\frac{W_\infty}{w_t}\right) (-1) = f'(m)$$

2. la derivada del denominador con respecto a m es igual a: $-1 = g'(m)$.

De esta forma se tiene que

$$\lim_{m \rightarrow 1} \frac{f'(m)}{g'(m)} = \ln \left(\frac{W_\infty}{w_t} \right) = \lim_{m \rightarrow 1} \frac{\left(\frac{W_\infty}{w_t} \right)^{1-m} - 1}{1 - m}$$

Ahora la ecuación 3.27 se puede escribir en términos de este último límite.

$$\begin{aligned} \frac{dw_t}{dt} &= k w_t \ln \frac{W_\infty}{w_t} \\ &= k w_t (\ln W_\infty - \ln w_t) \end{aligned}$$

Resolviendo esta ecuación diferencial se tiene

$$\int \frac{dw_t}{w_t (\ln W_\infty - \ln w_t)} = k \int dt$$

$$-\ln (\ln W_\infty - \ln w_t) = k (t + C)$$

$$(\ln W_\infty - \ln w_t) = C' e^{-kt}$$

$$\text{donde } C' = e^{-kC}$$

$$\ln w_t = \ln W_\infty - C' e^{-kt} \quad (3.29)$$

Si se evalúa la constante de integración C' para $t=0$ desde la última expresión

$$C' = \ln \left(\frac{W_\infty}{W_0} \right)$$

tomando el antilogaritmo de la ecuación 3.29 queda

$$w_t = W_\infty e^{-C'e^{-kt}}$$

$$w_t = W_\infty e^{\ln\left(\frac{W_0}{W_\infty}\right) e^{-kt}}$$

Esta última ecuación corresponde a la curva de crecimiento de Gompertz.

En la figura 3.3.3 se muestra la familia de curvas generadas para varios valores de m .

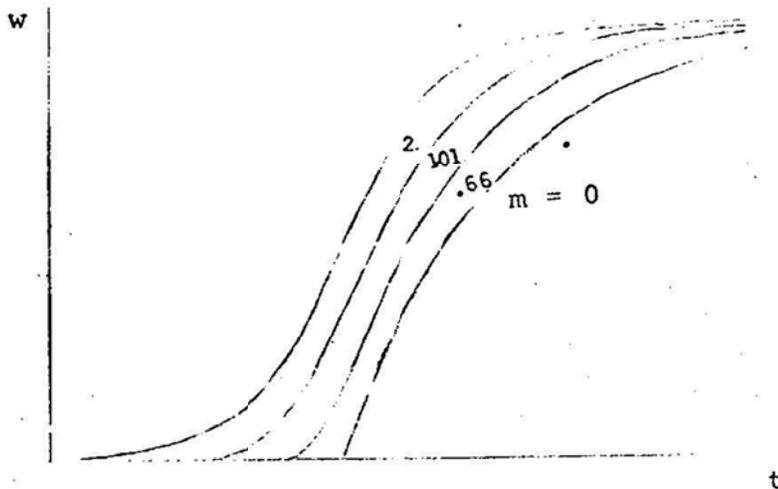


Figura 3.3.3. Gráfica de la ecuación generalizada 3.22 para valores de $m=0, .66, 1.01$ y 2 .

3.4 Determinación de los parámetros de las expresiones de crecimiento

Los procesos de determinación de los parámetros de las expresiones de crecimiento, consisten en ajustar dichas expresiones a los valores observados mediante una selección de parámetros los cuales hacen que la curva expresada por la función de crecimiento pase tan próxima como sea posible a la mayoría de los puntos.

3.4.1. Parámetros de la ecuación simple de von Bertalanffy

Existen varios procedimientos para la determinación de los parámetros L_{∞} , K y t_0 de la ecuación 3.9. Entre los autores que han contribuido con el desarrollo de dichos procedimientos están: Ford (1933), Walford (1946), Manzer y Taylor (1947), Beverton y Holt (1957), Gulland y Holt (1959), Tomlinson y Abramson (1961), Hancock (1965), Fabens (1965), Allen (1966), Campbell y Phillips (1972), Rafail (1973), López-Veiga (1979), etc.

En general todos los métodos de estimación de los parámetros L_{∞} , K y t_0 pueden dividirse en dos grandes categorías según se haga uso o no de criterios de optimización.

PROCEDIMIENTOS SIN CRITERIO DE OPTIMIZACION

3.4.1.1 Método de Ford-Walford

El Método consiste en graficar las longitudes medias, \bar{l} , correspondientes a las edades 1 a t en el eje de las X y las mismas longitudes, pero de las edades 2 a $t+1$ en el eje de las "y". En la mayoría de los casos la información graficada para intervalos constantes de tiempo, genera una línea recta. Donde esta recta corta a la línea de 45° (pendiente igual a 1) define el valor de L_{∞} , puesto que en este punto $l_t = l_{t+1}$ y bajo las suposiciones del modelo de crecimiento de von Bertalanffy, esto ocurre cuando la curva ha alcanzado la asíntota en el infinito.

En este caso $l_t = l_{t+1} = L_\infty$. (Figura 3.4.1)

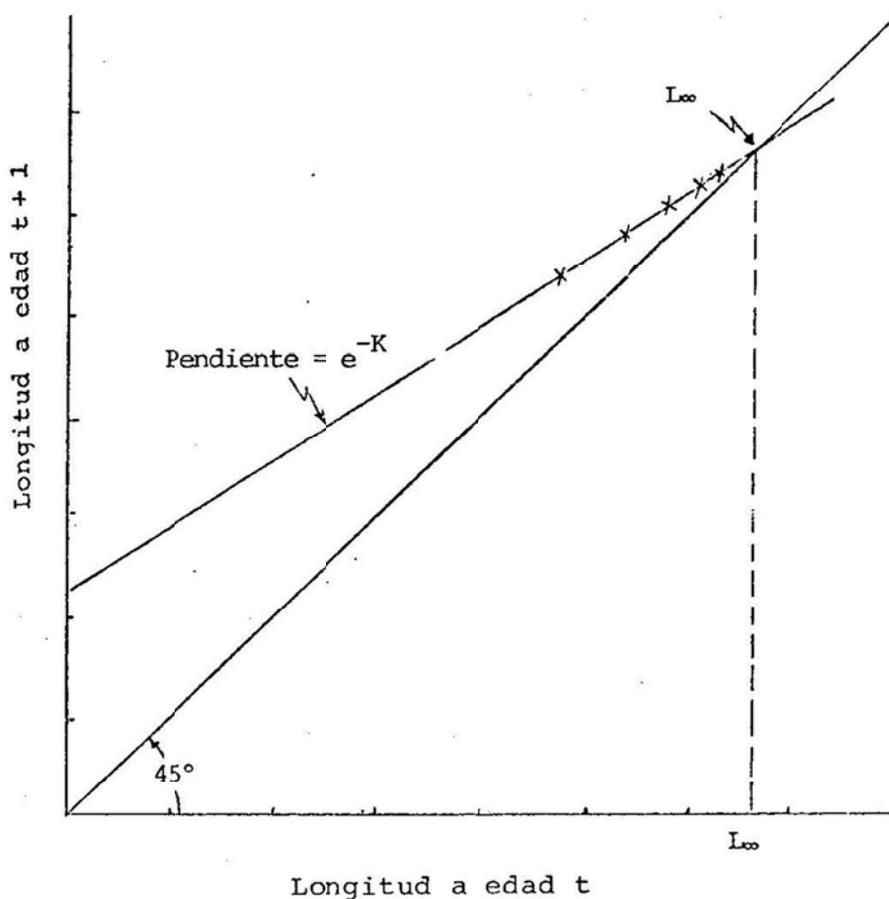


Figura 3.4.1. Gráfica de Walford.

En forma analítica el procedimiento anterior consiste en obtener una transformación de la curva de crecimiento mediante la diferencia de longitudes que corresponda a los tiempos $t+1$ y t .

Así para intervalos de tiempo constantes (= un año) se tiene:

$$\begin{aligned}
 l_{t+1} - l_t &= L_\infty \left(1 - e^{-K(t+1-t_0)} \right) - L_\infty \left(1 - e^{-K(t-t_0)} \right) \\
 &= L_\infty \left(e^{-K(t-t_0)} - e^{-K(t+1-t_0)} \right) \\
 &= L_\infty \left(e^{-Kt} e^{+Kt_0} - e^{-Kt} e^{-K} e^{+Kt_0} \right) \\
 &= L_\infty e^{-Kt} e^{+Kt_0} \left(1 - e^{-K} \right) \\
 l_{t+1} - l_t &= L_\infty e^{-K(t-t_0)} \left(1 - e^{-K} \right)
 \end{aligned}$$

Sin embargo, desde la ecuación 3.9 se tiene que

$L_\infty e^{-K(t-t_0)} = L_\infty - l_t$ y que reemplazando en la ecuación anterior queda que

$$\begin{aligned}
 l_{t+1} - l_t &= (L_\infty - l_t) \left(1 - e^{-K} \right) \\
 l_{t+1} - l_t &= L_\infty - L_\infty e^{-K} - l_t + l_t e^{-K} \\
 l_{t+1} - l_t &= L_\infty \left(1 - e^{-K} \right) - l_t + l_t e^{-K} \tag{3.30}
 \end{aligned}$$

Así se tiene que

$$l_{t+1} = L_\infty \left(1 - e^{-K} \right) + e^{-K} l_t$$

la cual es una ecuación lineal con intercepto

$$A = L_\infty \left(1 - e^{-K} \right) \quad \text{y pendiente} \quad B = e^{-K} .$$

De esta forma la gráfica de l_{t+1} contra l_t , como en la gráfica de Ford-Walford, se presenta como una ecuación

cuyos parámetros pueden estimarse por mínimos cuadrados. Los valores de los parámetros de la ecuación de crecimiento se estiman como

$$K = - \ln B$$

$$L_{\infty} = \frac{A}{1 - B}$$

Si en la ecuación 3.30 se factoriza l_t en el término de la derecha ésta quedará

$$l_{t+1} - l_t = L_{\infty} (1 - e^{-K}) - (1 - e^{-K}) l_t$$

Si se define $l_{t+1} - l_t = \Delta l_t$, esto es el incremento en tamaño ocurrido durante el período $(t+1) - t$, se tendrá otra relación lineal obtenida de la gráfica de los puntos Δl_t contra l_t (Figura 3.4.2). La ecuación será, como se indica más arriba,

$$\Delta l_t = L_{\infty} (1 - e^{-K}) - (1 - e^{-K}) l_t$$

en donde el intercepto $A = L_{\infty} (1 - e^{-K})$ y la pendiente $B = - (1 - e^{-K})$.

De estas relaciones se tiene que

$$e^{-K} = B + 1$$

$$K = \ln (B + 1)$$

y que $L_{\infty} = A / - B$

A y B, de la misma manera que anteriormente, se estiman por el procedimiento de mínimos cuadrados.

Este método que es una variante de aquel de Ford-Walford fue propuesto por Gulland (1964).

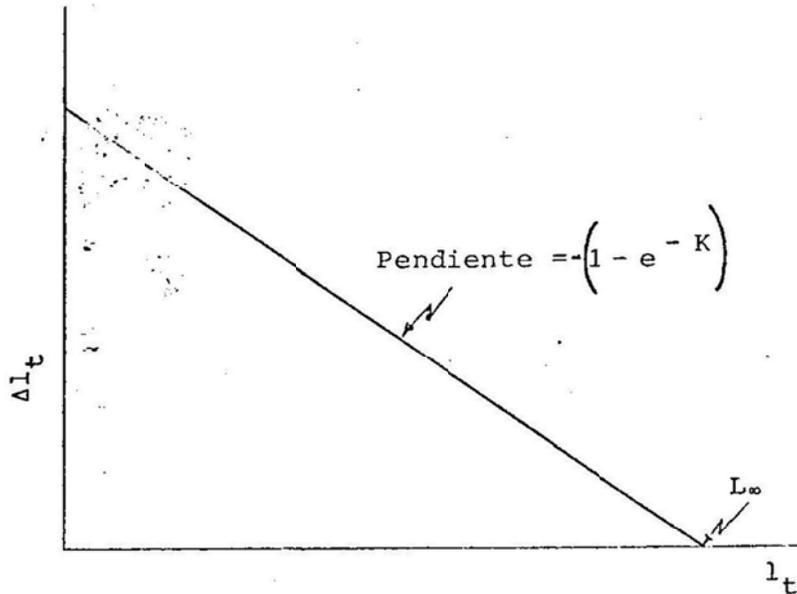


Figura 3.4.2. Variante del método de Ford-Walford.
(Gulland, 1964).

Una deficiencia de este método, es la autocorrelación que pueda existir entre Δl_t y l_t puesto que dicha longitud a edad t , se encuentra tanto en la variable independiente (l_t) como en la dependiente ($\Delta l_t = l_{t+1} - l_t$).

El valor del parámetro t_0 se estima indirectamente una vez estimados L_∞ y K , desde la ecuación de crecimiento. Para ello se tiene que.

$$l_t = L_\infty \left(1 - e^{-K(t-t_0)} \right)$$

$$1 - \frac{l_t}{L_\infty} = e^{-K(t-t_0)}$$

$$\ln \left(\frac{L_{\infty} - l_t}{L_{\infty}} \right) = -K (t - t_0)$$

$$\frac{1}{K} \ln \left(\frac{L_{\infty} - l_t}{L_{\infty}} \right) = -t + t_0$$

$$t_0 = t + \frac{1}{K} \ln \left(\frac{L_{\infty} - l_t}{L_{\infty}} \right)$$

De esta forma para cada par de valores de t y l_t se podrá obtener un estimado de t_0 . Gulland (1969) recomienda utilizar pares de t y l_t para las edades más jóvenes completamente reclutadas y enseguida sacar un valor promedio \bar{t}_0 de los valores de t_0 estimados para esas edades.

Otra manera de estimar t_0 como anteriormente, pero realizando una ponderación del promedio con el fin de reducir los errores de variación en los extremos de la curva. De esta forma el promedio ponderado de t_0 será

$$t_0 = \frac{\sum_t \left(t + \frac{1}{K} \ln \left(\frac{L_{\infty} - l_t}{L_{\infty}} \right) \right) (L_{\infty} - l_t)}{\sum_t (L_{\infty} - l_t)}$$

3.4.1.2 Método de Beverton y Holt

Este método se utiliza para estimar K y t_0 dado un estimado de L_{∞} .

Así si se conoce L_{∞} por alguno de los métodos de estimación anteriores se tiene que la ecuación 3.9 puede transformarse como sigue

$$l_t = L_\infty \left(1 - e^{-K(t-t_0)} \right)$$

$$1 - \frac{l_t}{L_\infty} = e^{-K(t-t_0)}$$

$$\ln \left(1 - \frac{l_t}{L_\infty} \right) = Kt_0 - Kt$$

Esta última ecuación es similar a una de regresión lineal en que

$$Y = \ln \left(1 - \frac{l_t}{L_\infty} \right) \quad y = \ln \left(1 - \frac{l_t}{L_\infty} \right)$$

y $X = t$ (Figura 3.4.3). El intercepto está dado por $A = Kt_0$ y la pendiente $B = -K$. De estas relaciones se estima t_0 como

$$Kt_0 = A \quad y \quad t_0 = \frac{A}{K}$$

$$t_0 = A / -B$$

$$B = -K$$

Según función:

$$t_0 = \frac{A}{-B} = \frac{Kt_0}{-(-K)}$$

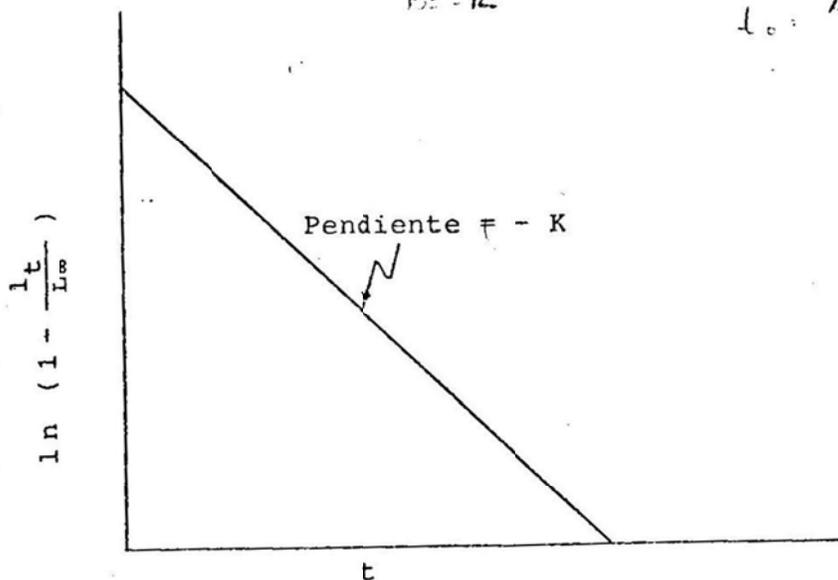


Figura 3.4.3. Gráfica del método de Beverton y Holt.

4.4.1.3 Método de Gulland y Holt

Este método de ajuste de una curva de crecimiento es apto para información proveniente de marcajes con recapturas a intervalos de tiempo variables.

Normalmente peces, crustáceos o moluscos que han sido marcados y liberados, pueden ser recapturados en períodos variables de tiempo. El método utilizado en este caso fue desarrollado por Gulland y Holt (1959)

La longitud medida al tiempo de marcaje de un individuo, l_t , se expresa de la forma usual

$$l_t = L_{\infty} \left(1 - e^{-K(t-t_0)} \right)$$

Después de un intervalo variable de tiempo a , el mismo individuo es recapturado teniendo una longitud l_{t+a} , que se expresa como

$$l_{t+a} = L_{\infty} \left(1 - e^{-K(t+a-t_0)} \right)$$

El incremento en longitud experimentado durante el intervalo de tiempo "a" será

$$l_{t+a} - l_t = L_{\infty} \left(1 - e^{-K(t+a-t_0)} \right) - L_{\infty} \left(1 - e^{-K(t-t_0)} \right)$$

Ordenando los términos de la expresión anterior, ésta queda:

$$\begin{aligned} l_{t+a} - l_t &= L_{\infty} \left(e^{-K(t-t_0)} - e^{-K(t-t_0)} e^{-Ka} \right) \\ &= L_{\infty} e^{-K(t-t_0)} \left(1 - e^{-Ka} \right) \end{aligned}$$

Puesto que los incrementos en tamaño $\left(l_{t+a} - l_t \right)$ son

función del período de tiempo "a" que los individuos marcados permanecieron en libertad, entonces para lograr que los incrementos sean comparables, éstos deberán estandarizarse en términos de incremento por unidad de tiempo, a los cuales se les definirá como "y".

Esto es:

$$y = \frac{l_{t+a} - l_t}{a} = \frac{L_{\infty} e^{-K(t-t_0)} (1 - e^{-Ka})}{a} \quad (3.31)$$

Por otra parte, la longitud promedio que alcanza un individuo marcado durante el tiempo "a" y que se definirá como "x" será:

$$\begin{aligned} x &= \frac{l_{t+a} + l_t}{2} = \frac{L_{\infty} (1 - e^{-K(t-t_0)} e^{-Ka}) + L_{\infty} (1 - e^{-K(t-t_0)})}{2} \\ &= \frac{L_{\infty}}{2} (1 - e^{-K(t-t_0)} e^{-Ka} + 1 - e^{-K(t-t_0)}) \\ &= \frac{L_{\infty}}{2} (2 - e^{-K(t-t_0)} (1 + e^{-Ka})) \\ &= L_{\infty} - \frac{L_{\infty}}{2} e^{-K(t-t_0)} (1 + e^{-Ka}) \end{aligned}$$

De donde:

$$L_{\infty} e^{-K(t-t_0)} = \frac{2(L_{\infty} - x)}{1 + e^{-Ka}}$$

Si se sustituye el valor $\frac{2(L_{\infty} - x)}{1 + e^{-Ka}}$ recién encontrado por

el valor $L_{\infty} e^{-K(t-t_0)}$ de la ecuación de "y" anterior (ecuación 3.31), se tendrá que:

$$y = (L_{\infty} - x) \cdot \frac{2}{a} \cdot \frac{(1 - e^{-Ka})}{(1 + e^{-Ka})}$$

Si se define que $b = \frac{1}{2} Ka$, entonces

$$y = (L_{\infty} - x) \frac{K}{b} \frac{(1 - e^{-2b})}{(1 + e^{-2b})} \quad (3.32)$$

puesto que $\frac{2}{a} = \frac{K}{b}$ y $Ka = 2b$ según la definición de b.

Por otro lado, la tangente hiperbólica (tanh) de un valor b cualquiera, se define como:

$$\tanh b = \frac{e^b - e^{-b}}{e^b + e^{-b}}$$

y si se factoriza e^b en la relación anterior, queda que:

$$\tanh b = \frac{e^b (1 - e^{-2b})}{e^b (1 + e^{-2b})} = \frac{(1 - e^{-2b})}{(1 + e^{-2b})}$$

De esta forma reemplazando $\frac{(1 - e^{-2b})}{(1 + e^{-2b})}$ por $\tanh b$ en la

ecuación 3.32 de más arriba queda:

$$y = (L_{\infty} K - Kx) \frac{\tanh b}{b}$$

o

$$y \frac{b}{\tanh b} = L_{\infty} K - Kx$$
$$y' = A - Bx$$

Esta es una ecuación de una línea recta con pendiente $B = -K$ e intercepto $A = L_{\infty} K$. Sin embargo, y' por contener valores de b que a su vez son función de "K" ($b = 1/2 Ka$), no es posible obtener una solución explícita de la ecuación de la recta. Para ello es necesario realizar un proceso de iteración mediante el uso de valores sucesivos de K , hasta que la convergencia de dichos valores no muestre cambios significativos entre ellos.

El proceso iterativo consiste en estimar un primer valor de $K (=K_1)$ mediante una regresión de $y = \frac{l_{t+a} - l_t}{a}$ so-

bre $x = \frac{l_{t+a} + l_t}{2}$. Con el valor así estimado de K_1 , se calcula el término $\frac{b_1}{\tanh b_1}$ de y' para cada elemento

de información (individuos recapturados y medidos).

Con los nuevos valores de y' y x se realiza una nueva regresión para obtener un segundo valor de $K (=K_2)$ con el cual se calculan nuevos valores del término:

$$\frac{b_2}{\tanh b_2}$$

con el cual se obtiene una nueva serie de información. Este proceso continúa hasta que los valores de K estimados en regresiones sucesivas no difieran significativamente entre sí.

3.4.1.4 Método de tasas de crecimiento

Como se vio en la sección anterior (página 44) la tasa de crecimiento es directamente proporcional a la longitud del organismo y se representa por

$$\begin{aligned}\frac{dl}{dt} &= K (L_{\infty} - l_t) \\ \frac{dl}{dt} &= K L_{\infty} - K l_t\end{aligned}\tag{3.33}$$

NOTA: para igualdad con la ecuación de la página 44 aquí se hace $H = K L_{\infty}$.

Así si se tiene información sobre crecimiento a cortos intervalos, como puede ser en el caso de marcajes, la tasa instantánea de crecimiento representada por la diferencial dl/dt , se puede sustituir por $\Delta l_t / \Delta t$ donde

$$\Delta l_t = l_{t+a} - l_t$$

$$\Delta t = a$$

Aquí \underline{a} representa a un corto intervalo de tiempo.

Por otra parte l_t de la ecuación diferencial 3.33 se toma como un valor promedio cuando se utiliza la sustitución $\Delta l_t / \Delta t$. Este valor promedio está dado como

$$\bar{l}_t = \frac{l_t + l_{t+a}}{2}$$

De esta manera la gráfica de los valores de $\Delta l_t / \Delta t$ contra l_t será una línea recta con pendiente $B = -K$ y un intercepto $A = K L_{\infty}$ de donde $L_{\infty} = A / -B$. También donde la recta corte el eje de abscisas será un valor estimado de L_{∞} (Figura 3.4.5).

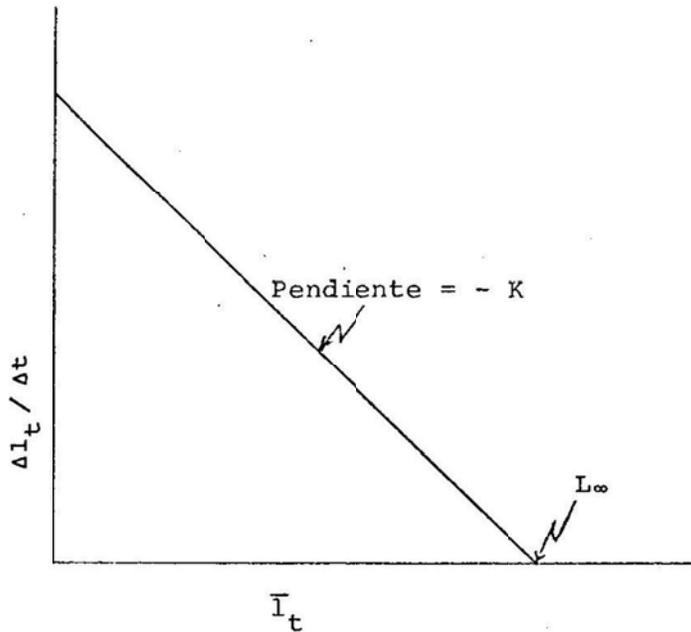


Figura 3.4.5. Gráfica de tasas de crecimiento

1.5. Método de López-Veiga

Se ha determinado que en especies de corta vida, el ajuste de la curva de crecimiento de von Bertalanffy genera parámetros que no están de acuerdo con la realidad, especialmente to el cual normalmente resulta con valores altamente negativos con lo cual se tienen valores subestimados de K los cuales no tienen así ningún significado biológico. Esto se debe a que los individuos de estas especies tienen una alta tasa de crecimiento durante su primer año de vida y por lo tanto alcanzando un alto porcentaje de su tamaño máximo (L_∞) durante este período. De esta forma la gráfica de tamaños contra edades a partir de individuos de edad 1 casi no presenta curvatura proyectando así la curva estimada hacia altos valores negativos de t_0 .

López-Veiga (1979) propone un procedimiento de estimación de parámetros para situaciones como las que se describen más arriba.

La ecuación 3.9 puede ser modificada de la forma que sigue:

$$l_t = L_\infty \left(1 - e^{-K(t-t_0)} \right)$$

$$l_t = L_\infty - L_\infty e^{-K(t-t_0)}$$

$$l_t - L_\infty = -L_\infty e^{-K(t-t_0)}$$

$$L_\infty - l_t = L_\infty e^{-K(t-t_0)}$$

y que aplicando logaritmos da

$$\ln(L_\infty - l_t) = \ln L_\infty + Kt_0 - Kt \quad (3.34)$$

Para $t=0$ se tendrá que $l_t = l_0$, por lo que la ecuación anterior queda como:

$$\ln(L_\infty - l_0) = \ln L_\infty + Kt_0 \quad (3.35)$$

Para $t = t_1$

$$\ln(L_\infty - l_{t_1}) = \ln L_\infty + Kt_0 - Kt_1 \quad (3.36)$$

Para $t = t_1 + N$

$$\ln(L_\infty - l_{t_1+N}) = \ln L_\infty + Kt_0 - K(t_1 + N) \quad (3.37)$$

Si se resta 3.36 de 3.35 queda que

$$\ln(L_\infty - l_0) - \ln(L_\infty - l_{t_1}) = Kt_1 \quad (3.38)$$

Restando 3.37 de 3.36

$$\begin{aligned} \ln(L_\infty - l_{t_1}) - \ln(L_\infty - l_{t_1+N}) &= Kt_1 - K(t_1 + N) \\ &= K(t_1 + N - t_1) \\ &= KN \end{aligned} \quad (3.39)$$

Dividiendo 3.38 por 3.39

$$\frac{\ln (L_{\infty} - l_0) - \ln (L_{\infty} - l_{t_1})}{\ln (L_{\infty} - l_{t_1}) - \ln (L_{\infty} - l_{t_1 + N})} = \frac{Kt_1}{KN} = \frac{t_1}{N}$$

$$\ln (L_{\infty} - l_0) - \ln (L_{\infty} - l_{t_1}) = \frac{t_1}{N} \left[\ln (L_{\infty} - l_{t_1 + N}) \right]$$

$$\ln \left(\frac{L_{\infty} - l_0}{L_{\infty} - l_{t_1}} \right) = \frac{t_1}{N} \ln \left(\frac{L_{\infty} - l_{t_1}}{L_{\infty} - l_{t_1 + N}} \right)$$

El antilogaritmo de la expresión anterior da

$$\frac{L_{\infty} - l_0}{L_{\infty} - l_{t_1}} = \left(\frac{L_{\infty} - l_{t_1}}{L_{\infty} - l_{t_1 + N}} \right)^{\frac{t_1}{N}} \quad (3.40)$$

la que puede resolverse por iteración. También si l_{t_1} y

$l_{t_1 + N}$ son tales que $t_1/N = 1$, lo cual ocurre cuando

$(t_1 + N) = 2t_1$ entonces se tendrá que 3.40 queda como:

$$\frac{L_{\infty} - l_0}{L_{\infty} - l_{t_1}} = \frac{L_{\infty} - l_{t_1}}{L_{\infty} - l_{t_1 + N}}$$

$$(L_{\infty} - l_0) (L_{\infty} - l_{t_1 + N}) = (L_{\infty} - l_{t_1})^2$$

Si $l_{t_1 + N}$ se define como l_{t_2} y resolviendo los productos se tiene

$$L_{\infty}^2 - L_{\infty} l_{t_2} - L_{\infty} l_0 + l_0 l_{t_2} = L_{\infty}^2 - 2L_{\infty} l_{t_1} + l_{t_1}^2$$

Factorizando L_{∞}

$$L_{\infty} (2 l_{t_1} - l_{t_2} - l_0) = l_{t_1}^2 - l_0 l_{t_2}$$

De donde

$$L_{\infty} = \frac{l_{t_1}^2 - l_0 l_{t_2}}{2 l_{t_1} - l_{t_2} - l_0}$$

Desde la ecuación 3.38 se tiene que

$$K = \frac{\ln \left(\frac{L_{\infty} - l_0}{L_{\infty} - l_{t_1}} \right)}{t_1}$$

Desde la ecuación 3.35 se tiene que

$$t_0 = \ln \left(\frac{L_{\infty} - l_0}{L_{\infty}} \right) / K$$

PROCEDIMIENTOS CON CRITERIO DE OPTIMIZACION

Los métodos que se encuentran en esta categoría hacen uso de técnicas de optimización en la estimación de los parámetros de la ecuación de crecimiento. Dichos procesos de optimización consisten en cumplir con una serie de condiciones, ya sea de minimización de errores entre los ----

valores observados y los estimados sobre la curva (mínimos cuadrados) o la maximización de la probabilidad que la curva estimada sea la que mejor represente a la muestra de valores observados (máximo verosímil).

Entre estos métodos se encuentran los de Stevens (1951), Tomlinson y Abramson (1961) Fabens (1965) y Allen (1966).

3.4.1.6 Método de Tomlinson y Abramson

Estos autores dan un procedimiento iterativo para obtener estimados mínimo cuadráticos de L_{∞} , K y t_0 de la ecuación 3.9, cuando existe un número igual de longitudes para cada grupo de edad. Dicho método se basa en los procedimientos de Pimentel-Gomes y Malavolta (1949), Stevens (op. cit) y Pimentel-Gomes (1953). Para los casos usuales en que el número de longitudes por clase de edad sean desiguales, los autores sugieren ya sea la elección al azar de una submuestra de igual tamaño, o alternativamente, un procedimiento de mínimos cuadrados con ponderación por número de observaciones en cada clase de edad. Abramson (1965, 1971) desarrolló un programa de computación (BGC2) basándose en este método para la estimación de los parámetros de la ecuación simple de crecimiento.

El procedimiento de estimación impone la condición que la expresión

$$Q = \sum_t w_t \left(\bar{l}_t - L_{\infty} \left(1 - e^{-K(t-t_0)} \right) \right)^2$$

sea minimizada. En ésta "t" representa edades y w_t es un factor de ponderación en función de la frecuencia de observaciones de cada clase de edad "t".

3.4.2 Parámetros de la ecuación generalizada de von Bertalanffy

La ecuación generalizada de crecimiento 3.20 cuenta con cuatro parámetros, L_{∞} , K , t_0 , y δ por lo que los procedimientos de estimación de los mismos son más complejos.

Los métodos utilizados han sido descritos por Richards (op. cit.), Taylor (op. cit), Southward y Chapman (1965) y Pienaar y Thompson (1973).

3.4.2.1. Método de Pienaar y Thompson

La ecuación 3.20 puede también escribirse como

$$l_t = \left[L_\infty^{1-\delta} \left(1 - e^{-K(t-t_0)(1-\delta)} \right) \right]^{\frac{1}{1-\delta}}$$

para la cual se define la función verosímil

$$L(\underline{\theta}) = C \left\{ \sum_t \left(l_t - \left[L_\infty^{1-\delta} \left(1 - e^{-K(t-t_0)(1-\delta)} \right) \right]^{\frac{1}{1-\delta}} \right)^2 \right\}^{-n/2}$$

donde $\underline{\theta} = [L_\infty, K, t_0, \delta]$ es un punto en el espacio parametral de 4 dimensiones, C es una constante que no incluye a los parámetros y $t=1, 2, \dots, n$.

El estimado máximo verosímil $\hat{\underline{\theta}}$ se obtiene mediante la solución del sistema de ecuaciones no lineales

$$\sum_t \left[t_t - f(t, \hat{\underline{\theta}}) \right] \left[\frac{\partial f(t, \hat{\underline{\theta}})}{\partial \hat{\theta}_r} \right] = 0$$

donde $r=1, 2, 3, 4$.

Luego un procedimiento iterativo denominado como el método de linearización (Draper y Smith, 1966) se usa para resolver las ecuaciones anteriores para $\hat{\underline{\theta}}$.

El procedimiento anterior se encuentra en el programa de computación WVONB de los mismos autores.

3.5 Relación talla-peso

En los estudios de crecimiento la función que relaciona el peso con la talla de los individuos de una especie, tiene una importancia fundamental puesto que, primeramente, sirve como un mecanismo de transformación de los modelos de crecimiento en longitud a modelos de crecimiento en peso, como se viera en las secciones anteriores. En segundo término, y mucho más importante aún, esta función permite determinar los estados de condición fisiológica de un efectivo, ya sea a través de diferentes épocas del año como así también a través de diferentes etapas del ciclo vital.

La función que relaciona talla con peso es una de tipo exponencial de forma

$$w = q l^b$$

en donde q es una constante de proporcionalidad y b es el exponente que para el caso de su igual a 3 se dice que el crecimiento es isométrico, ésto es que los individuos bajo este modelo crecen sin cambiar de forma. Sin embargo, el valor del exponente varía en general entre 2.4 y 3.3, para cualquier especie, debido precisamente a cambios de condición. Tales cambios pueden ser debidos por ejemplo, a aumento de peso durante la época de desove y pérdida repentina del mismo al tiempo inmediatamente después de la evacuación de los productos del desove. En este caso los valores de b cambiarán desde un máximo a un mínimo. Se puede apreciar entonces que el exponente refleja procesos dinámicos relacionados con alimentación, reproducción, migraciones, etc.

Los parámetros a y b de la relación se estiman normalmente mediante el ajuste de una línea de regresión a los datos previamente transformados logarítmicamente para lograr una linearización de la información. Para esto

$$w = q l^b$$

y que aplicando logaritmos queda

$$\log_{10} w = \log_{10} q + \log_{10} l$$

expresión que es equivalente a

$$y = A + BX$$

donde $y = \log_{10} w$, $X = \log_{10} l$. El intercepto $A = \log_{10} q$ y pendiente $B = b$, son estimados mediante el procedimiento de mínimos cuadrados y los parámetros de la función talla-peso estimados como $q = \text{antilog}_{10} A$ y $b = B$.

Puesto que durante diferentes épocas de la historia de vida de los individuos de una especie éstos están sujetos a diferentes condiciones, entonces se hace evidente que pueden existir expresiones talla-peso específicas para cada una de aquellas épocas y por lo tanto es necesario expresar claramente para qué rango de longitudes (edades) es válida la función.

4. ESTRUCTURAS POBLACIONALES, ABUNDANCIA Y MORTALIDADES

4.1 Clases anuales y sus abundancias

Una clase o generación anual o cohorte es un grupo de individuos que nacen desde una misma población o stock durante un período relativamente corto de tiempo y se identifican claramente en aquellas especies que se reproducen en forma discreta una sola vez al año. Para aquellas otras especies que se reproducen con igual intensidad y en forma continua durante todo el año es muy difícil o casi imposible poder distinguir cohortes. Entre estos extremos existen especies que desovan más de una vez al año en forma discreta y con diferentes intensidades, produciendo así más de una generación anual, las cuales pueden ser identificadas por —

diversos métodos entre los cuales el más común es aquél de análisis de la estructura de otolitos, especialmente en relación al tamaño del núcleo con referencia a la formación del primer anillo hialino.

De esta manera una población o un stock está formado por grupos de generaciones anuales o cohortes cuya composición de frecuencias de edades generan una estructura poblacional dada. El grado de complejidad de estas estructuras dependerá de la frecuencia e intensidad de los desoves como así también del éxito o supervivencia de los productos del desove.

La intensidad del reclutamiento (o incorporación de nuevos individuos a una población) no solamente está relacionado a la intensidad del desove o producción inicial de huevos sino que también es función de efectos denominados depensatorios y extrapensatorios. El primero de éstos obedece a procesos autorregulatorios que tienen relación inversa con la abundancia de los progenitores o desovantes y el segundo dice relación con aspectos más bien de orden ambientales y por lo tanto independientes de la densidad de los desovantes.

Dentro de los efectos depensatorios el más notable es el que dice relación con el canibalismo a altos niveles de abundancia de progenitores. De aquellos extrapensatorios, los más notables son temperatura, corrientes y efectos mecánicos debidos a tempestades.

Todos estos mecanismos que influyen en el reclutamiento de nuevos individuos serán tratados con mayor detalle en el capítulo respectivo. Se mencionan aquí con el objetivo de hacer notar que las estructuras poblacionales son cambiantes y esta situación crea estados altamente dinámicos y complejos que hace que los estudios poblacionales no siempre sean simples y directos mediante la aplicación de los modelos existentes.

4.2 Mortalidades

Comenzando con situaciones ideales y fijando ciertas variables como constantes se comenzará con el análisis de declinación en la abundancia de las clases anuales o cohortes, como consecuencia de las mortalidades.

Si se supone que el número de reclutas, N_0 , que se incorporan a una población es constante de año a año y que las causas que originan pérdidas por mortalidad son constantes a través del tiempo, se tiene que la fracción de individuos que sobreviven al final de un período de tiempo t es S , por lo tanto

$$S = 1 - a$$

en donde a es la fracción que desaparece de la población por cualquier causa de mortalidad.

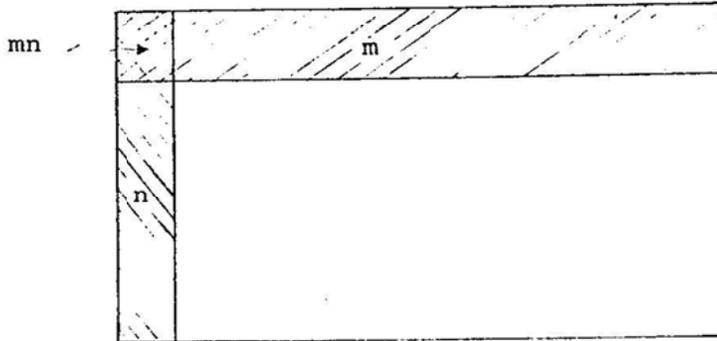
Si se designa como m la probabilidad que un individuo sufra mortalidad por pesca y como n la probabilidad de muerte por causas naturales, entonces la probabilidad a , que un individuo muera por cualquiera de las dos causas anteriores y siendo éstas mutuamente exclusivas (esto es no pudiendo suceder ambas a la vez), tenemos que:

- probabilidad que muera por pesca = m
- probabilidad que muera por causas naturales, no habiendo muerto por pesca = $(1 - m) n$

en donde $(1 - m)$ es la probabilidad de sobrevivir al proceso de captura.

De esta forma $a = m + (1 - m)n$, o lo que es lo mismo
 $a = m + n - mn$.

Gráficamente se explica como:



en donde el área total del rectángulo es igual a 1.

$$a = m + n - mn$$

$$S = 1 - a = 1 - m - n + mn$$

Así, si la probabilidad de muerte por pesca $m = 30\%$ en un año y la probabilidad de muerte por causas naturales $n = 20\%$ en un año, la probabilidad de muerte por cualquier causa de mortalidad, a , en un año será

$$a = .30 + .20 - .06 = .44$$

y la supervivencia anual será:

$$S = 1 - .44 = .56$$

Puesto en forma conceptual, si un individuo tiene 30% de probabilidad de ser capturado, tiene a su vez 70% de probabilidad de sobrevivir. Pero si sobrevive, tiene 20% de un 70% de probabilidad de morir por causas naturales. Esto es, un 14% del 100% original. Así la probabilidad total de mortalidad será $a = 30\% + 14\% = 44\%$ ó $.44$ como se obtuvo anteriormente.

En general, las fracciones m y n , componentes por causas de pesca y natural de la mortalidad total anual a , no son fáciles de calcular y en un sentido práctico no tienen mayor va lidez puesto que son productos terminales de un proceso y por lo tanto no permiten explicar el proceso de mortalidad o supervivencia de un cohorte durante cualquier instante de su

existencia. Es por este motivo que se prefieren las tasas instantáneas de mortalidades por pesca F y natural M . La supervivencia anual S se utiliza como artificio para la estimación de la tasa instantánea de mortalidad total Z como se verá más adelante.

En condiciones de equilibrio, esto es, cuando el número total de muertes es reemplazado por un número igual de reclutas y manteniendo las suposiciones básicas de reclutamiento y supervivencia constantes a través del tiempo, se tiene que la abundancia total en número de individuos de una población es igual a la suma de las abundancias de las diferentes clases anuales o cohortes presentes en un año dado en dicha población y también a la suma de las abundancias de una clase anual o cohorte en años sucesivos.

En estas condiciones se tiene que el número de individuos que sobreviven al final de un período t de tiempo es igual al número de individuos del mismo cohorte (x) que se encontraban presentes al comienzo del período, veces la fracción de supervivencia anual.

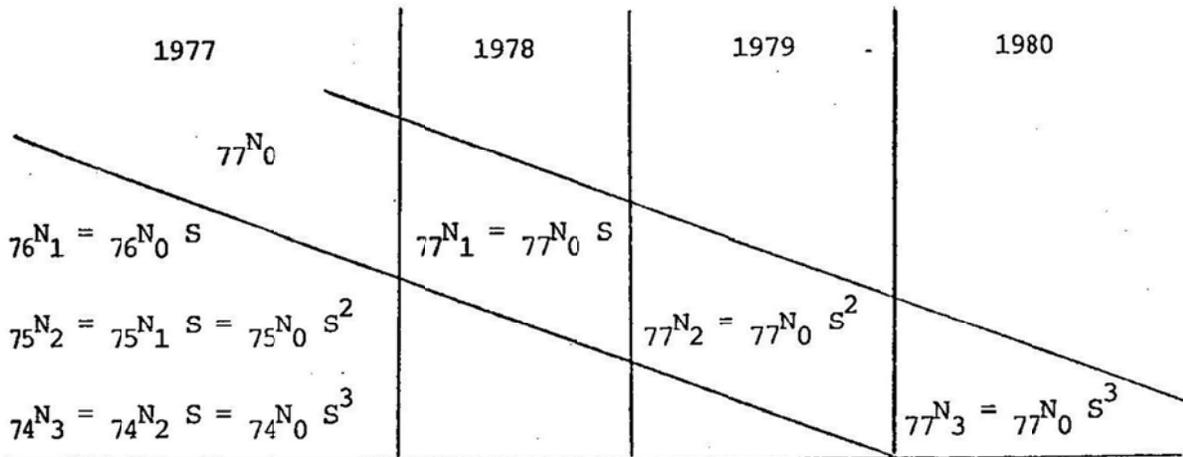
Esto es,

$$x^{N_t + 1} = x^{N_t} S \quad (4.1)$$

Por otra parte, el número total de muertes de un cohorte en el período está dado por:

$$D_t = a x^{N_t} = (1 - S) x^{N_t}$$

Una matriz de abundancia de varios cohortes en años sucesivos bajo las condiciones anteriores estaría representada como:



Bajo condiciones

Abundancia Total = Suma de abundancias de cohortes presentes en el año

Igual reclutamiento mortalidades constantes

Abundancia Total = Suma de abundancias de un cohorte en años sucesivos

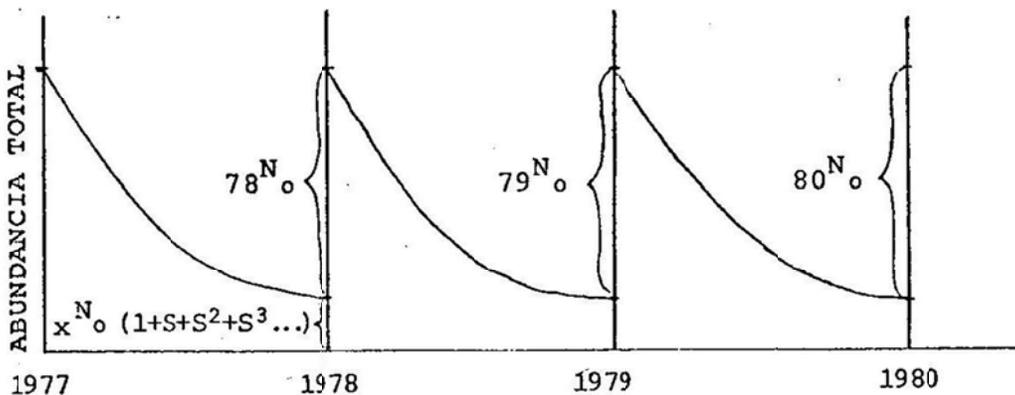
$$= 77N_0 + 76N_0 S + 75N_0 S^2 + 74N_0 S^3$$

$$= N_0 + 77N_0 S + 77N_0 S^2 + 77N_0 S^3$$

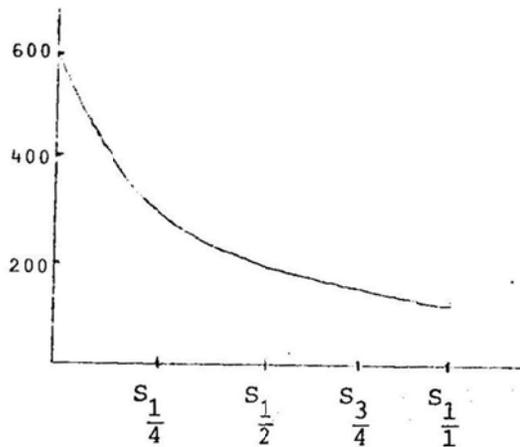
$$= x N_0 (1 + S + S^2 + S^3)$$

$$= 77N_0 (1 + S + S^2 + S^3)$$

Gráficamente el proceso anterior para una población de cohortes sería:



En la naturaleza se ha observado que las poblaciones disminuyen en abundancia de acuerdo a una forma exponencial, tal como representa en la figura anterior. Esto hace que la supervivencia anual S sólo sea aplicable al final de un período de tiempo. Si un período de tiempo es un año, se aprecia en la gráfica del ejemplo hipotético que sigue, que los valores de S en forma trimestral guardan una relación simple entre ellos.



$$S_{\frac{1}{4}} = \frac{300}{600} = .50 \quad S_{\frac{1}{2}} = \frac{200}{600} = .33 \quad S_{\frac{3}{4}} = \frac{150}{600} = .25 \quad S_1 = \frac{110}{600} = .18$$

Esto no ocurre con las tasas instantáneas las cuales son directamente proporcionales a la relación de cambio que existe en una población o cohorte en cualquier instante durante un período de tiempo.

La relación de cambio en la abundancia o tamaño de una población o un cohorte en cualquier instante es función del tamaño de la población en ese instante veces la tasa instantánea de mortalidad total que produce el cambio instantáneo. En términos matemáticos, esto se expresa por la ecuación diferencial:

$$\frac{dN}{dt} = - \lambda N$$

en donde $\frac{dN}{dt}$ = relación de cambio de N en un tiempo infinitesimal, dt

N = tamaño en número de individuos de un cohorte o una población

Z = tasa instantánea de mortalidad total

El signo negativo de la expresión indica que el proceso es decreciente con respecto a la abundancia.

La solución de la ecuación diferencial anterior es como sigue:

$$\frac{dN}{dt} = - ZN \quad (4.2)$$

arreglando los términos de la ecuación (4.2) queda que

$$\frac{dN}{N} = - Z dt$$

integrando dicha expresión

$$\int \frac{dN}{N} = - Z \int dt$$

lo que es igual a

$$\ln N_t = - Zt + C \quad (4.3)$$

Evaluando C de la ecuación anterior para $t = 0$ queda que

$$\ln N_0 = C$$

reemplazando el valor de C en la ecuación (4.3) y reorganizando, queda que

$$\ln N_t - \ln N_0 = - Zt$$

tomando antilogaritmos naturales

$$\frac{N_t}{N_0} = e^{-Zt}$$

por lo que $N_t = N_0 e^{-Zt}$

Si consideramos que $t=1$ año, entonces $N_1 = N_0 e^{-Z}$ y recordando que también $N_1 = N_0 S$, como se vio en (4.1), da como resultado que

$$N_0 e^{-Z} = N_0 S$$

y que dividiendo por N_0 da

$$S = e^{-Z} \tag{4.4}$$

o lo que es lo mismo

$$Z = -\ln S \tag{4.5}$$

Las ecuaciones (4.4 y 4.5) expresan la relación que existe entre la supervivencia anual, S , y la tasa instantánea de mortalidad total, Z .

La tasa instantánea de mortalidad total, Z , tiene dos componentes: la tasa instantánea de mortalidad por pesca, F , y la tasa instantánea de mortalidad natural, M . Así

$$Z = F + M$$

Los componentes instantáneos de la tasa instantánea de mortalidad total son directamente sumables a diferencia de los componentes m y n de la fracción de mortalidad total anual a , que como se vio anteriormente son mutuamente exclusivos.

Si se tiene que $S = e^{-Z}$ entonces

$$a = 1 - S = 1 - e^{-Z}$$

También $m = 1 - e^{-F}$

y $n = 1 - e^{-M}$

En resumen se puede definir:

- Tasa condicional de mortalidad por pesca o tasa anual de mortalidad por pesca (m) a la fracción de la abundancia inicial de un stock la cual será capturada durante el año (o temporada de pesca) si no existen otras causas de mortalidad.
- Tasa condicional de mortalidad natural o tasa anual de mortalidad natural (n) a la fracción de la abundancia inicial de un stock la cual morirá por causas ajenas a la explotación durante el año, esto si no existiera mortalidad por pesca (m).
- Tasa de mortalidad total anual (a) a la fracción del número inicial de individuos de un stock que mueren durante el año.
- Tasa de supervivencia (S) a la fracción de individuos que sobreviven después de un período ~~de tiempo~~ a partir de una abundancia inicial.
- Tasa instantánea de mortalidad por pesca (F) a la razón entre el número de muertes por pesca por unidad infenitesimal de tiempo y la abundancia de la población en ese mismo tiempo, teniendo en consideración que las tasas de mortalidad por pesca y naturales actúan concurrentemente puesto que son instantáneas.
- Tasa instantánea de mortalidad natural (M) a la tasa instantánea de mortalidad total (Z) multiplicada por la razón entre el número de muertes producidas por causas naturales y el total de muertes producidas por cualquiera causa.
- Tasa instantánea de mortalidad total (Z) a la razón entre el número total de individuos que mueren por unidad de tiempos infenitesimal y la abundancia de la población durante ese instante.

4.3 Métodos de estimación de mortalidades

Beverton y Gulland (1958) mencionan: "Se reconoce que cualquier modelo teórico debe ser una representación muy simplificada de la realidad y consecuentemente las conclusiones extraídas desde tales modelos son tratadas con debida precaución. Lo que a veces es menos obvio es que ciertos parámetros contenidos en el modelo son por sí mismos abstracciones, en el sentido que éstos no pueden ser medidos por observaciones directas, sino que deben ser estimados por medio de suposiciones similares a aquéllas sobre las cuales se basa el modelo mismo. De especial importancia en relación a esto son las tasas de mortalidad, puesto que éstas no pueden ser estimadas a no ser que se defina un modelo el cual represente lo que se piensa que son los procesos de mortalidad en la población y su dependencia sobre factores causales incluyendo en particular las actividades de la pesca.

El principal recurso de información sobre mortalidades en poblaciones explotadas de peces es la composición de tamaños y edades de la captura, y la manera en que estas propiedades varían con la magnitud y características de la actividad pesquera. En lo que se puede definir como la teoría simple de pesca, la estructura de la captura se toma como representativa de aquélla de la población y las tasas de mortalidad se suponen constantes con respecto a las edades. Estas suposiciones son inevitables si no existe información mediante la cual se pruebe que esto sea falso, como es el caso frecuente; y si estas suposiciones son reales entonces la estimación de mortalidades es directa".

En estas condiciones los métodos usuales de estimación de mortalidades se basan en mediciones indirectas de cambios de abundancias, ya sea de los grupos anuales que componen una población, o cambios en la población total.

4.3.1. Método de razón de abundancias de grupos de edades sucesivas

Este método supone que el reclutamiento de individuos a la población es constante de año a año y que la supervivencia, S , es constante para todas las edades a través del tiempo.

Bajo las suposiciones anteriores, se tiene que las diferencias de abundancia existentes durante un mismo período de tiempo entre dos clases anuales sucesivas son consecuencia del exceso de mortalidad sufrida por la clase anual $t+1$ con respecto a aquella t . Así el modelo básico de la fracción superviviente durante un período t de tiempo está dado desde 4.1 por

$$S = \frac{x^{N_{t+1}}}{x^{N_t}} \quad \text{o también} \quad \frac{x^{N_t}}{x-1^{N_t}} \quad (4.6)$$

donde N es el número de individuos de una clase anual, en una muestra representativa de la población.

La tasa instantánea de mortalidad total para el período de tiempos en cuestión es

$$Z = - \ln S$$

Los valores de N definidos en la relación de supervivencia pueden ser las capturas de las clases anuales respectivas ya que

$$C_t = E_t N_t$$

donde E_t se define como la tasa de explotación como se verá en 4.3.6.1. Y que de igual forma

$$C_{t+1} = E_{t+1} N_{t+1}$$

Puesto que bajo la suposición de supervivencia constante implica que las mortalidades son también constantes de año a año entonces por extensión la tasa de explotación debe permanecer constante, de forma tal que $E_t = E_{t+1}$. Así se tendrá que

$$\frac{C_{t+1}}{C_t} = \frac{E_{t+1} N_{t+1}}{E_t N_t} = \frac{N_{t+1}}{N_t} = S$$

la cual es una ecuación igual a (4.6)

El modelo no hace uso de toda la información puesto que es suficiente contar con sólo dos valores de captura provenientes de dos de los M posibles cohortes existentes en la población.

1.3.2. Método de Jackson

Jackson (1939) desarrolló un método mediante el cual se hace uso de un vector de observaciones de un grupo de animales a través del tiempo, en este caso las observaciones tienen referencia a las capturas en tiempos sucesivos de una clase anual, o bajo las suposiciones de equilibrio de la población (reclutamiento y mortalidades constantes), las capturas de las clases anuales durante un solo período de tiempo.

El modelo puede desarrollarse a partir de la ecuación de captura

$$C_t = E_t N_t$$

si se hace $N_t = N_0 S^t$

$$\text{entonces } C_t = E_t N_0 S^t \quad (4.7)$$

Si estas cantidades se suman para lograr un estimado de S que es promedio para todas las clases anuales, se tendrá que

$$S = \frac{C_{t+1} + C_{t+2} + \dots + C_{t+n}}{C_t + C_{t+1} + \dots + C_{t+n-1}} \quad (4.8)$$

Para probar esta igualdad se reemplazan los valores de C por su equivalente según la ecuación 4.7, quedando

$$S = \frac{E_{t+1} N_0 S^{t+1} + E_{t+2} N_0 S^{t+2} + \dots + E_{t+n} N_0 S^{t+n}}{E_t N_0 S^t + E_{t+1} N_0 S^{t+1} + \dots + E_{t+n-1} N_0 S^{t+n-1}}$$

Puesto que $E_t = E_{t+1} = \dots = E_{t+n}$ y haciendo $t=0$ se tiene que la ecuación anterior queda como

$$S = \frac{E N_0 S + E N_0 S^2 + \dots + E N_0 S^n}{E N_0 + E N_0 S + \dots + E N_0 S^{n-1}}$$

factorizando S en el numerador da que

$$S = \frac{S (E N_0 + E N_0 S + \dots + E N_0 S^{n-1})}{(E N_0 + E N_0 S + \dots + E N_0 S^{n-1})}$$

en cuyo caso los términos entre paréntesis del numerador y denominador se simplifican quedando $S = S$, con lo que se demuestra la igualdad de la ecuación 4.8, como un modelo de estimación de la supervivencia S.

Este método puede producir estimado de $S > 1$ cuando $S \leq 1$.

Una modificación del método anterior, denominados modificado de Jackson, está dado por la relación

$$S^2 = \frac{\sum_{j=2}^n C_{t+j}}{n-2} \cdot \frac{\sum_{j=0}^n C_{t+j}}{n-2}$$

de donde

$$S = \sqrt{\frac{\sum_{j=2}^n C_{t+j}}{n-2} \cdot \frac{\sum_{j=0}^n C_{t+j}}{n-2}}$$

Según Robson y Chapman (1961) los métodos 4.3.1 y 4.3.2, incluyendo la modificación, generan estimados con un sesgo ligeramente positivo.

4.3.3. Método de Heinke

Heinke (1913) desarrolló un método insesgado para la estimación de S . El método se basa en otro atributo de una población en equilibrio y éste es que el reclutamiento anual iguala al número de individuos que desaparecen por causas de mortalidad de forma que se mantenga el equilibrio poblacional. En este caso

$$N_0 = n a$$

donde N_0 = número de reclutas

$$n = \sum_{t=0}^n N_t = \text{suma de todos los individuos de la población (= abundancia total)}$$

a = mortalidad total

Si se reemplaza $a = 1 - S$ en la ecuación anterior, queda que

$$N_0 = n (1 - S)$$

de donde

$$S = 1 - \frac{N_0}{n}$$

o lo que es lo mismo

$$S = (n - N_0) / n \quad (4.9)$$

En el modelo dado por la ecuación 4.9, n y N_0 son número de individuos provenientes de una muestra representativa de la población.

4.3.4. Método de Chapman y Robson

Chapman y Robson (1960) y Robson y Chapman (1961) desarrollaron métodos de estimación de supervivencia insesgados basados en procedimientos máximo verosímiles.

El primer método de dichos autores se basa en las suposiciones usuales de población en equilibrio y se utiliza como un método de análisis cuando se conoce la composición de edades de toda la población (o muestra).

Si se define n_t como el número de individuos de edad t que sobreviven hasta el comienzo del año (o se encuentran presentes en una muestra representativa) entonces el tamaño de la población (o de la muestra) estará dado por

$$n = \sum_{t=0}^{\infty} n_t = n_0 + n_1 + n_2 + \dots$$

El número total de años que viven todos los animales en la población (o muestra) será

$$T = \sum_{t=0}^{\infty} t n_t = 0 \times n_0 + 1 \times n_1 + 2 \times n_2 + \dots$$

Si se supone $T = \sum_{t=0}^{\infty} t n_t$ al comienzo de algún año, entonces

$$T = \sum_{t=0}^{\infty} (t+1) n_t S \text{ al comienzo del año siguiente, puesto que}$$

$$n_{t+1} = n_t S \text{ donde } S \text{ es la tasa de supervivencia anual.}$$

Pero,

$$\sum_{t=0}^{\infty} (t+1) n_t S = S \left(\sum_{t=0}^{\infty} t n_t + \sum_{t=0}^{\infty} n_t \right) = S (T + n)$$

En una población estable se supone que T es un valor constante de año a año y por lo tanto se tiene que

$$T = \sum_{t=0}^{\infty} t n_t = \sum_{t=0}^{\infty} (t+1) n_t S = S (T+n)$$

Por lo tanto despejando S de la ecuación anterior dará que

$$S = T / (T+n)$$

como la fracción supervivencia anual para toda la población.

Sin embargo, el valor de S estimado según la última relación es sesgado cuando se aplica a muestras extraídas desde la población, puesto que no considera en este caso los errores inherentes al muestreo. Chapman y Robson (op. cit.) explican el desarrollo de una expresión como un estimado máximo verosímil de S la cual es mejor y única en el sentido que está sujeta a la mínima cantidad de error de muestreo. El estimador insesgado de S bajo estas condiciones es

$$\hat{S} = T / (n+T-1)$$

y un estimado de su varianza por

$$\begin{aligned} \text{var } S &= \frac{T}{n+T-1} \left(\frac{T}{n+T-1} - \frac{T-1}{n+T-2} \right) \\ &= S \left(S - \frac{T-1}{n+T-2} \right) \end{aligned}$$

El primer valor de n (para t = 0) es aquél que arbitrariamente se defina como el grupo de edad más joven totalmente reclutado y por lo tanto no sujeto a efectos de selectividad o distribución espacial diferencial con respecto al resto de clases anuales que componen el stock.

El segundo método se utiliza, bajo las mismas suposiciones que el anterior, en análisis cuando algunos grupos de edades, especialmente mayores, deben ser agrupados por dificultades en la interpretación de las edades de los mismos.

El procedimiento se basa en que si individuos hasta la edad K ($t = K$) pueden ser correctamente identificados por su edad y que todos los demás individuos a partir de $K+1$ años y mayores se agrupan, entonces la distribución tabulada de frecuencia-edad tomará la forma

<u>EDAD CODIFICADA</u>	<u>NUMEROS EN LA MUESTRA</u>
0	n_0
1	n_1
2	n_2
\vdots	\vdots
K	n_K
$K+1$ y mayores	m

Como se hizo anteriormente, el número total de individuos en la muestra estará dado por

$$n = \sum_{t=0}^K n_t + m = n_0 + n_1 + n_2 + \dots + n_K + m$$

donde m es la suma producto de la agrupación de todos los individuos mayores en la muestra a los cuales no se les puede determinar la edad correctamente.

Por otra parte la edad total de la muestra será

$$T = \sum_{t=0}^K t n_t + (K+1) m$$

El estimado máximo verosímil de S bajo las condiciones del análisis está dado por

$$S = \frac{T}{n - m + T}$$

La varianza del valor estimado de S es en esta ocasión

$$\begin{aligned} \text{var } \hat{S} &= \frac{\left[\frac{T}{n - m + T} \right] \left[1 - \frac{T}{n - m + T} \right]^2}{n \left(1 - \left[\frac{T}{n - m + T} \right]^{K+1} \right)} \\ &= \frac{S (1 - S)^2}{n (1 - S^{K+1})} \end{aligned}$$

4.3.5 Método de regresión basado en la curva de captura

Se define como curva de captura al polígono de distribución de frecuencia de edades existente en la captura. El análisis de una curva de captura tiene una ventaja considerable sobre las razones simples de edades sucesivas, especialmente cuando existe alguna clase de variación en la tasa de supervivencia.

El método se basa en la ecuación básica que relaciona la abundancia de edades sucesivas de un mismo cohorte.

Así $N_t = N_0 e^{-Zt}$ según se vio anteriormente. Si la abundancia, N_t , puede expresarse por algún índice de abundancia, como por ejemplo captura por unidad de esfuerzo, entonces la gráfica de la última relación a partir de la primera edad totalmente reclutada y para cada una de las edades posteriores será un limbo descendente en forma exponencial. Una transformación logarítmica de la ecuación produce una recta descendente ya que analíticamente

$$\ln N_t = \ln N_0 - Zt$$

la cual es similar a una recta en cuya ecuación se tiene $Y = \ln N_t$ y $X = t$ con pendiente $B = -Z$ e intercepto $A = \ln N_0$. De donde la tasa instantánea de mortalidad total, Z , se estima directamente desde el estimado de la pendiente.

Puesto que la recta a partir de los datos transformados es una línea de tendencia central, hace que sea un método adecuado para aquellos grupos de edades que tengan mortalidades diferentes. Al mismo tiempo permite descartar aquellos valores estimados de N_t que se desvían en forma evidente de la tendencia central, ya sea por razones de muestreo, supervivencia diferencial o efectos notables en abundancia de una clase anual en particular.

En la figura 4.1 se muestra una curva de captura (A) y su transformada (B).

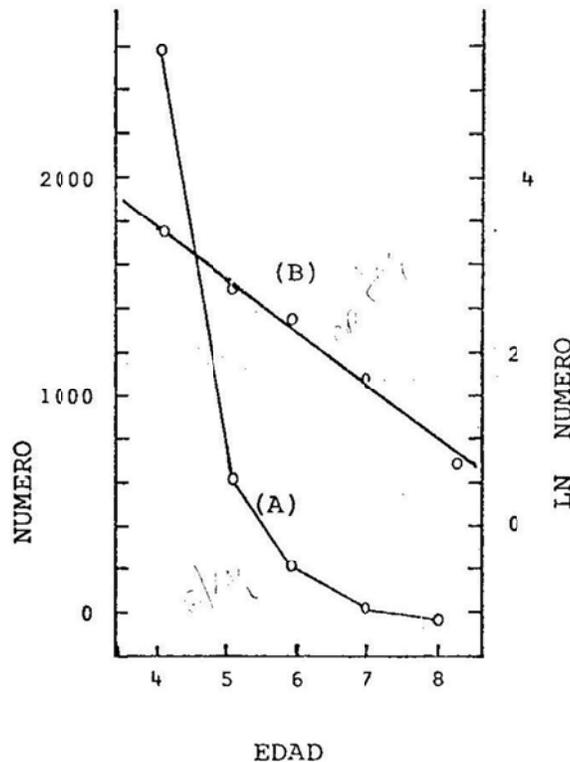


Figura 4.1. Curva de captura.

4.3.6 Análisis de cohortes

Análisis de cohortes se utiliza para calcular la abundancia y mortalidades instantáneas por pesca (F) que afectan a un cohorte o clase anual durante un tiempo determinado.

Para realizar este tipo de análisis es necesario contar con un vector de capturas del cohorte. Esto es, una serie de estadísticas de capturas anuales extraídas de una misma clase anual, durante su fase de explotación. Se requiere además de valores estimados en forma independiente de la tasa instantánea de mortalidad natural (M) y de por lo menos un valor de la tasa instantánea de mortalidad por pesca (F) para cualquiera de los años que forman el vector de capturas.

Los análisis de cálculos secuenciales (o análisis de cohortes) tienen una serie amplia de variantes que obedecen a diferentes aproximaciones y desarrollos utilizados por los autores responsables (Fry, 1949; Jones, 1961, 1980; Murphy, 1965; Gulland, 1965; Tomlinson, 1970; Pope, 1972).

El término análisis de cohortes fue introducido por Pope (1972) y en la actualidad dentro de esta denominación se incluye a todos aquellos otros procedimientos que, usando el mismo principio, no son más que casos específicos de aquél más general. Dentro de éstos se encuentran denominaciones tales como "Análisis de poblaciones virtuales", "Método de Gulland", "Método de Murphy", etc.

Uno de los aspectos más importantes de análisis de cohortes es el hecho de poder estimar tamaños de población y mortalidades por pesca, en forma independiente de medidas de esfuerzo de pesca. Sin embargo, la necesidad de contar con buena información sobre capturas y más aún con la composición de edades de dichas capturas y por un período razonablemente largo de tiempo, impidieron el uso amplio de estas metodologías en pesquerías en desarrollo. Por otra parte, a medida que se han implementado sistemas estadísticos adecuados y debido a las deficiencias demostradas por los modelos que hacen uso de capturas y esfuerzo de pesca

en la administración de las pesquerías, han hecho que los métodos de análisis de cohortes se presenten como una alternativa lógica para la administración de los recursos.

Puesto que los métodos de análisis de cohortes se basan casi todos en la ecuación de captura, se comenzará por su derivación, para luego entrar a describir el método general y después quéllos específicos.

4.3.6.1 Derivación de la ecuación de captura

El número (N_t) de individuos que sobreviven hasta el final de cualquier período de tiempo, t , está dado por la relación:

$$N_t = N_0 e^{-Z t} \quad (4.10)$$

en donde

N_0 = número inicial de individuos que componen una clase anual

Z = tasa instantánea de mortalidad total (= $F + M$)

t = unidad de tiempo.

Los cambios instantáneos que ocurren en el número de peces que componen la clase anual y que se deben a causas derivadas de una explotación se expresan por:

$$\frac{dC}{dt} = F N_t$$

Reemplazando en la ecuación anterior el valor de N_t expresado según la ecuación 4.10 se tiene:

$$\frac{dC}{dt} = F N_0 e^{-(F+M)t} \quad (4.12)$$

Si esta última ecuación diferencial se integra para un intervalo de tiempo, t , cuyos límites son 0 y T , que corresponden a los momentos en que el número de individuos es N_0 y N_T y en los cuales los valores correspondientes de captura son $C=0$ y $C=C_T$, respectivamente, tenemos que:

$$dC = F N_0 e^{-(F+M)t} dt$$

Integrando

$$\begin{array}{l} C = C_T \quad t = T \\ \int dC = \int F N_0 e^{-(F+M)t} dt \\ C = 0 \quad t = 0 \end{array}$$

$$C_T = F N_0 \int_0^T e^{-(F+M)t} dt$$

$$C_T = F N_0 \left[\frac{e^{-(F+M)t}}{-(F+M)} \right]_0^T$$

$$C_T = F N_0 \left[-\frac{e^{-(F+M)T}}{(F+M)} - \frac{1}{-(F+M)} \right]$$

Arreglando los términos de la ecuación anterior se tiene que:

$$C_T = \frac{F}{F+M} N_0 \left(1 - e^{-(F+M)T} \right) \quad (4.13)$$

La ecuación 4.13 es la que se conoce como ecuación de captura y que expresa el número de peces muertos por pesca (C)

durante un período de tiempo (T) como función de la abundancia inicial (N_0) y de las causas de mortalidad natural y por pesca (M y F).

En otras palabras, la ecuación 4.13 expresa que el número de individuos capturados durante un período de tiempo T no es más que la población existente al comienzo del período (N_0) multiplicada por la fracción de muertes imputables a la pesquería $\left(\frac{F}{F+M}\right)$ y por la fracción total de muertes $\left[1 - e^{-F+M}\right]$

4.3.6.2 Método general de análisis de cohortes

Dado que se requiere que C_t , F_t y M sean conocidos para un año t cualquiera, se puede a partir de esta información estimar la abundancia en números (N_t) de un cohorte al final del año precedente (t - 1), como así también el número de sobrevivientes del mismo cohorte (N_{t+1}) al final del año t. Esto resulta de las siguientes relaciones:

Según la ecuación de captura 4.13, para $T=1$ y para un año t, la captura en números desde un cohorte será:

$$C_t = \frac{F_t}{Z_t} N_t \left(1 - e^{-Z_t}\right)$$

donde $Z_t = F_t + M$.

Por lo tanto

$$N_t = C_t Z_t / F_t \left(1 - e^{-Z_t}\right) \quad (4.14)$$

Por otra parte a partir de la ecuación 4.10 se tiene que:

$$N_{t+1} = N_t e^{-Z_t} \quad (4.15)$$

Una vez conocido N_t , con el valor de C_{t-1} del vector de capturas C_t , y M se procede a retrocalcular los valores de F y N para años pretéritos según la misma ecuación de captura para años pretéritos siguiendo la siguiente formulación:

$$C_{t-1} = \frac{F_{t-1}}{F_{t-1} + M} N_{t-1} \left(1 - e^{- (F_{t-1} + M)} \right) \quad (4.16)$$

en donde N_{t-1} se reemplazará según:

$$N_t = N_{t-1} e^{- (F_{t-1} + M)}$$

de donde
$$N_{t-1} = \frac{N_t}{e^{- (F_{t-1} + M)}}$$

de esta forma la ecuación de captura 4.16 queda:

$$\frac{C_{t-1}}{N_t} = \left[\frac{F_{t-1}}{F_{t-1} + M} \right] \frac{\left[1 - e^{- (F_{t-1} + M)} \right]}{e^{- (F_{t-1} + M)}} \quad (4.17)$$

En la ecuación 4.17 el único término no conocido es F_{t-1} . Puesto que este término desconocido aparece tanto como un término lineal como exponencial no tiene una solución explícita. Métodos de solución se dan más adelante.

Una vez conocido el valor de F_{t-1} se procede, como se hizo anteriormente, a calcular N_{t-1} , según la ecuación 4.14 para $t-1$.

El procedimiento se repite sucesivamente para los períodos $t-2$, $t-3$, etc.

Para los años siguientes a "t" (esto es, t+1, t+2, etc.), se conocen N_{t+1} , C_{t+1} del vector de capturas C_t y la tasa instantánea de mortalidad total "M". Con esta información se procede a calcular el valor de F_{t+1} a partir de la ecuación de captura según:

$$\frac{C_{t+1}}{N_{t+1}} = \left[\frac{F_{t+1}}{F_{t+1} + M} \right] \left[1 - e^{- (F_{t+1} + M)} \right] \quad (4.18)$$

En la ecuación 4.18 el único término desconocido es F_{t+1} , que al igual que en la situación anterior no tiene una solución explícita.

Una vez obtenido el estimado de F_{t+1} se procede a calcular N_{t+2} según la ecuación 4.15 para t+2.

El procedimiento se repite sucesivamente para los períodos t+3, t+4, etc.

Métodos para la solución de las ecuaciones 4.17 y 4.18

Como se mencionó anteriormente, las ecuaciones 4.17 y 4.18 no tienen una solución explícita debido a que el único valor desconocido (F_t) aparece tanto en los términos lineales como en los exponentes de las ecuaciones.

Una manera de resolver el problema es a través de un proceso iterativo de aproximaciones sucesivas. Estos procesos generalmente deben ser realizados en computadoras o calculadoras programables cuyos programas realizan los pasos iterativos que conducen a una solución.

Otra manera de obtener una solución es a través de la obtención de un valor aproximado mediante el uso de tablas preparadas específicamente para análisis de cohortes (Schumacker, 1970). En forma similar se ha construido la tabla 4.1.

Existe una tabla para cada valor de M y en cada tabla, las líneas horizontales se identifican con valores sucesivos de F , separados por intervalos fijos desde 0.0 hacia arriba.

Existen además varias columnas en cada una de las tablas que muestran, para valores correspondientes de M y F , los valores de F/Z , e^{-Z} , $F(1 - e^{-Z})/Z$ y $F(1 - e^{-Z})/Ze^{-Z}$. Las últimas dos columnas corresponden a los valores de C_{t+1}/N_{t+1} de la ecuación 4.18 y a C_{t-1}/N_t de la ecuación 4.17, respectivamente.

Para resolver las ecuaciones se calculan los valores de C_{t+1}/N_{t+1} y C_{t-1}/N_t . Luego se ubican estos valores en las dos últimas columnas de la tabla que corresponda a la mortalidad M elegida previamente. Luego se obtiene el valor de F que corresponda a los valores ubicados en las últimas columnas.

3.6.3 Método de Murphy-Tomlinson

Murphy (1965) describió un método para estimar mortalidades a partir de estadísticas de capturas en números de un cohorte. El procedimiento requería que los elementos del vector de capturas correspondieran a intervalos de tiempo fijos, por ejemplo un año, y que para cada uno de estos intervalos debería existir captura. Tomlinson (1970) generalizó el método de Murphy permitiendo que los intervalos de tiempo pudieran ser variables e incluyendo la posibilidad de cero captura en algunos de ellos.

Este método se le ha denominado como "solución a la ecuación de captura" y "generalización de la ecuación de captura de Murphy".

El método consiste en estimar un vector de tasas instantáneas de mortalidad por pesca (F_t) a partir de relaciones existentes entre las capturas en números de un cohorte en años sucesivos

Tabla 4.1 Tabla para análisis de cohortes

M = .20

F	F/Z	e^{-Z}	$(F/Z)(1 - e^{-Z})$	$[F/Z] [(1 - e^{-Z})/e^{-Z}]$
0.00	0.00	0.82	0.00	0.00
0.05	0.20	0.78	0.04	0.06
0.10	0.33	0.74	0.09	0.12
0.15	0.43	0.70	0.13	0.18
0.20	0.50	0.67	0.16	0.25
0.25	0.56	0.64	0.20	0.32
0.30	0.60	0.61	0.24	0.39
0.35	0.64	0.58	0.27	0.47
0.40	0.67	0.55	0.30	0.55
0.45	0.69	0.52	0.33	0.63
0.50	0.71	0.50	0.36	0.72
0.55	0.73	0.47	0.39	0.82
0.60	0.75	0.45	0.41	0.92
0.65	0.76	0.43	0.44	1.02
0.70	0.78	0.41	0.46	1.14
0.75	0.79	0.39	0.48	1.25
0.80	0.80	0.37	0.51	1.37
0.85	0.81	0.35	0.53	1.50
0.90	0.82	0.33	0.55	1.64
0.95	0.83	0.32	0.56	1.78
1.00	0.83	0.30	0.58	1.93
1.05	0.84	0.29	0.60	2.09
1.10	0.85	0.27	0.62	2.26
1.15	0.85	0.25	0.63	2.43
1.20	0.86	0.25	0.65	2.62
1.25	0.86	0.23	0.66	2.81
1.30	0.87	0.22	0.67	3.02
1.35	0.87	0.21	0.69	3.23
1.40	0.88	0.20	0.70	3.46

M = .30

F	F/Z	e^{-Z}	$(F/Z)(1 - e^{-Z})$	$F/Z (1 - e^{-Z})/e^{-Z}$
0.00	0.00	0.74	0.00	0.00
0.05	0.14	0.70	0.04	0.06
0.10	0.25	0.67	0.08	0.12
0.15	0.33	0.64	0.12	0.19
0.20	0.40	0.61	0.16	0.26
0.25	0.45	0.58	0.19	0.33
0.30	0.50	0.55	0.23	0.41
0.35	0.54	0.52	0.26	0.49
0.40	0.57	0.50	0.29	0.58
0.45	0.60	0.47	0.32	0.67
0.50	0.63	0.45	0.34	0.77
0.55	0.65	0.43	0.37	0.87
0.60	0.67	0.41	0.40	0.97
0.65	0.68	0.39	0.42	1.08
0.70	0.70	0.37	0.44	1.20
0.75	0.71	0.35	0.46	1.33
0.80	0.73	0.33	0.49	1.46
0.85	0.74	0.32	0.51	1.60
0.90	0.75	0.30	0.52	1.74
0.95	0.76	0.29	0.54	1.89
1.00	0.77	0.27	0.56	2.05
1.05	0.78	0.26	0.58	2.22
1.10	0.79	0.25	0.59	2.40
1.15	0.79	0.23	0.61	2.59
1.20	0.80	0.22	0.62	2.79
1.25	0.81	0.21	0.64	2.99
1.30	0.81	0.20	0.65	3.21
1.35	0.82	0.19	0.66	3.44
1.40	0.82	0.18	0.67	3.68

M = .40

F	F/Z	e^{-Z}	$(F/Z)(1 - e^{-Z})$	$[F/Z] [(1 - e^{-Z})/e^{-Z}]$
0.00	0.00	0.67	0.00	0.00
0.05	0.11	0.64	0.04	0.06
0.10	0.20	0.61	0.08	0.13
0.15	0.27	0.58	0.12	0.20
0.20	0.33	0.55	0.15	0.27
0.25	0.38	0.52	0.18	0.35
0.30	0.43	0.50	0.22	0.43
0.35	0.47	0.47	0.25	0.52
0.40	0.50	0.45	0.28	0.61
0.45	0.53	0.43	0.30	0.71
0.50	0.56	0.41	0.33	0.81
0.55	0.58	0.39	0.36	0.92
0.60	0.60	0.37	0.38	1.03
0.65	0.62	0.35	0.40	1.15
0.70	0.64	0.33	0.42	1.28
0.75	0.65	0.32	0.45	1.41
0.80	0.67	0.30	0.47	1.55
0.85	0.68	0.29	0.49	1.69
0.90	0.69	0.27	0.50	1.85
0.95	0.70	0.26	0.52	2.01
1.00	0.71	0.25	0.54	2.18
1.05	0.72	0.23	0.55	2.36
1.10	0.73	0.22	0.57	2.55
1.15	0.74	0.21	0.58	2.75
1.20	0.75	0.20	0.60	2.96
1.25	0.76	0.19	0.61	3.19
1.30	0.76	0.18	0.63	3.42
1.35	0.77	0.17	0.64	3.67
1.40	0.78	0.17	0.65	3.93

M = .50

F	F/Z	e^{-Z}	$(F/Z)(1 - e^{-Z})$	$F/Z (1 - e^{-Z})/e^{-Z}$
0.00	0.00	0.61	0.00	0.00
0.05	0.09	0.58	0.04	0.07
0.10	0.17	0.55	0.08	0.14
0.15	0.23	0.52	0.11	0.21
0.20	0.29	0.50	0.14	0.29
0.25	0.33	0.47	0.18	0.37
0.30	0.38	0.45	0.21	0.46
0.35	0.41	0.43	0.24	0.55
0.40	0.44	0.41	0.26	0.65
0.45	0.47	0.39	0.29	0.75
0.50	0.50	0.37	0.32	0.86
0.55	0.52	0.35	0.34	0.97
0.60	0.55	0.33	0.36	1.09
0.65	0.57	0.32	0.39	1.22
0.70	0.58	0.30	0.41	1.35
0.75	0.60	0.29	0.43	1.49
0.80	0.62	0.27	0.45	1.64
0.85	0.63	0.26	0.47	1.80
0.90	0.64	0.25	0.48	1.96
0.95	0.66	0.23	0.50	2.14
1.00	0.67	0.22	0.52	2.32
1.05	0.68	0.21	0.53	2.51
1.10	0.69	0.20	0.55	2.72
1.15	0.70	0.19	0.56	2.93
1.20	0.71	0.18	0.58	3.16
1.25	0.71	0.17	0.59	3.40
1.30	0.72	0.17	0.60	3.65
1.35	0.73	0.16	0.61	3.91
1.40	0.74	0.15	0.63	4.19

M = .60

F	F/Z	e^{-Z}	$(F/Z)(1 - e^{-Z})$	$F/Z (1 - e^{-Z})/e^{-Z}$
0.00	0.00	0.55	0.00	0.00
0.05	0.08	0.52	0.04	0.07
0.10	0.14	0.50	0.07	0.14
0.15	0.20	0.47	0.11	0.22
0.20	0.25	0.45	0.14	0.31
0.25	0.29	0.43	0.17	0.39
0.30	0.33	0.41	0.20	0.49
0.35	0.37	0.39	0.23	0.58
0.40	0.40	0.37	0.25	0.69
0.45	0.43	0.35	0.28	0.80
0.50	0.45	0.33	0.30	0.91
0.55	0.48	0.32	0.33	1.03
0.60	0.50	0.30	0.35	1.16
0.65	0.52	0.29	0.37	1.29
0.70	0.54	0.27	0.39	1.44
0.75	0.56	0.26	0.41	1.59
0.80	0.57	0.25	0.43	1.75
0.85	0.59	0.23	0.45	1.91
0.90	0.60	0.22	0.47	2.09
0.95	0.61	0.21	0.48	2.27
1.00	0.63	0.20	0.50	2.47
1.05	0.64	0.19	0.51	2.68
1.10	0.65	0.18	0.53	2.89
1.15	0.66	0.17	0.54	3.12
1.20	0.67	0.17	0.56	3.37
1.25	0.68	0.16	0.57	3.62
1.30	0.68	0.15	0.58	3.89
1.35	0.69	0.14	0.59	4.17
1.40	0.70	0.14	0.61	4.47

y en donde las capturas se expresan según la ecuación 4.13 dada más arriba.

De esta forma, la captura en el año t será:

$$C_t = N_t \frac{F_t}{F_t + M} \left(1 - e^{- (F_t + M)} \right)$$

Se define

$$E_t = \frac{F_t}{F_t + M} \left(1 - e^{- (F_t + M)} \right)$$

donde E_t es la tasa de explotación en el año t y definida como la fracción de peces vivos al comienzo del año que son capturados durante el curso del mismo año.

$$\text{Así } C_t = N_t E_t \quad (4.20)$$

La captura para el año $t+1$ será;

$$C_{t+1} = N_{t+1} E_{t+1}$$

recordando que: $N_{t+1} = N_t e^{- (F_t + M)}$

se tiene que

$$C_{t+1} = N_t e^{- (F_t + M)} E_{t+1} \quad (4.21)$$

Dividiendo la ecuación 4.21 por 4.20 permite la obtención de un vector de razones de captura (R_t).

$$R_t = \frac{C_{t+1}}{C_t} = e^{- (F_t + M)} \frac{E_{t+1}}{E_t} \quad (4.22)$$

Este vector de R_t puede así ser construido para todos los años menos el último.

La ecuación 4.22 presenta tres elementos desconocidos F_t , F_{t+1} y M . El vector R_t produce $t-1$ ecuaciones similares a 4.22, conteniendo un total de $t+1$ elementos desconocidos. De este hecho se desprende que dado dos elementos conocidos, como por ejemplo M y un valor de F estimado independientemente para cualquier año t , se pueden estimar t valores de F .

Las soluciones para F pueden obtenerse comenzando con un estimado de F para el primer año del vector de capturas (esto es F_t) o con el último (esto es F_n). De esta manera existe la posibilidad de solucionar los sistemas de ecuaciones tanto hacia adelante como hacia atrás. Normalmente se prefiere el segundo de estos procedimientos ya que reduce el sesgo de los estimados de F (Tomlinson, 1970, y Pope, 1972). La discusión de este último aspecto se ha dejado fuera de la presente exposición.

Solución hacia adelante

Si se conoce F_t el proceso consiste en estimar E_{t+1} a partir de E_t o E_{t-1} . Las ecuaciones de estimación son:

$$E_{t+1} = R_t E_t e^{(F_t + M)} \quad \text{para } E_t \neq 0$$

$$Y \quad E_{t+1} = R_{t-1} E_{t-1} e^{(2M + F_{t-1})} \quad \text{para } E_t = 0$$

Una vez estimado el vector E , el vector de valores de F puede obtenerse mediante un proceso iterativo desde la ecuación.

$$E_t = F_t \left(1 - e^{-(F_t + M)} \right) / (F_t + M) \quad (4.23)$$

Solución hacia atrás

Si se conoce F_n , la solución se obtiene mediante la estimación de:

$$E_t e^{(F_t + M)}$$

a partir de E_{t+1} o E_{t+2} . Las ecuaciones están dadas por

$$E_t e^{(F_t + M)} = E_{t+1} / R_t \quad \text{para } E_{t+1} \neq 0$$

$$y \quad E_t e^{(F_t + M)} = E_{t+2} e^{-M} / R_{t+1} \quad \text{para } E_{t+1} = 0$$

Una vez obtenido el vector de valores estimados de:

$$E_t e^{(F_t + M)}$$

el vector de valores de F se encuentra por iteración de la ecuación

$$E_t e^{(F_t + M)} = F_t \left(e^{(F_t + M)} - 1 \right) / (F_t + M) \quad (4.24)$$

Si el valor de F conocido para comenzar el análisis correspondiera a un año intermedio del vector de capturas, este valor de F puede utilizarse como F_1 y F_n para las correspondientes fracciones del vector de capturas.

Existe un programa de computación denominado "solution to the catch equation" (Abramson, 1971) que resuelve iterativamente el método Murphy-Tomlinson. El programa produce vectores de N , F y E conociéndose vectores de C , M y R .

Otro programa que soluciona este método es aquél denominado COHORT (Fox, 1976) y que tiene los mismos requerimientos básicos que el anterior.

4.3.6.4 Método de poblaciones virtuales

Bajo la suposición que la tasa instantánea de mortalidad por pesca F es constante para todos los años, las capturas acumulativas de un cohorte son proporcionales al número de sobrevivientes del cohorte. Por esta razón a estas capturas acumulativas se les denomina "poblaciones virtuales".

El método de análisis de poblaciones virtuales fue introducido por Fry (1949).

Se define la tasa de explotación (\bar{E}_t) como la fracción de sobrevivientes de un cohorte que viven al comienzo de un año t y que serán capturados durante el remanente de la fase de explotación. De esta forma \bar{E}_t no tiene referencia a un año en particular, sino a todos los años en la fase de explotación de un cohorte, comenzando en el año t .

$$\text{Así } \bar{E}_t = \frac{V_t}{N_t}$$

en donde $V_t =$ población virtual $= C_t + C_{t+1} + \dots$ etc. de manera que:

$$V_t = \bar{E}_t N_t$$

$$\text{y } V_{t+1} = \bar{E}_{t+1} N_{t+1}$$

Puesto que en este método se supone que F y M son constantes para todos los años ($F_t = F_{t+1} = \dots = F$), entonces $\bar{E}_t = \bar{E}_{t+1} = \dots = E$.

De esta forma la razón existente entre las poblaciones virtuales en dos años consecutivos será:

$$\frac{V_{t+1}}{V_t} = \frac{N_{t+1}}{N_t}$$

puesto que $\frac{N_{t+1}}{N_t} = S_t$

entonces $S_t = \frac{V_{t+1}}{V_t}$

El método de poblaciones virtuales permite el cálculo de la fracción de sobrevivientes del cual se puede obtener un estimado de Z y consecuentemente F.

Nótese que en análisis de poblaciones virtuales no se requiere de un estimado de F inicial puesto que asume que es constante comenzando en el año t.

4.3.6.5 Método de Gulland

El método de análisis de cohortes de Gulland es a menudo referido equivocadamente como análisis de poblaciones virtuales en los estudios del Atlántico Norte, desde su derivación original por Gulland (1965), aunque el método es distinto del uso de población virtual de Fry.

Este método es un procedimiento ingenioso para calcular, para una clase anual, las tasas instantáneas de mortalidad por pesca y tamaño de población según edades, dados un estimado de M y F así como un vector de capturas del cohorte.

Los cálculos básicos son como siguen:

Se define

$$V_t = \sum_t^T C_n = \text{población virtual donde } T = \text{edad del grupo de edad mayor incluida en los cálculos}$$

$$S'_t = \frac{V_{t+1}}{V_t} = \text{primer valor estimado de la fracción de peces que sobreviven al año } t$$

$$\bar{E}_t = \frac{V_t}{N_t} = \text{tasa de explotación o proporción de peces de un cohorte, en el año } t, \text{ los cuales serán finalmente capturados}$$

$$r_t = \frac{N_{t+1}}{C_t} = \text{capturas durante el año } t \text{ como una proporción de la población al final del año.}$$

Puesto que

$$C_t = N_t \frac{F_t}{F_t + M} \left(1 - e^{- (F_t + M)} \right)$$

y que

$$N_{t+1} = N_t e^{- (F_t + M)}$$

entonces

$$r_t = \frac{N_{t+1}}{C_t} = \frac{(F_t + M) e^{- (F_t + M)}}{F_t \left(1 - e^{- (F_t + M)} \right)} \quad (4.25)$$

Esta función puede ser tabulada como función de F dado un valor de M . Así dado r_t , F_t puede obtenerse inmediatamente de la tabla. Se acompaña una tabla que da valores de la función para un rango de valores de M y F . (Tabla 4.2)

También se tiene que

$$r_t = N_{t+1} / C_t = \frac{v_{t+1} / \bar{E}_{t+1}}{C_t}$$

la cual es también

$$r_t = \frac{1}{\bar{E}_{t+M}} \cdot \frac{v_{t+1}}{v_t - v_{t+1}} = \frac{1}{\bar{E}_{t+1}} \cdot \frac{S_t'}{1 - S_t'}$$

Así, si se conoce \bar{E}_{t+1} , entonces se puede estimar r_t . De esta forma, desde la ecuación 4.25 se puede calcular F_t y posteriormente E_t . Cálculos similares dan r_{t-1} , F_{t-1} , etc.

3.5.6 Método de Pope

Pope (1972) desarrolló una ecuación aproximada basándose en el método de Gulland, mediante la cual relaciona el número de sobrevivientes al comienzo y al final del año. Esta ecuación puede derivarse mediante el tratamiento de las capturas anuales como si hubieran sido obtenidas en forma instantánea a mitad del año.

Así durante un año t que comienza en el tiempo t y termina en $t+1$, la captura total se supone que fue obtenida en su totalidad en el tiempo $t+1/2$ como se muestra en la figura:

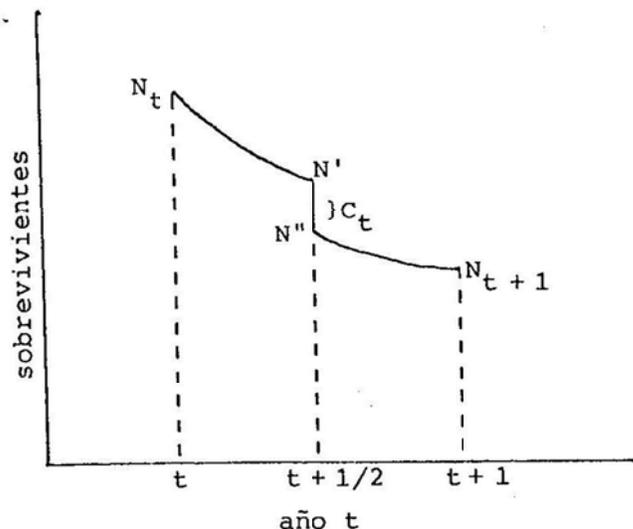


Tabla 4.2 Tabla de valores de r_n según la función $r_n = \frac{(F+M)e^{-(F+M)}}{F(1-e^{-F+M})}$ para valores dados de M y F

F	M	0.05	0.10	0.15	0.20	0.25	0.30	0.35	0.40	0.45	0.50	0.55	0.60	0.65	0.70	0.75	0.80
0.05	19.02	18.54	18.07	17.60	17.15	16.70	16.27	15.84	15.41	19.00	14.60	14.20	13.81	13.43	13.06	12.69	
0.10	9.27	9.03	8.80	8.57	8.35	8.13	7.92	7.71	7.50	7.30	7.10	6.91	6.71	6.53	6.34	6.17	
0.15	6.02	5.87	5.72	5.57	5.42	5.28	5.14	5.00	4.87	4.73	4.60	4.48	4.35	4.23	4.11	3.99	
0.20	4.40	4.29	4.18	4.07	3.96	3.85	3.75	3.65	3.55	3.45	3.36	3.28	3.17	3.08	3.00	2.91	
0.25	3.43	3.34	3.25	3.17	3.08	3.00	2.92	2.84	2.76	2.69	2.61	2.54	2.47	2.40	2.33	2.26	
0.30	2.78	2.71	2.64	2.57	2.50	2.43	2.37	2.30	2.24	2.18	2.11	2.06	2.00	1.94	1.88	1.83	
0.35	2.32	2.26	2.20	2.14	2.09	2.03	1.97	1.92	1.87	1.81	1.76	1.71	1.66	1.61	1.57	1.52	
0.40	1.98	1.93	1.88	1.82	1.77	1.73	1.68	1.63	1.59	1.54	1.50	1.45	1.41	1.37	1.33	1.29	
0.45	1.71	1.67	1.62	1.58	1.53	1.49	1.49	1.45	1.41	1.37	1.33	1.29	1.26	1.22	1.18	1.15	
0.50	1.50	1.46	1.42	1.38	1.34	1.31	1.27	1.23	1.20	1.16	1.13	1.10	1.07	1.03	1.00	1.97	
0.55	1.33	1.29	1.26	1.22	1.19	1.15	1.12	1.09	1.06	1.03	1.00	0.97	0.94	0.91	0.89	0.86	
0.60	1.18	1.15	1.12	1.09	1.06	1.03	1.00	0.97	0.94	0.91	0.89	0.86	0.84	0.81	0.79	0.76	
0.65	1.06	1.03	1.00	0.98	0.95	0.92	0.90	0.87	0.84	0.82	0.80	0.77	0.75	0.73	0.70	0.68	
0.70	0.96	0.93	0.91	0.88	0.86	0.83	0.81	0.78	0.76	0.74	0.72	0.70	0.67	0.65	0.63	0.62	
0.75	0.87	0.85	0.82	0.80	0.78	0.75	0.73	0.71	0.69	0.67	0.65	0.63	0.61	0.59	0.57	0.56	
0.80	0.79	0.77	0.75	0.73	0.71	0.69	0.67	0.65	0.63	0.61	0.59	0.57	0.56	0.54	0.52	0.51	
0.85	0.73	0.70	0.68	0.66	0.65	0.63	0.61	0.59	0.57	0.56	0.54	0.52	0.51	0.49	0.48	0.46	
0.90	0.67	0.65	0.63	0.61	0.59	0.57	0.56	0.54	0.52	0.51	0.49	0.48	0.46	0.45	0.44	0.42	
0.95	0.61	0.59	0.58	0.56	0.54	0.53	0.51	0.50	0.48	0.47	0.45	0.44	0.43	0.41	0.40	0.39	
1.00	0.57	0.55	0.53	0.52	0.50	0.49	0.47	0.46	0.44	0.43	0.42	0.40	0.39	0.38	0.37	0.36	

En la figura N' es el número teórico de sobrevivientes en el tiempo $t + 1/2$, calculado bajo la suposición que no hubiera habido explotación entre los tiempos t y $t + 1/2$

$$\text{De esta forma } N' = N_t e^{-M/2}$$

Inmediatamente después de haberse obtenido la captura C_t , el número de sobrevivientes es

$$N'' = N' - C_t$$

Desde el tiempo $t + 1/2$ al tiempo $t + 1$ no existe explotación, de manera que el número de sobrevivientes al tiempo $t + 1$ es

$$N_{t+1} = N'' e^{-M/2} \quad (4.26)$$

Reemplazando el valor de N'' y N' en la ecuación 4.26 se tiene que

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= (N' - C_t) e^{-M/2} \\ &= (N_t e^{-M/2} - C_t) e^{-M/2} \\ &= N_t e^{-M} - C_t e^{-M/2} \end{aligned} \quad (4.27)$$

Debido a que los cálculos hacia atrás en análisis de cohortes producen estimados con menor sesgo, es preferible con este propósito presentar a la ecuación 4.27 como

$$N_t = N_{t+1} e^M + C_t e^{M/2} \quad (4.28)$$

De esta manera, una vez que se calcule N_{t+1} a partir de la ecuación de captura 4.13, se procede a estimar directamente N_t , N_{t-1} , etc., desde la ecuación 4.28.

Habiéndose obtenido el número de sobrevivientes (N_t) de un cohorte al principio de cada año t , se procede a calcular la supervivencia S_t mediante

$$S_t = \frac{N_{t+1}}{N_t}$$

y las tasas instantáneas de mortalidad total (Z) y por pesca mediante

$$Z = - \ln S$$

y $F = Z - M$

La exactitud de los estimados de N_t según la ecuación 4.28 es satisfactoria cualquiera vez que la mortalidad natural M sea igual o menor de 0.3 y F igual o menor que 1.2.

Así, contando con valores iniciales estimados de M y F , más un vector de capturas, el método de Pope produce resultados adecuados con un mínimo de dificultades de cálculo, puesto que no requiere de procesos iterativos.

4.3.7. Métodos basados en el uso de captura por unidad de esfuerzo en años sucesivos

Como se ha visto en secciones anteriores la fracción de supervivencia, S , se estima en base a las abundancias de un cohorte en años sucesivos. Sin embargo, no siempre es posible contar con niveles estabilizados de esfuerzo, f , que permitan la utilización de las estadísticas de captura como un índice de abundancia. En este sentido, captura por unidad de esfuerzo (C/f ó CPUE) es un índice relativo de abundancia que referido a cada clase anual se ha utilizado en el cálculo de S mediante

$$S = \frac{x^{C_{t+1}} / f_{t+1}}{x^C_t / f_t}$$

En un sentido estricto sin embargo los índices relativos de abundancia (C/f) de las clases anuales en cuestión no dan la abundancia relativa al inicio de un período sino que es proporcional a la abundancia media de una población durante la estación de pesca y dicha abundancia promedio ocurre aproximadamente cerca del punto medio de la estación. Esto se debe a que la abundancia media en número de individuos de un cohorte (\bar{N}) en un período cualquiera de tiempo T, está dado por la integral

$$\bar{N} = \int_t^{t+T} \frac{N_t e^{-Zt}}{(t+T) - t} dt = \frac{N_t}{(t+T) - t} \int_t^{t+T} e^{-Zt} dt$$

$$\bar{N} = \frac{N_t}{(t+T) - t} \left[\frac{e^{-Zt}}{-Z} \right]_t^{t+T} = \frac{N_t}{Z [(t+T) - t]} \left[e^{-Zt} - e^{-Z(t+T)} \right]$$

Así para $t=0$ y $t+T=1$, de donde $T=1$

$$\bar{N} = \frac{N_0}{Z} \left[1 - e^{-Z} \right]$$

y para cualquier período de tiempo t , la abundancia promedio estará dada por

$$\bar{N}_t = \frac{N_t}{Z_t} \left(1 - e^{-Z_t} \right) \quad (4.29)$$

Como se vio anteriormente la ecuación 4.13 es

$$C_t = N_t \frac{F_t}{Z_t} \left(1 - e^{-Z_t} \right) \quad (4.30)$$

entonces reemplazando \bar{N}_t de la ecuación 4.29 por su igualdad en la ecuación 4.30, da que

$$C_t = F_t \bar{N}_t \quad (4.31)$$

pero

$$F_t = q f_t \quad (4.32)$$

en donde: f_t = esfuerzo de pesca durante el período t .

q = coeficiente de capturabilidad, que es igual a la fracción del stock capturada por cada unidad de esfuerzo.

Reemplazando 4.32 en 4.31 resulta que

$$C_t = q f_t \bar{N}_t$$

y que

$$C_t / f_t = q \bar{N}_t$$

De esta expresión que captura por unidad de esfuerzo

$\left[C_t / f_t \text{ ó CPUE}_t \right]$ sea un índice relativo de la abundancia promedio (\bar{N}) de un cohorte, durante el período de tiempo T.

Por lo anterior es necesario corregir las capturas por unidad de esfuerzo en años sucesivos para que éstas generen estimados relativos de N_t y N_{t+1} los cuales pueden ser utilizados en la estimación de la supervivencia S. De otra forma esta última correspondería a la supervivencia que ocurriría entre los tiempos correspondientes a \bar{N}_t y \bar{N}_{t+1} .

3.7.1 Método de Beverton y Holt

Beverton y Holt (1956 y 1957) desarrollaron un método iterativo para estimar q y M basándose en la captura por unidad de esfuerzo de una clase anual en años sucesivos. Estos autores derivan sus ecuaciones básicas a partir de la ecuación de captura 4.13.

La captura de un cohorte x en el período t es

$$\begin{aligned} x C_t &= F_{tx} N_t \left(1 - e^{-Z_t} \right) / Z_t \\ &= q f_{tx} N_t \left(1 - e^{-Z_t} \right) / Z_t \\ \frac{x C_t Z_t}{f_t} &= q_x N_t \left(1 - e^{-Z_t} \right) \\ \frac{x C_t Z_t}{f_t \left(1 - e^{-Z_t} \right)} &= q_x N_t \end{aligned} \tag{4.33}$$

La captura del mismo cohorte x en el período $t+1$ es

$$x^C_{t+1} = F_{t+1} x^N_{t+1} \left(1 - e^{-z_{t+1}} \right) / z_{t+1} \quad (4.34)$$

Puesto que

$$x^N_{t+1} = x^N_t e^{-z_t} \quad (4.35)$$

De esta manera si se reemplaza 4.35 en 4.34 se tiene que

$$x^C_{t+1} = F_{t+1} x^N_t e^{-z_t} \left(1 - e^{-z_{t+1}} \right) / z_{t+1}$$

De la misma forma que anteriormente, se despeja desde esta última expresión el valor de $q_{x^N_t}$, queda que

$$q_{x^N_t} = e^{z_t} \frac{x^C_{t+1}}{f_{t+1}} \frac{z_{t+1}}{\left(1 - e^{-z_{t+1}} \right)} \quad (4.36)$$

Como se tiene que las expresiones 4.33 y 4.36 son una igualdad, entonces

$$e^{z_t} \frac{x^C_{t+1}}{f_{t+1}} \frac{z_{t+1}}{\left(1 - e^{-z_{t+1}} \right)} = \frac{x^C_t}{f_t} \cdot \frac{z_t}{\left(1 - e^{-z_t} \right)}$$

Despejando e^{z_t} queda que

$$e^{z_t} = \left[\frac{x^C_t / f_t}{x^C_{t+1} / f_{t+1}} \right] \left[\frac{z_t (1 - e^{-z_{t+1}})}{z_{t+1} (1 - e^{-z_t})} \right]$$

Aplicando logaritmos naturales a la expresión anterior y haciendo

$$z_t = F_t + M = q f_t + M$$

se tiene que

$$q f_t + M = \ln \left[\frac{x^C_t / f_t}{x^C_{t+1} / f_{t+1}} \right] + \ln \left[\frac{z_t (1 - e^{-z_{t+1}})}{z_{t+1} (1 - e^{-z_t})} \right] \quad (4)$$

Esta última expresión es una función lineal de f_t , en donde la pendiente es q y M el intercepto.

Sin embargo, para calcular q y M se debe resolver 4.37 iterativamente ya que F_t se encuentra tanto en el término de la izquierda ($F_t = q f_t$) como en el de la derecha ($z_t = F_t + M$) de dicha expresión.

El proceso iterativo comienza con valores iniciales aproximados de q y M estimados desde la regresión de

$$\ln \left[\frac{x^C_t / f_t}{x^C_{t+1} / f_{t+1}} \right]$$

versus f_t . Los valores iniciales así estimados se utilizan para

calcular valores de Z_t y Z_{t+1} del segundo término de la derecha de la ecuación 4.37. Con ello es posible estimar para varios períodos de tiempo los valores de la variable dependiente

$$Y_t = \ln \left[\frac{x^C_t / f_t}{x^C_{t+1} / f_{t+1}} \right] + \ln \left[\frac{z_t (1 - e^{-z_{t+1}})}{z_{t+1} (1 - e^{-z_t})} \right]$$

Una nueva regresión de Y_t versus f_t generará nuevos valores de q y M que se utilizan para calcular nuevos valores de Z y por lo tanto de Y_t . El proceso iterativo continúa hasta que los estimados de q y M convergen hacia valores fijos, esto es no cambian de valor entre regresiones sucesivas, llegando así a los valores finales de q y M . Desde estos se obtiene un valor final de Z_t mediante

$$Z_t = q f_t + M$$

3.7.2 Método de Paloheimo

Paloheimo (1961) simplificó el procedimiento de Beverton y Holt haciendo referencia a intervalos de tiempo que incluyen la mitad de un período y la mitad del siguiente, ello mediante el promedio de los esfuerzos de pesca de los dos períodos consecutivos.

Así

$$\bar{Z}_t = - \ln \left[\frac{x^C_{t+1} / f_{t+1}}{x^C_t / f_t} \right]$$

$$\begin{aligned}\bar{Z}_t &= (q/2) (f_t + f_{t+1}) + M \\ &= q\bar{f}_t + M\end{aligned}$$

La regresión de \bar{Z} $\left(= - \ln \left[\frac{x_{t+1}^C / f_{t+1}}{x_t^C / f_t} \right] \right)$ versus \bar{f}_t

proporciona estimados de q y M sin necesidad de un proceso iterativo.

4.3.8 Determinación de Z según parámetros de crecimiento (K, L_∞), longitud de reclutamiento (l') y longitud promedio de las capturas (\bar{I})

Si se considera que los individuos de una población se reclutan a partir de una edad t'_ρ , a cuya edad corresponde una longitud l' , entonces el número de individuos capturados, C_n , durante la fase de explotación t ($t'_\rho \leq t \leq \infty$) será

$$C_n = F \int_{t'_\rho}^{\infty} N_t dt \quad (4.38)$$

en donde $N_t = N_0 e^{-Zt}$

La longitud total de todos los peces capturados será por tanto

$$F \int_{t'_\rho}^{\infty} N_t l_t dt \quad (4.39)$$

y la longitud promedio será la longitud total de todos los peces capturados dividido por el número de éstos mismos según la ecuación 4.38, de esta forma

$$\bar{I} = \frac{F \int_{t'_\rho}^{\infty} N_t l_t dt}{F \int_{t'_\rho}^{\infty} N_t dt}$$

Si se sustituye l_t según la ecuación de von Bertalanffy,

$l_t = L_\infty \left(1 - e^{-K(t-t_0)} \right)$ y N_t por su relación ya conocida se tiene que

$$\bar{l} = \frac{\int_{t'_\rho}^{\infty} N_0 e^{-Zt} L_\infty \left(1 - e^{-K(t-t_0)} \right) dt}{\int_{t'_\rho}^{\infty} N_0 e^{-Zt} dt} = \frac{L_\infty \int_{t'_\rho}^{\infty} e^{-Zt} \left(1 - e^{-K(t-t_0)} \right) dt}{\int_{t'_\rho}^{\infty} e^{-Zt} dt} \quad (4.40)$$

Integrando primeramente el numerador de la relación (4.40) anterior, se tiene que:

$$L_\infty \int_{t'_\rho}^{\infty} e^{-Zt} (1 - e^{-K(t-t_0)}) dt = L_\infty \int_{t'_\rho}^{\infty} \left(e^{-Zt} - e^{-Zt} e^{-K(t-t_0)} \right) dt$$

sin embargo, la multiplicación de exponenciales queda en función de t como:

$$e^{-Zt} e^{-K(t-t_0)} = e^{-t(Z+K)} e^{Kt_0}$$

reemplazando este nuevo ordenamiento en la integral se tiene que:

$$L_\infty \int_{t'_\rho}^{\infty} \left[e^{-Zt} - e^{Kt_0} e^{-t(Z+K)} \right] dt$$

Puesto que se tiene una resta de los términos dentro de la integral y ésta es equivalente a la resta de las integrales de los términos, entonces queda que:

$$L_\infty \left[\int_{t'_\rho}^{\infty} e^{-Zt} dt - e^{Kt_0} \int_{t'_\rho}^{\infty} e^{-t(Z+K)} dt \right] \quad (4.41)$$

Obsérvese que e^{Kt_0} es una constante y por tanto puede sacarse de la integral.

Integrando separadamente, se tiene

$$\int_{t'_\rho}^{\infty} e^{-Zt} dt = \left[-\frac{e^{-Zt}}{Z} \right]_{t'_\rho}^{\infty} = 0 + \frac{e^{-Zt'_\rho}}{Z} \quad (4.42)$$

y que

$$e^{Kt_0} \int_{t'_\rho}^{\infty} e^{-t(Z+K)} dt = e^{Kt_0} \left[-\frac{e^{-t(Z+K)}}{Z+K} \right]_{t'_\rho}^{\infty} = e^{Kt_0} \frac{e^{-t'_\rho(Z+K)}}{Z+K}$$

reemplazando estos valores en la ecuación 4.41 de más arriba, se tiene

$$L_\infty \left[\frac{e^{-Zt'_\rho}}{Z} - \frac{e^{Kt_0} e^{-t'_\rho(Z+K)}}{Z+K} \right]$$

reagrupando términos de las exponenciales en función de K se tiene

$$L_\infty \left[\frac{e^{-Zt'_\rho}}{Z} - \frac{e^{Kt_0} e^{-Kt'_\rho} e^{-Zt'_\rho}}{Z+K} \right]$$

$$L_\infty \left[\frac{e^{-Zt'_\rho}}{Z} - \frac{e^{-Zt'_\rho} e^{-K(t'_\rho - t_0)}}{Z+K} \right]$$

factorizando queda

$$L_{\infty} \frac{e^{-zt'_{\rho}}}{z} \left[1 - \frac{z e^{-K(t'_{\rho} - t_0)}}{z + K} \right]$$

relación que corresponde a la integración del numerador de la ecuación 4.40.

La integración del denominador de la misma ecuación 4.40 es equivalente a la integral en 4.42.

De esta forma la solución de la ecuación 4.40 queda como

$$\bar{l} = \frac{L_{\infty} \frac{e^{-zt'_{\rho}}}{z} \left[1 - \frac{z e^{-K(t'_{\rho} - t_0)}}{z + K} \right]}{\frac{e^{-zt'_{\rho}}}{z}} = L_{\infty} \left[1 - \frac{F + M}{F + M + K} e^{-K(t'_{\rho} - t_0)} \right] \quad (4.43)$$

Sin embargo, desde la función de crecimiento de von Bertalanffy, la longitud de reclutamiento l' está dada por

$$l' = L_{\infty} (1 - e^{-K(t'_{\rho} - t_0)})$$

de donde despejando queda que

$$e^{-K(t'_{\rho} - t_0)} = \frac{L_{\infty} - l'}{L_{\infty}}$$

y que reemplazando esta relación por el último término de la ecuación 4.43 queda que

$$\bar{l} = L_{\infty} \left[1 - \frac{F + M}{F + M + K} \frac{L_{\infty} - l'}{L_{\infty}} \right]$$

arreglando los términos en la ecuación anterior

$$\bar{l} = L_{\infty} \left[\frac{(F + M + K)L_{\infty} - (F + M)(L_{\infty} - l')}{(F + M + K)L_{\infty}} \right]$$

simplificando L_{∞}

$$\bar{l} = \frac{L_{\infty}(F + M) + L_{\infty}K - L_{\infty}(F + M) + l'(F + M)}{F + M + K}$$

$$\bar{l} = \frac{L_{\infty}K + l'(F + M)}{F + M + K}$$

$$\bar{l}(F + M) + \bar{l}K = L_{\infty}K + l'(F + M)$$

$$\bar{l}(F + M) - l'(F + M) = L_{\infty}K - \bar{l}K$$

$$(F + M)(\bar{l} - l') = K(L_{\infty} - \bar{l})$$

$$(F + M) = \frac{K(L_{\infty} - \bar{l})}{\bar{l} - l'}$$

De esta forma la tasa instantánea de mortalidad total $Z = (F + M)$ puede estimarse a partir de conocimientos del crecimiento de la especie (K, L_{∞}), la longitud a la cual los individuos entran a la fase es explotación y la longitud promedio en las capturas.

Este método genera estimados, en ocasiones bastante acertados, de la mortalidad total, cuando no se cuenta con información sobre edades como es en general el caso de las especies tropicales.