

Tesis de Posgrado

Demografía y dinámica de la población de la Perca de Boca Grande *Percichthys colhuapiensis* del embalse Ezequiel Ramos Mexía

Guerrero, Carlos Alberto

1989

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Guerrero, Carlos Alberto. (1989). Demografía y dinámica de la población de la Perca de Boca Grande *Percichthys colhuapiensis* del embalse Ezequiel Ramos Mexía. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2280_Guerrero.pdf

Cita tipo Chicago:

Guerrero, Carlos Alberto. "Demografía y dinámica de la población de la Perca de Boca Grande *Percichthys colhuapiensis* del embalse Ezequiel Ramos Mexía". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1989.

http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2280_Guerrero.pdf

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

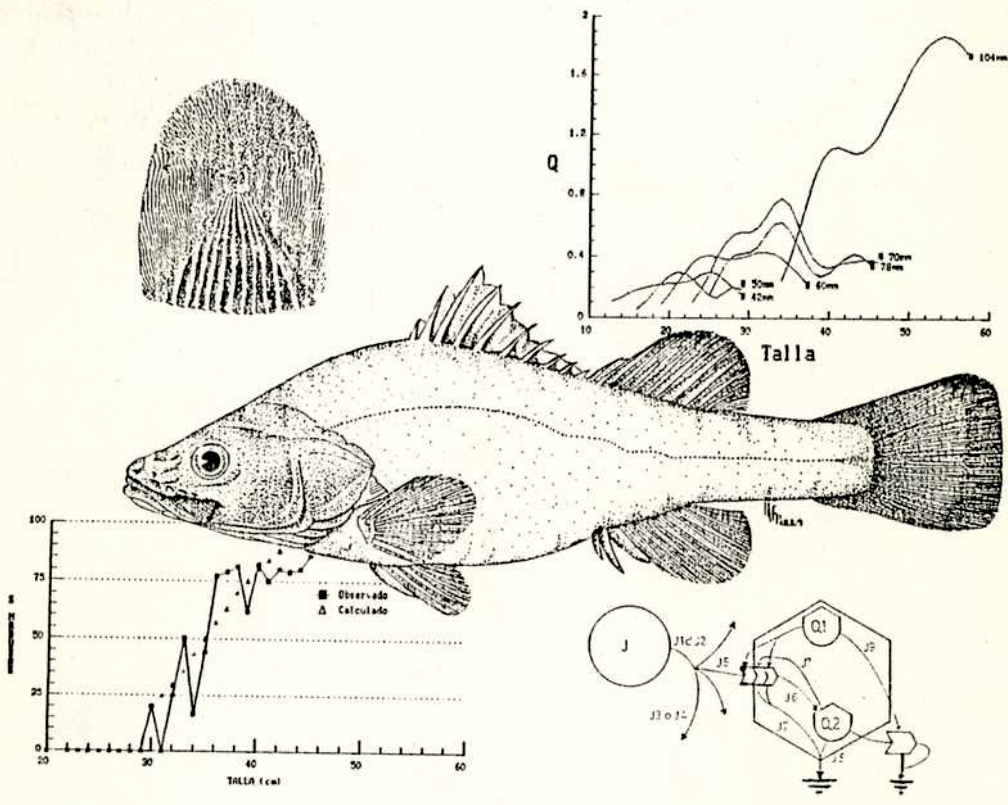


UBA

Universidad de Buenos Aires

Ref

DEMOGRAFIA Y DINAMICA DE LA POBLACION DE LA PERCA DE BOCA GRANDE *Percichthys colhuapiensis* DEL EMBALSE EZEQUIEL RAMOS MEXIA



Carlos Alberto Guerrero

- 2280 -
Ej: 2.

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

DEMOGRAFIA Y DINAMICA DE LA POBLACION DE LA PERCA
DE BOCA GRANDE *Percichthys colhuapiensis*
DEL EMBALSE EZEQUIEL RAMOS MEXIA

Autor: Carlos Alberto Guerrero

Director: Lauce Rubén Freyre

Tesis presentada para optar al título de
Doctor en Ciencias Biológicas

- 2280 -
8j 2

Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero

- 1989 -

**A Vir, Agus y Nico,
por el tiempo robado**

A mis Padres

AGRADECIMIENTOS

A los integrantes del Plan de Estudios Ecológicos de la Cuenca del Río Negro, especialmente a los Sres. Guillermo R. López y Ricardo A. Ferriz y al Lic. Alejandro A. Dománico, por la gran ayuda prestada en los muestreos y permitirme el uso de datos inéditos hasta el momento.

Al Lic. Lauce R. Freyre por su permanente disposición para la dirección de este trabajo, brindando un continuo aliento para proseguir con su desarrollo y por sus opiniones y consejos que exceden el marco de esta Tesis.

Al Dr. Rolando Quirós, por todas las facilidades brindadas en su laboratorio, por la lectura crítica del manuscrito y sus muchos consejos, que enriquecieron mi formación como investigador y esta Tesis en particular.

A la Dra. Graciela B. Esnal por su inestimable apoyo como Consejera de Estudios durante toda mi carrera.

Al personal del Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, especialmente a las Sras. Mercedes Villagra y Blanca Coll Areco, por la colaboración prestada en la confección de esta Tesis.

Al Sr. Miguel A. Scelzo por la realización de las fotos.

A la Dirección de Pesca Marítima, en particular al Sr. Alberto Manrique, por las facilidades prestadas para el fotocopiado de la presente Tesis.

Un recuerdo muy especial para el Dr. Rogelio López y el Lic. Aldo Torno, con quienes me inicié en este tema.

INDICE

CAPITULO 1. INTRODUCCION GENERAL	1
1.1 INTRODUCCION	1
1.1.1 Antecedentes y objetivos.....	2
1.1.2 Características del embalse Ezequiel Ramos Mexía.....	4
1.1.3 Características de los muestreos.....	6
1.1.4 Composición de las capturas de peces.....	8
TABLAS	12
CAPITULO 2. CRECIMIENTO	14
2.1 INTRODUCCION	14
2.2 MATERIALES Y METODOS	18
2.2.1 Tratamiento de las escamas.....	18
2.2.2 Retrocálculo de tallas.....	20
2.2.3 Adjudicación de edades.....	23
2.2.4 Análisis del incremento marginal.....	24
2.2.5 Ajuste de los datos a la curva de crecimiento de Von Bertalanffy.....	26
2.2.6 Relaciones Largo-Peso.....	26
2.3 RESULTADOS	27
2.3.1 Retrocálculo de tallas.....	27
2.3.2 Incremento marginal.....	32
2.3.3 Curva de crecimiento de Von Bertalanffy.....	34
2.3.4 Relaciones Largo-Peso.....	34
2.4 DISCUSION	37
2.4.1 Validez del uso de la escama para la determinación de la edad.....	37
2.4.2 Comparación con otros resultados.....	39
CAPITULO 3. REPRODUCCION	42
3.1 INTRODUCCION	42
3.2 MATERIALES Y METODOS	45
3.2.1 Tratamiento del material y de los datos.....	45
3.2.2 Corrección propuesta para el método volumétrico.....	46

3.2.3 Estimación de la fecundidad.....	53
3.3 RESULTADOS	57
3.3.1 Talla a la primera maduración y proporción de sexos.....	57
3.3.2 Corrección propuesta para el método volumétrico.....	61
3.3.3 Fecundidad.....	64
3.4 DISCUSION	68
3.4.1 Proporción de sexos y talla a la primera maduración.....	68
3.4.2 Corrección propuesta para el método volumétrico.....	68
3.4.3 Fecundidad.....	69
TABLAS	72
CAPITULO 4. MORTALIDAD Y PRODUCCION	74
4.1 INTRODUCCION	74
4.1.1 Cálculo de la mortalidad.....	74
4.1.2 Selectividad de redes agalleras.....	78
4.2 MATERIALES Y METODOS	82
4.2.1 Cálculo de la selectividad de redes agalleras.....	82
4.2.2 Corrección de las distribuciones de tallas.....	87
4.2.3 Estimación de la mortalidad.....	87
4.3 RESULTADOS	89
4.3.1 Coeficientes de selectividad.....	89
4.3.2 Distribuciones de tallas.....	91
4.3.3 Estimación de la mortalidad.....	93
4.4 CALCULO DE LA RELACION PRODUCCION/BIOMASA Y ESTIMACION DE LA PRODUCCION TOTAL	95
4.4.1 Producción y relación F/B de la población hipotética.....	95
4.4.2 Estimación del rendimiento potencial del embalse.....	99
4.5 DISCUSION	102
4.5.1 Selectividad.....	102
4.5.2 Distribución de tallas.....	103

4.5.3 Abundancia y producción de la población hipotética.....	104
TABLAS	106
CAPITULO 5. DINAMICA POBLACIONAL	130
5.1 INTRODUCCION	130
5.1.1 Definición del modelo "Población de Ferca Bocona en el Embalse Ezequiel Ramos Mexía".....	134
5.2 DESARROLLO DEL MODELO DE SIMULACION DE LA DINAMICA POBLACIONAL	135
5.2.1 Estructura del modelo.....	135
5.2.2 Estimaciones de los valores de las fuentes y de los parámetros.....	141
5.2.3 Verificación del modelo.....	147
5.2.4 Incorporación de una pesquería al modelo.....	152
5.2.5 Cálculo de los coeficientes de capturabilidad.....	154
5.2.6 Verificación del modelo incorporando la pesquería.....	157
5.3 DISCUSION	159
5.3.1 Análisis de los resultados de las simulaciones.....	159
5.3.2 Modificaciones propuestas.....	180
5.3.3 Otros usos posibles del modelo.....	183
TABLAS	184
CAPITULO 6. CONCLUSIONES GENERALES	187
6.1 PERSPECTIVAS DE INVESTIGACION FUTURAS	188
BIBLIOGRAFIA	190

CAPITULO 1

INTRODUCCION GENERAL

1.1 INTRODUCCION

La pesca es una de las actividades que el hombre ha desarrollado desde épocas más tempranas. Prácticamente no hay cultura que, teniendo acceso a un cuerpo de agua, no haya aprovechado los organismos que allí vivían. Se han desarrollado, en todas partes del mundo métodos de capturas adaptados, en cada caso a las características propias de los ambientes y de las especies a capturar. La actividad pesquera se ha incrementado enormemente en el último siglo, como resultado del aumento de la población mundial, con el consecuente aumento en la demanda de alimentos, y del avance tecnológico. Se puede decir que, en este momento, prácticamente todos los recursos pesqueros del mar son explotados en forma intensiva o semi-intensiva.

La pesca en aguas continentales representa sólo una proporción menor en las capturas de organismos acuáticos, pero tiene importancia desde el punto de vista regional. En casi todos los cuerpos de agua y sistemas fluviales del mundo se han desarrollado pesquerías, que en la mayoría de los casos no pasan del nivel artesanal. En algunos casos es la única forma que tienen ciertas poblaciones humanas de obtener proteínas.

El aumento de la presión pesquera del hombre sobre las poblaciones de peces, trajo como consecuencia, en algunos casos tales como los stocks de peces del Mar del Norte, la disminución de las capturas. Esto indujo a algunos biólogos de fines del siglo pasado y principios de éste, a tratar de explicar estos fenómenos, y proponer soluciones, dando origen a una rama de esta

ciencia, la biología pesquera.

Para Gerking (1988), dos fenómenos dieron origen a la biología pesquera: el descubrimiento de la estructura de las escamas y los rudimentos de dinámica de poblaciones. Según este autor, la unión de los dos dieron origen a los estudios sobre edad crecimiento, que fueron exclusivos para peces óseos en los primeros estadios de la biología pesquera, y que aún permanecen como la columna vertebral de esta ciencia. Gerking (1988) señala que en la década del '40, la biología pesquera recibió tres aportes intelectuales que estimularon su crecimiento. Por un lado dos conceptos teóricos fundamentales: el paradigma de Fry y el concepto de dinámica trófica de Lindeman. El paradigma de Fry reconoce que los factores abióticos del ambiente actúan a través del metabolismo sobre la actividad de los seres vivos. El concepto de Lindeman de niveles tróficos y flujo de energía tuvo un gran impacto sobre la ecología en general y sobre la biología pesquera. Junto con la incorporación de estos dos conceptos científicos, el uso de las matemáticas y la estadística a los datos vitales de las poblaciones de peces, hicieron posible cuantificar su producción en ambientes naturales.

1.1.1 Antecedentes y objetivos

Ha quedado establecida la relación entre los indicadores más generales de la productividad biológica de los ambientes acuáticos y su rendimiento pesquero (Oglesby, 1977, Hanson y Leggett, 1982). Se han elaborado modelos globales que permiten predecir, en una primera aproximación, el orden de magnitud del

rendimiento pesquero de un cuerpo de agua en relación con sus características morfométricas, edáficas y biológicas (Ryder, 1965, Oglesby, 1977, Hanson y Leggett, 1982, Jenkins, 1982, Schlesinger y Regier, 1982). Sin embargo, para el desarrollo ordenado de una pesquería, es necesario conocer, además del rendimiento que se podría obtener, ciertas características biológicas de las poblaciones, para poder, así, reglamentar las actividades pesqueras en cuanto a artes de pesca y esfuerzo aplicado.

Dentro del proyecto de evaluación del impacto de las represas construídas en los ríos Limay y Neuquén sobre las comunidades bióticas, denominado Plan de Estudios Ecológicos de la Cuenca del Río Negro (PEECRN - Convenio Hidronor S.A. - Museo Argentino de Ciencias Naturales), se desarrolló el estudio de la dinámica de las poblaciones de peces que habitan los nuevos ambientes formados. Uno de los objetivos era el de evaluar las posibilidades de una eventual explotación comercial de las poblaciones de peces de los embalses.

Las tareas de este proyecto se concentraron, en una de sus etapas, en el embalse Ezequiel Ramos Mexía, en el río Limay. Como parte de los trabajos sobre la fauna íctica del embalse, se encaró el estudio de la dinámica de la población de perca bocona (Percichthys colhuapiensis). Si bien esta especie era explotada en otros ambientes patagónicos, no había mucha información publicada sobre sus principales características biológicas (Mac Donagh y Thormahlen, 1945; Mastrarrigo, 1948; Mac Donagh, 1950 y 1955; Fuster de Plaza y Plaza, 1955; Boschi y Fuster de Plaza,

1957; Ringuelet et al., 1967 y López et al., 1981, 1982 y 1987).

El objetivo de esta tesis es el de estimar los principales parámetros que describen el crecimiento, la fecundidad y la mortalidad de la población de la perca bocona del embalse Ezequiel Ramos Mexía, y elaborar en base a esos parámetros un modelo de la dinámica de la población. Se tendría, así, un registro de la situación de la población antes de la implementación de una eventual pesquería, como una base para evaluar su impacto sobre aquella. La información y resultados obtenidos podrían ser usados como herramientas para el desarrollo ordenado y manejo de una eventual pesquería a implementar sobre este recurso.

Además, se desea validar el uso de las metodologías propuestas para la determinación de la edad y la abundancia relativa, a través de la comparación de los resultados obtenidos sobre crecimiento, por dos métodos independientes entre sí.

1.1.2 Características del ambiente

Como consecuencia de la construcción de la represa de El Chocón, se formó, en el año 1972, el embalse E. Ramos Mexía, en el río Limay, entre los $39^{\circ} 15'$ y $39^{\circ} 40'$ lat. Sur y los $68^{\circ} 40'$ y $69^{\circ} 20'$ long. Oeste.

Este nuevo ambiente se halla sobre una formación geológica del Cretácico denominada "Grupo Neuquén", representante éste de un extenso ciclo de sedimentos continentales, compuestos principalmente de una capa de areniscas rojas de cientos de metros de espesor (Bassani, com. pers.).

El tiempo de recambio de las aguas de este embalse es de

aproximadamente un año. Sus parámetros morfométricos son (Hidronor S.A.):

Largo máximo: 59,5 Km
 Ancho máximo: 18,8 Km
 Ancho mínimo: 13,7 Km
 Longitud de línea de costa: 346 Km
 Área a cota 381 msnm: 816 Km²
 Desarrollo de línea de costa: 3,4
 Profundidad máxima: 60 m
 Profundidad media: 24,7 m
 Volumen a cota 381 msnm: 20,2 Km³

Según su composición iónica sus aguas son bicarbonatadas-cálcicas, blandas y con baja concentración de nutrientes (tabla 1.1). La transparencia, medida con disco de Secchi, osciló entre los 1,2 y 8,2 m, el color del agua varió entre los números 0 a 35 de la escala Farel. La concentración de oxígeno disuelto fue relativamente alta durante los muestreos, tomando valores medios de saturación en aguas superficiales de 97%, a 20 m de profundidad 93% y en aguas cercanas al fondo de 84,4%. El pH es casi neutro, con tendencia a la alcalinidad (Land de Castello, 1981). Se podría caracterizar a este embalse como del tipo mesotrófico.

En esta área los vientos predominantes son del sector SO-NE, dirección que coincide con el eje principal del embalse, teniendo una ocurrencia anual del 93,15%. El clima de la región corresponde al tipo árido mesotermal, con una temperatura media

del aire de 12°C (Quirós y Drago, 1985) y una precipitación media anual de 200 mm.

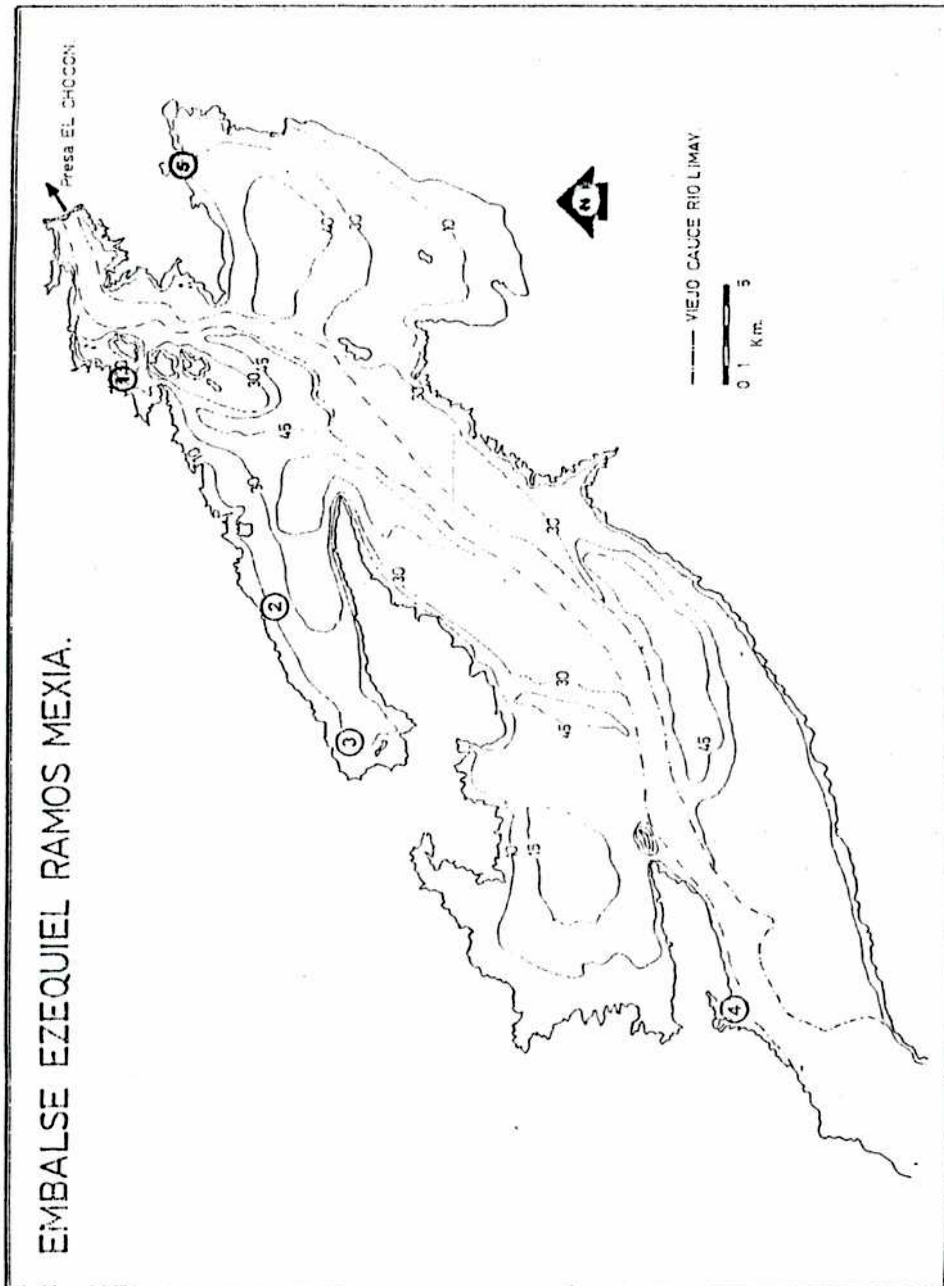
1.1.3 Características de los muestreos.

En el año 1982, se iniciaron, una serie de muestreos, a largo plazo, de las poblaciones de peces del embalse Ezequiel Ramos Mexía, con el objeto de estudiar su dinámica y sus relaciones con variables ambientales que pudieran afectarlos. Se eligieron, en un principio, cinco estaciones de muestreo (figura 1.1). A partir de febrero de 1983, los muestreos sólo se realizaron en las estaciones 3, 4 y 5 (figura 1.1).

El sedimento en las estaciones de muestreo era arenoso o limo-arenoso, con más o menos abundante vegetación de macrofitas arraigadas, principalmente Potamogeton sp. y Nitella sp., en todas había vegetación terrestre sumergida (Larrea sp. y Prosopis sp.), presente antes del llenado del embalse y que aún no había sido degradada.

Las muestras fueron tomadas mensualmente desde enero de 1982 hasta diciembre de 1984 y en forma bimensual hasta marzo de 1986. Los muestreos fueron interrumpidos entre abril y junio de 1984. Las capturas fueron realizadas con baterías de redes agalleras de 42, 50, 60, 70, 78 y 104 mm de malla estirada (tabla 1.2). Se calaron dos baterías completas, una a profundidad de 2 a 5 m y la otra a unos 15 m de profundidad, a fondo. Desde febrero de 1983, no se caló la batería de profundidad, por considerarse que, dadas las características de esta arte, no operaba apropiadamente.

Hasta marzo de 1984 se usaron baterías con redes de 12,5 m



EMBALSE EZEQUIEL RAMOS MEXIA.

Figura 1.1. Embalse Ezequiel Ramos Mexía. Los círculos señalan la ubicación de las estaciones de muestreo. La isobatas están referidas a la cota de 381 msnm.

de longitud, desde julio del mismo año, las redes eran de 25 m.

Las redes permanecían en el agua durante 15 horas por lance, desde las 17.00 de un día hasta las 8.00 del día siguiente.

También se utilizó una red de arrastre de costa con copo. Las medidas de la misma eran: 10 m de largo, 1,5 m de altura, malla de 20 mm (estirada) en el copo y 25 mm (estirada) en el cuerpo y las alas. La presencia de vegetación terrestre leñosa sumergida, presentó un obstáculo para la maniobra de este arte, por lo que sólo se la utilizó para obtener ejemplares de las tallas que no capturaban las redes agalleras.

Las capturas fueron discriminadas por redes, tomándose de todos los ejemplares el largo total (L) en milímetros, el peso (W), con una precisión de 5 gramos, y el sexo (machos, hembras, indiferenciados). Se realizaron submuestras donde, además, se tomó el largo standard (LS) en milímetros, el largo de la cabeza (LC) en milímetros y el estadio macroscópico de desarrollo gonadal, según tablas desarrolladas anteriormente (PEECRN, 1981). Se tomaron muestras de escamas, se colectaron ovarios de hembras maduras o en maduración, conservados en una solución de formaldehído al 10% y muestras de contenido estomacal para el análisis de la dieta, de todas las especies capturadas.

1.1.4 Composición de las capturas de peces en el embalse Ezequiel Ramos Mexía

Además de la perca bocona, las capturas estuvieron mayormente compuestas por ejemplares de otras cuatro especies, a saber: otro percíctido, la perca de boca chica (Percichthys

trucha), un aterínido, el pejerrey patagónico (Patagonina hatcheri) y dos salmónidos exóticos, la trucha marrón (Salmo trutta) y la trucha arco iris (Oncorhynchus mykiss, anteriormente Salmo gairdneri). También se capturaron, en forma muy esporádica, ejemplares de bagre otuno (Diplomystes viedmensis). En la red de arrastre de costa, además de las formas juveniles de percíctidos y de pejerrey patagónico, se capturaron ejemplares de adultos y subadultos de puyen (Galaxias maculatus). En el embalse nunca se capturaron formas juveniles de salmónidos.

La composición porcentual de las capturas, tanto en número de individuos como en biomasa, se puede ver en las figuras 1.2 y 1.3. Para la captura en peso, la trucha marrón y el pejerrey patagónico representaron más del 60% de la captura, la perca bocona ocupó el tercer lugar de abundancia en biomasa, y le correspondió, aproximadamente un quinto de la captura total. En la composición de la captura en número de individuos, predominaron, con más del 60% entre los dos, la perca de boca chica y el pejerrey patagónico, y la perca bocona ocupó también el tercer lugar en abundancia.

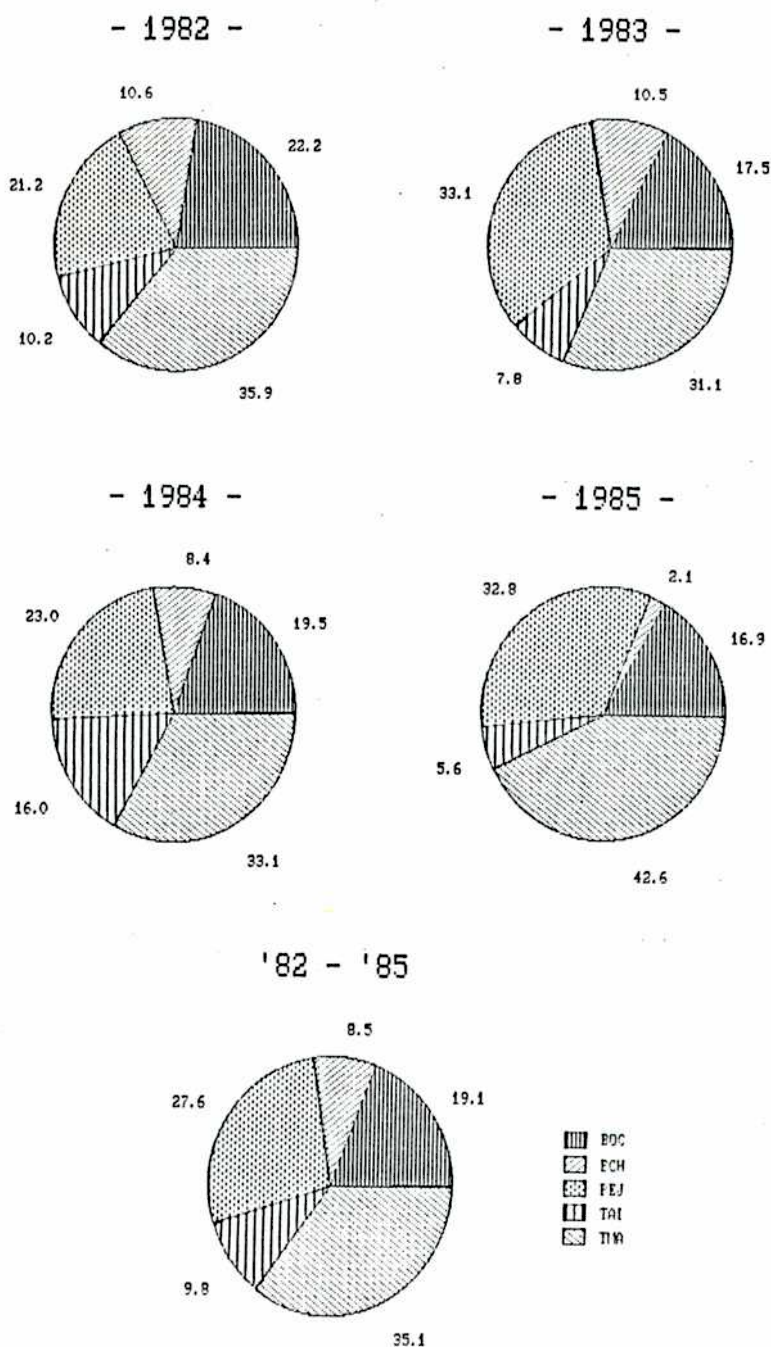


Figura 1.2. Composición porcentual de las capturas en biomasa. BOC: perca bocona. ECH: perca de boca chica. FEJ: pejerrey patagónico. TAI: trucha arco iris. TMA: trucha marrón.

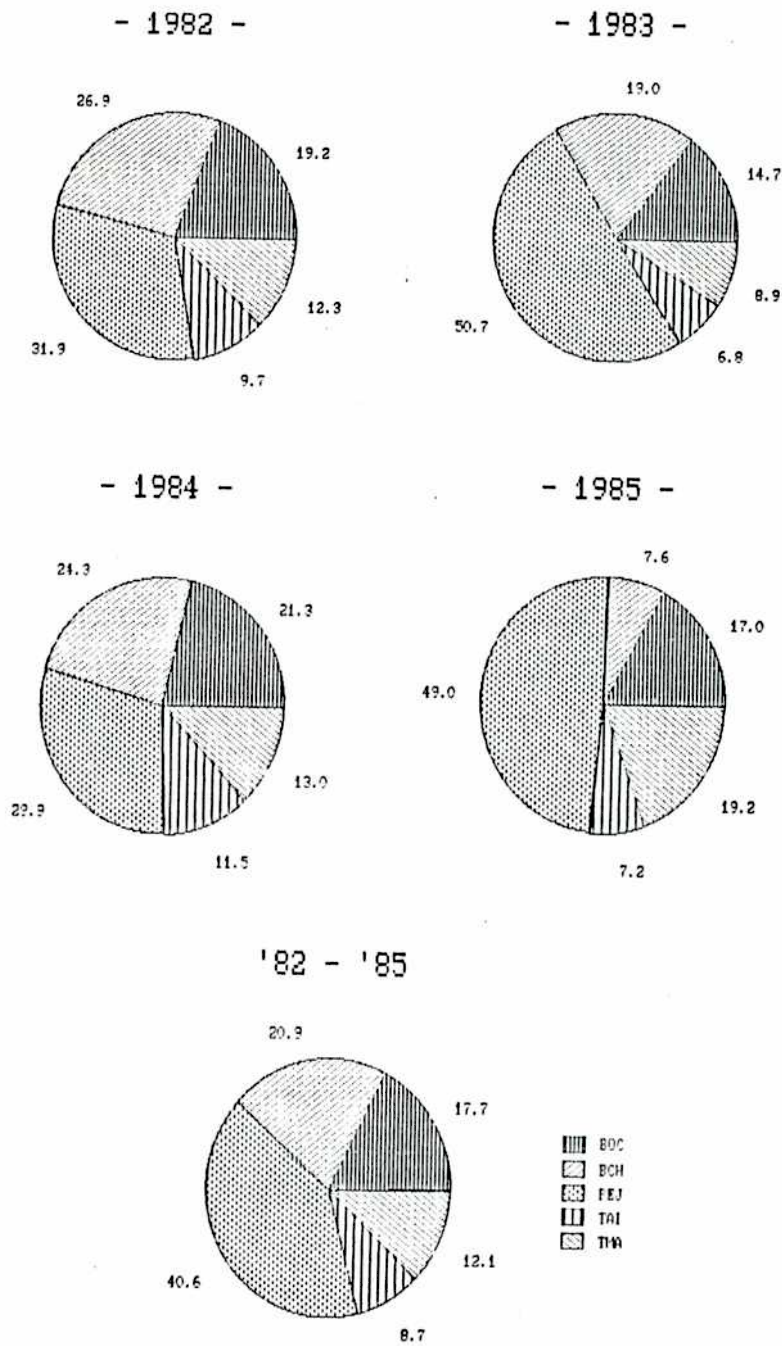


Figura 1.3. Composición porcentual de las capturas en número de individuos. BOC: perca bocona. BCH: perca de boca chica. FEJ: pejerrey patagónico. TAI: trucha arco iris. TMA: trucha marrón.

Tabla 1.1: Características físico-químicas del agua del embalse Ezequiel Ramos Mexía. (Según Land de Castello, 1981)

	Valor medio	Rango
Temperatura (°C)	13,3	5,2 - 22,2
Conductividad (µS)	67	58 - 82
pH	7,3	6,9 - 7,9
Oxígeno disuelto (mg/l)		6,2 - 11,2
Calcio (mg/l)	7,6	4,8 - 11,0
Sodio (mg/l)	4,5	3,7 - 7,4
Magnesio (mg/l)	2,0	1,2 - 3,0
Potasio (mg/l)	0,7	0,4 - 1,6
Bicarbonato (mg/l)	35,0	29,8 - 46,0
Cloruro (mg/l)	2,5	2 - 5
Sulfato (mg/l)	6,0	5 - 9
Sílice (mg/l)	15,1	4 - 25
Hierro (µg/l)	128	50 - 220
Manganeso (µg/l)	5,6	2,9 - 9,0

CAPITULO 1. INTRODUCCION

Tabla 1.2: Características de las redes agalleras.

Distancia entre nudos (mm)	42	50	60	70	78	104
Coefficiente de armadura	0,50					
Paño:						
Material	Nylon multifilamento					
Hilo N	3	3	3	4	6	4
Altura (en mallas)	70	40	40	40	32	22
Relingas:						
Material	Poliuretano					
Diámetro (mm)	6					
Flotadores:						
Material	Poliuretano					
Diámetro (mm)	70					
Lastre:						
Material	Plomo					
Altura red armada (m)	2,6	1,7	2,1	2,4	2,2	2,0

CAPITULO 2

CRECIMIENTO

2.1 INTRODUCCION

Se define crecimiento como el incremento en peso o tamaño de un sistema orgánico, que en el caso de un individuo es el resultado del balance entre los procesos catabólicos y anabólicos (Bertalanffy, 1938, 1957). Este incremento se debería tanto a un aumento en el número como en el tamaño de las células (Weatherley, 1972, 1976).

Se puede hacer notar que los peces son uno de los pocos grupos de animales de los cuales se puede determinar la edad con cierta razonable exactitud, a través del estudio de estructuras duras (escamas, otolitos, opérculos), teniendo así un registro del crecimiento de los individuos a lo largo de su vida (Weatherley y Rogers, 1978). Ésto es una importante herramienta en biología pesquera porque permite acumular información demográfica para su uso en dinámica de poblaciones, en forma sistemática y más o menos barata. Su estudio se remonta a principios de siglo (Dahl, 1909) y ha tenido un importante desarrollo a la par que el avance de la ciencia pesquera. Los datos de edad, junto con los de distribuciones de talla y peso, brindan información sobre composición del stock, longevidad, mortalidad, edad a la madurez y producción (Bagenal y Tesch, 1978).

El método más frecuentemente usado para la determinación de la edad en peces es el de la interpretación y conteo de zonas o marcas de crecimiento que aparecen en las estructuras duras. Estas zonas llamadas marcas anuales, anillos anuales o annuli, se forman por alternancia de períodos de crecimiento rápido y lento (o de

ausencia de crecimiento) y son el reflejo de influencias ambientales e internas propias de los organismos (Simkiss, 1974, Bilton, 1974).

Otro método usado para asignar edades es el denominado método de Petersen. Consiste en determinar, a partir de la distribución de tallas de la población, la talla media a cada edad, por descomposición de dicha distribución, en sus componentes unimodales, suponiendo que cada clase de edad presenta una sola moda. Este método es aplicable sólo cuando el período de reproducción no se extiende mucho en el año y toda la progenie crece con una tasa aproximadamente uniforme, ya que si no se dan estas condiciones, existiría mucha superposición entre las modas adyacentes o las clases de edad podrían presentar distribuciones multimodales, haciendo imposible una separación precisa de las clases de edad. Además, este método es confiable cuando se trata de determinar la edad en los primeros años de vida. Para las edades mayores existe superposición entre las distribuciones de tallas de clases sucesivas y los métodos existentes para analizar distribuciones polimodales no tienen capacidad de resolución a ese nivel. Para dichas clases de edad es necesario contar con información de edad por otro método.

También se puede determinar el crecimiento a partir de experiencias de marcado y recaptura. Este método permite calcular la tasa de crecimiento, no brinda información sobre la edad cronológica, pero es un buen método para validar cualquiera de los otros mencionados. Uno de los inconvenientes que presenta es el costo que un programa de marcado representa, en comparación con

Los otros métodos de determinación de edad crecimiento.

Bagenal y Tesch (1978) destacan la importancia de revalidar la asignación de edades por lectura de marcas de crecimiento en estructuras duras, cualesquiera sean la estructura y el método usados para su determinación. Estos autores, citando a Graham (1929) dan una lista de criterios de validación:

1. Concordancia con los resultados del método de Petersen.
2. Seguimiento estacional del desarrollo del borde de la estructura, para determinar que la marca ocurre una sola vez y durante un período relativamente corto del año.
3. Observación y seguimiento de clases anuales a lo largo de varios años.
4. Experiencias de marcado y recaptura. Los individuos recapturados pueden mostrar el número de annuli formados durante el período en libertad.
5. Experiencias en estanques o tanques. Los individuos criados en cautividad podrían presentar annuli en correspondencia con su edad, que por otra parte es conocida.

Algunos de estos criterios pueden ser de difícil implementación, como los dos últimos. En el caso de experiencias en cautiverio, los resultados obtenidos deben ser analizados con sumo cuidado ya que se están comparando individuos de una población natural con otros aislados en cautiverio.

Sin embargo habría otra fuente de error posible en la determinación de edades, que es la posibilidad de que no todos los individuos formen la zona o marca de crecimiento durante el correspondiente período de aparición de la marca, saltando algunos

de ellos esa marca o que algunos individuos, por cualquier motivo presenten marcas supernumerarias. Este tipo de error ya fue tratado por Freyre y Sendra (1987), para el pejerrey bonaerense (Basilichthys bonariensis bonariensis). Para esta especie determinaron que la probabilidad de aparición de una marca estaba relacionada con la aparición de la marca anterior. También compararon el crecimiento por el método tradicional de simple conteo de marcas con el de análisis de las frecuencias de marcación, y obtuvieron resultados muy distintos, donde por el primero se sobreestimaban las tallas a cada edad, por no considerar las marcas faltantes.

En el presente trabajo de tesis, se eligió la escama como estructura para la determinación de la edad de los peces y se propuso validar la lectura analizando el desarrollo del borde de la escama y aplicar una modificación del método de Freyre y Sendra (1987) de interpretación de marcas en estructuras duras.

2.2 MATERIALES Y METODOS

2.2.1 Tratamiento de las escamas

El material utilizado proviene de los muestreos realizados con redes agalleras y red de arrastre de playa. Se analizaron las escamas de 340 ejemplares, capturados entre los meses de setiembre de 1982 y febrero de 1984. Las muestras de escamas fueron tomadas del flanco izquierdo, de una zona comprendida entre el borde superior de la aleta pectoral, la línea lateral, la perpendicular al inicio de la aleta dorsal y el borde posterior de la cabeza (figura 2.1) y conservadas en seco.

Las escamas fueron posteriormente limpiadas sumergiéndolas en una solución de hidróxido de sodio al 1% y luego bajo lupa se retiraron los restos de epidermis adheridos con un pincel. Se montaron, en seco entre dos portaobjetos, de 6 a 10 escamas por ejemplar, eligiéndolas según dos criterios: forma y tamaño. Por la forma se buscaban aquellas que más se acercaran a una escama típica y de éstas se eligieron las de mayor tamaño.

De cada ejemplar se midieron entre 2 y 4 escamas, en un proyector óptico de perfiles, con un aumento de 20X, una pantalla de 30 cm de diámetro, tomando las medidas con una precisión de 1/20 mm. Las medidas de radio total (S) y radio de cada marca (s(n)) se tomaron en el campo anterior, sobre las aristas. Se promediaron los valores entre aristas y entre escamas.

Para la determinación de lo que se consideraría una "marca" se siguió uno de los criterios descritos por Bagenal y Tesch (1978). Se consideró marca aquellas zonas donde ocurría lo que

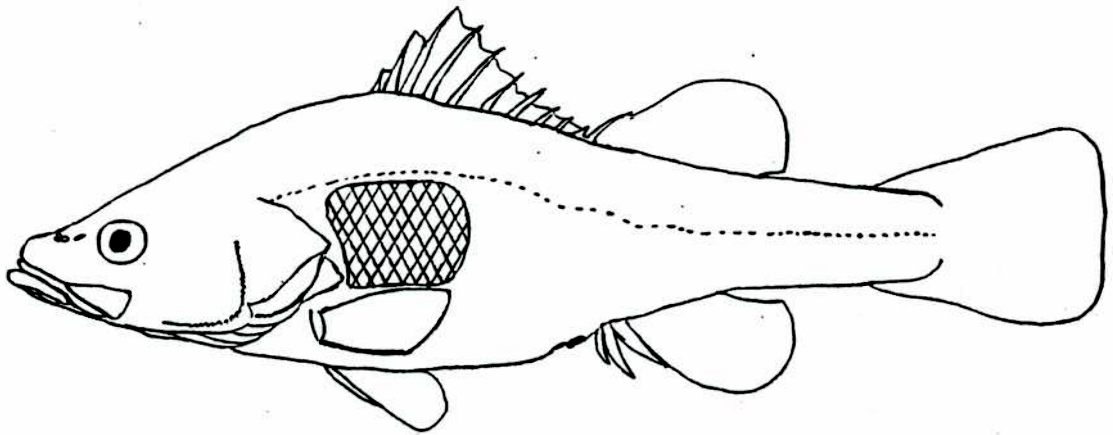


Figura 2.1: Zona de donde se tomaron las escamas.

estos autores llamaron "cutting over", uno o dos circuli parecen cortar la trayectoria de muchos otros (figura 2.2). Ésto era muy evidente en los campos dorsal y ventral, en tanto que en el campo anterior se observaba, en correspondencia, una zona de circuli apretados. A partir de la quinta marca, se hizo difícil la identificación de marcas, ya que éstas aparecían como zonas donde los circuli aparecían discontinuos o directamente faltaban (figura 2.3).

2.2.2 Retrocálculo de tallas

Para el retrocálculo de las tallas a la época de marcación, se estudió la relación entre el radio de la escama (S) y el largo total (L). Para ello se probaron distintos ajustes de los datos: lineal, curva exponencial y parábola. Con todos se obtenían altos coeficientes de correlación, pero ninguno daba un buen ajuste para los valores de tallas menores. Por eso se probó con un ajuste a una potencial modificada (Hile, 1970):

$$L = a + b S^c$$

donde: a, b y c son los parámetros de ajuste.

Con el que se obtuvo un buen ajuste para todas las tallas. Para estimar los valores de las constantes se fijaron primero valores arbitrarios de a, se linealizó la ecuación:

$$\log (L - a) = \log b + c \log S$$

y se calcularon b y c por mínimos cuadrados y los coeficientes de determinación (R^2) para cada valor de (a). Se eligieron los tres

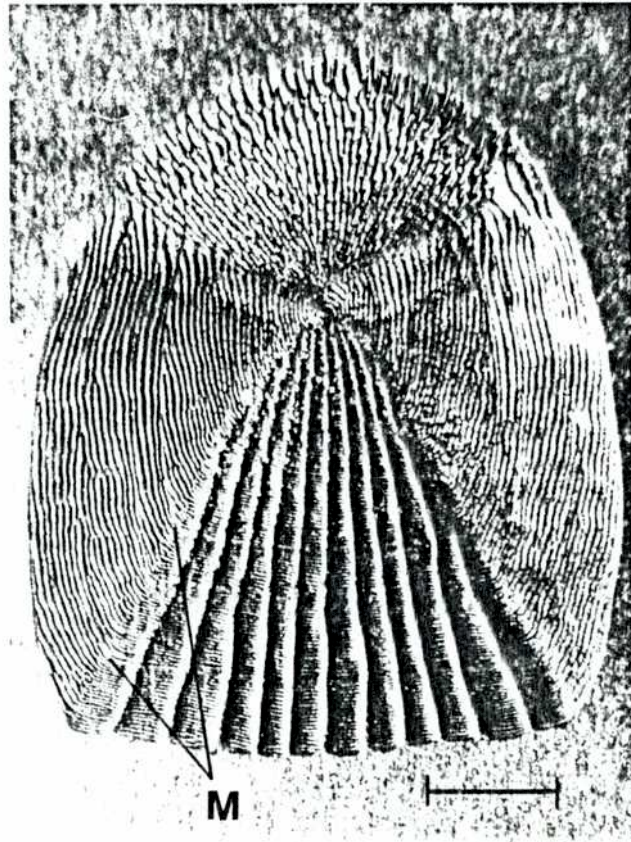


Figura 2.2: Escama de un ejemplar de 270 mm de largo total, con dos marcas (M). Ver explicación en el texto. Escala: 1 mm.

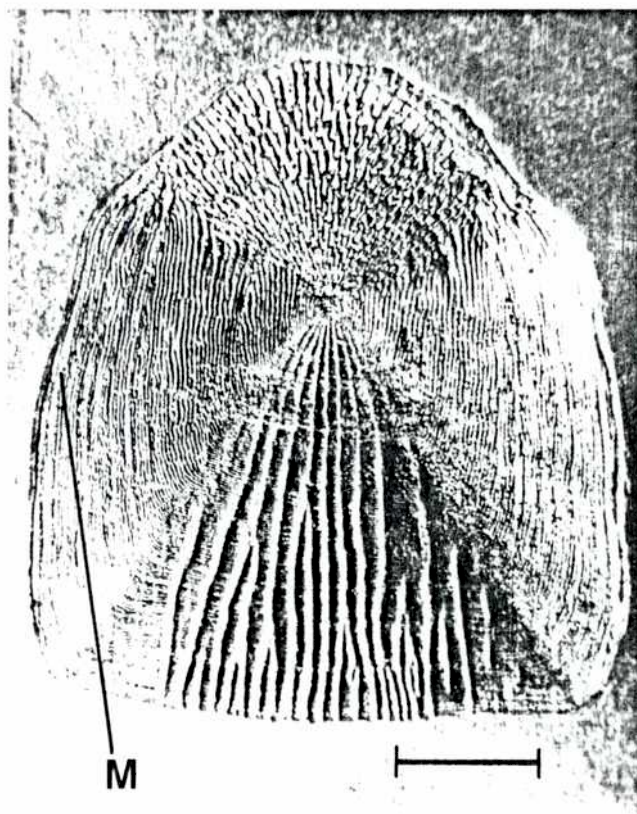


Figura 2.3: Escama de un ejemplar de 565 mm de largo total, con siete marcas. Se puede ver una marca (M) donde los circuli aparecen discontinuos o directamente faltan. Ver explicación en el texto. Escala = 2 mm.

valores de (a) que daban los R^2 más altos y se repitió la operación con nuevos valores intermedios. Se iteró sobre (a) hasta obtener valores de R^2 iguales hasta el cuarto decimal.

Con los parámetros así obtenidos, se retrocalcularon las tallas alcanzadas por los individuos a las distintas marcas que presentaban en la escama, corrigiendo en cada caso la ecuación y calculando un nuevo c (c') para cada ejemplar:

$$l(i,n) = a + b s(i,n)^{c'}$$

tal que:

$$c' = \frac{\log (L(i) - a) - \log b}{\log S(i)}$$

donde: $l(i,n)$ es la talla retrocalculada al momento de aparición de la marca n, del individuo i

$s(i,n)$ es el radio de la marca n, del individuo i

$L(i)$ es el largo total actual del individuo i

$S(i)$ es el radio total actual de la escama del individuo i

a y b son los parámetros de ajuste calculados anteriormente

2.2.3 Adjudicación de edades

Para la adjudicación de edades a cada marca, se siguió el criterio propuesto por Freyre y Sendra (1987), basado en la probabilidad de aparición de una marca. Si se toma la distribución de frecuencias de los valores de las distancias al foco a las que aparecen las marcas, se tiene la probabilidad de aparición de marcas. Si se descompone esa distribución de frecuencias en sus

componentes unimodales, cada componente indica la probabilidad de aparición de cada una de las marcas por separado. En base a esta distribución de probabilidades, se puede adjudicar la edad a cada marca.

Se analizaron las distribuciones de frecuencias de distancias de aparición de marcas, agrupadas en intervalos de 2 mm, y las de tallas retrocalculadas, agrupadas en intervalos de 1 cm. Se descompusieron las distribuciones polimodales en sus componentes unimodales, por el método de Cassie (1954), usando una adaptación para microcomputadoras (Guerrero y Tablado, 1985). Se obtuvieron así los valores de las medias individuales, sus desvíos standard y el número de individuos por moda.

Para la adjudicación definitiva de la edad a cada marca, se analizaron las dos distribuciones, la de marcas y la de tallas retrocalculadas, tomando como criterio que la marca y su respectiva talla retrocalculada, estuvieran en modas homólogas. Este criterio se siguió en la mayoría de los casos. Debido a la superposición de valores entre modas adyacentes, para las marcas de edades mayores que 5 se tomó directamente el número de marcas. Con este método se evitaría adjudicar edades erróneas a aquellas marcas de individuos que, por uno u otro motivo, hayan salteado alguna marca o tengan marcas supernumerarias.

2.2.4 Análisis del incremento marginal

Para analizar la periodicidad de las marcas se estudió el desarrollo del incremento marginal de la escama, entre la última marca y el borde, a lo largo del año. Con los datos

corregidos de marcas y los radios totales, se calculó el cociente de la distancia observada ($d(n)$) entre la enésima marca ($s(n)$) y el borde de la escama (S) y la distancia teórica ($D(n)$):

$$I = \frac{d(n)}{D(n)}$$

donde:

$$d(n) = S - s(n)$$

y la distancia teórica esperada entre la enésima marca y la siguiente fue calculada a partir de una curva de Von Bertalanffy:

$$D(n) = S_{\infty} \left((1 - e^{-z(n+1 - n_0)}) - (1 - e^{-z(n - n_0)}) \right)$$

donde: S_{∞} , z y n_0 son los parámetros de la curva de Von Bertalanffy, ajustada a los datos de radios de marcas en escamas.

Estos parámetros fueron calculados por el método iterativo de Allen (1966).

Para evitar adjudicar un valor apriori de n y entonces calcular $D(n)$ sólo en función del radio de la última marca, se reemplazó n en la fórmula anterior:

$$n = (1 / -z) \log_{(e)} (1 - s(n) / S_{\infty}) + n_0$$

quedando entonces:

$$D(n) = S_{\infty} \left((1 - s(n) / S_{\infty}) - (1 - s(n) / S_{\infty}) e^{-z} \right)$$

$$D(n) = S_{\infty} (1 - s(n) / S_{\infty}) (1 - e^{-z})$$

Con las distancias observadas ($d(n)$) y los $D(n)$ obtenidos se calcularon las medias de I para cada mes y sus desvíos standard.

2.2.5 Ajuste de los datos a la curva de crecimiento de Von Bertalanffy

Establecida la periodicidad de marcación en la escama y una vez descartadas las marcas que presentaban discrepancias, se calcularon las tallas medias retrocalculadas a cada marca (ver 2.2.3) y sus respectivos desvíos standard. Se le adjudicó la edad cronológica a cada marca y se ajustó una curva de Von Bertalanffy, por el método de Allen (1966), a los datos individuales de tallas retrocalculadas a cada edad:

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

2.2.6 Relaciones Largo-Peso

Se estimaron las curvas largo (L) vs. peso (W) para cada año en particular y una para todos los datos en conjunto:

$$W = a L^b$$

transformando los datos logarítmicamente se tiene:

$$\log W = \log a + b \log L$$

estimando los parámetros de ajuste por mínimos cuadrados, usando la regresión funcional (Ricker, 1973).

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Retrocálculo de tallas

En la figura 2.4 se puede ver el gráfico de dispersión de los datos originales de la relación entre el radio de la escama (S) y el largo total (L) y los valores de los parámetros de la curva ajustada a los datos fueron:

$$L = 28,4 + 1,285 S^{1,2205}$$

con un $R^2 = 0,9649$.

En las figuras 2.5 y 2.6 se pueden ver las distribuciones de frecuencias de distancias de aparición de marcas en escamas y de tallas retrocalculadas, con sus respectivas descomposiciones en curvas unimodales. Los resultados de la descomposición de modas para la distribución de marcas fueron:

MEDIA	D. STD.	N
23,90	5,33	37
43,91	6,89	274
66,59	5,39	211
83,69	5,02	161
97,83	4,31	101
108,93	3,31	12
117,00	3,10	6
124,00	0,40	2

y para las tallas retrocalculadas:

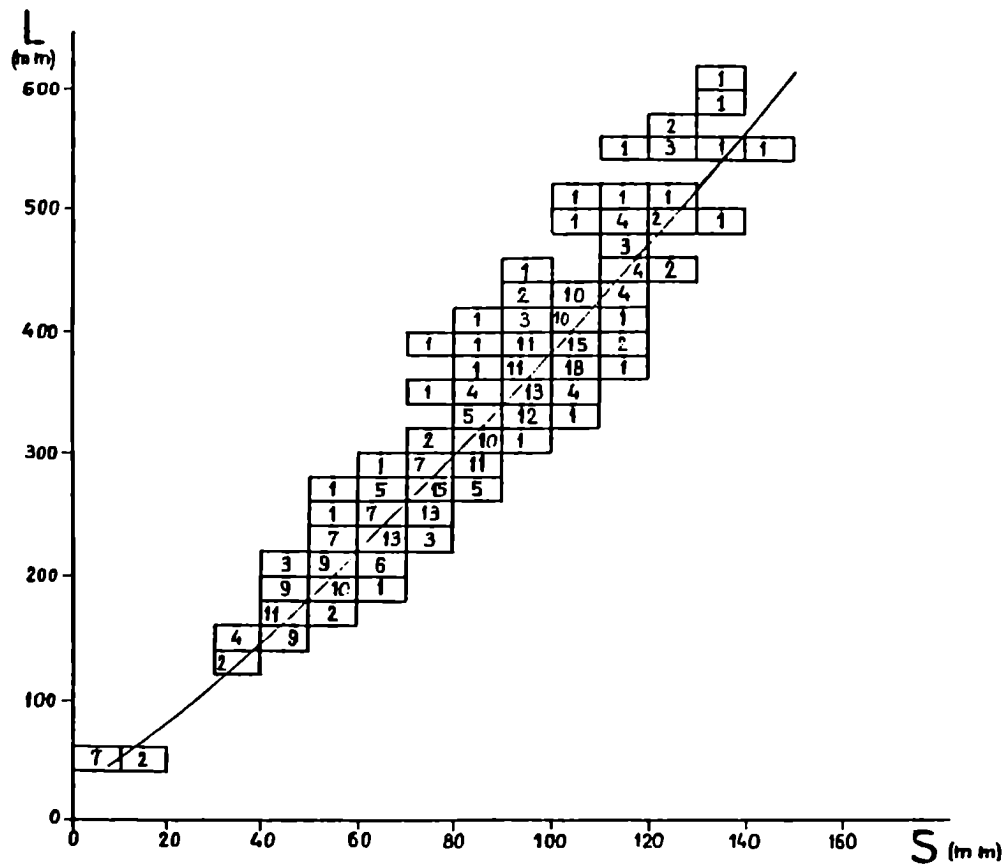


Figura 2.4: Gráfico de la relación entre el largo total (L) y el radio de la escama (S) y curva ajustada.

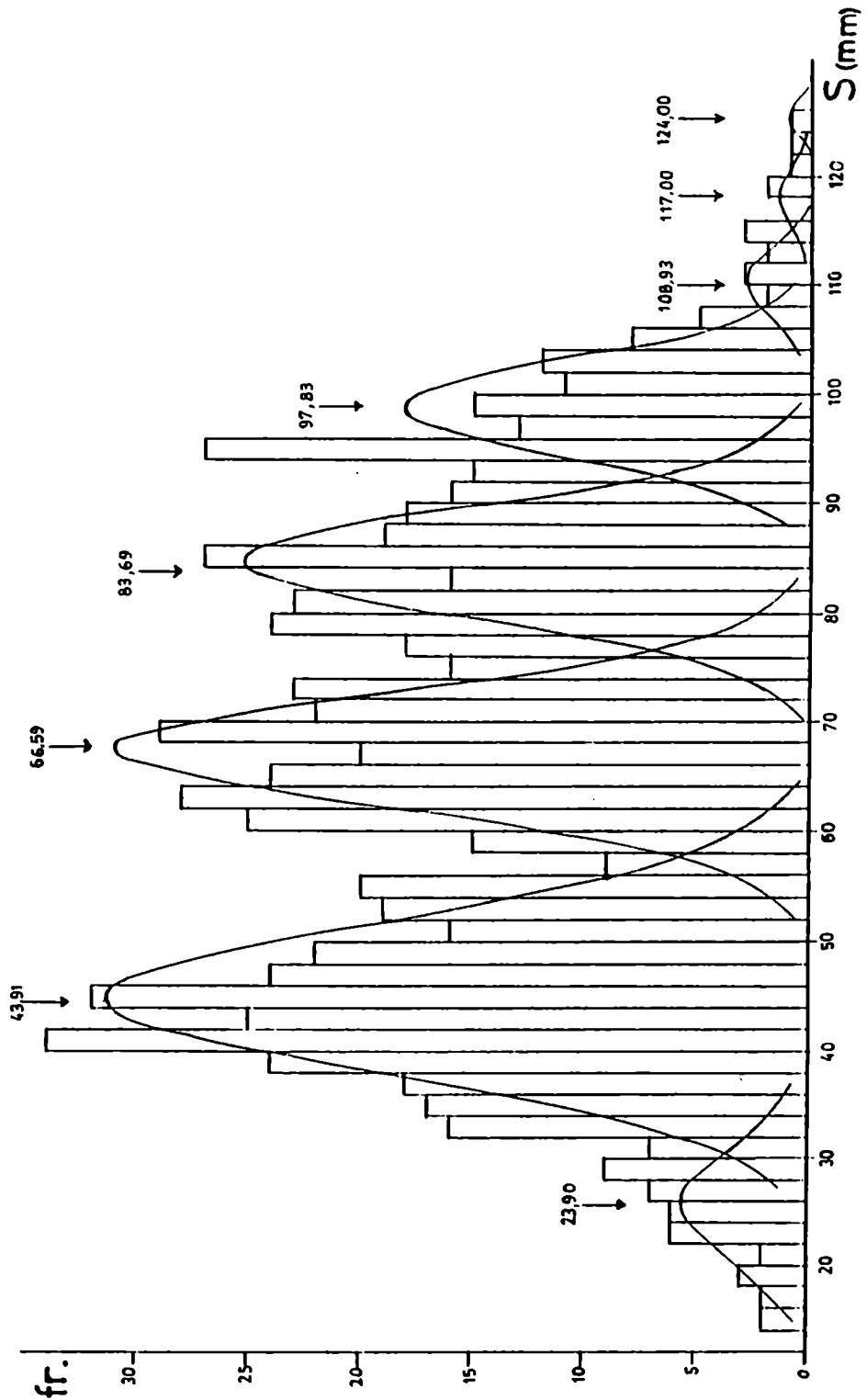


Figura 2.5: Distribución de las frecuencias de distancias de aparición de marcas en escama (S) y normales teóricas ajustadas.

MEDIA	D. STD.	N
9,06	1,64	26
15,89	2,92	307
24,47	2,13	197
31,37	2,52	169
36,98	1,29	71
41,83	1,38	22
46,84	0,86	7
51,43	0,30	4
54,50	0,10	1

El número de modas despejado para las marcas y para las tallas retrocalculadas no coincidió, para las tallas se despejó una moda más. Ésto se debería a que las últimas marcas presentan una gran superposición y el método de descomposición, que implica la agrupación de datos por intervalos, no permite discriminarlas como modas separadas.

En las dos distribuciones se ve que la primera moda, 24,89 mm en las marcas y 9,06 cm en las tallas retrocalculadas, tiene una muy baja frecuencia de aparición y un menor desvío standard, comparada con la moda siguiente. Es de esperar que la marca del primer año sea la más representada, porque se supone que está presente en todos los individuos que marcaron por lo menos una vez. Se espera, también, que presente un mayor desvío medio, ya que la cohorte de 1 año es la que se encuentra más cercana en tiempo a la época de desove, y siendo éste un período más o menos extenso, habría una gran dispersión en las tallas por las diferencias en la fecha de nacimiento y tasa de crecimiento entre los individuos. Dispersión que disminuye a medida que crecen los integrantes de la cohorte, tal como se puede ver a partir de los desvíos standard hallados para edades sucesivas, tanto en las marcas como en las tallas retrocalculadas. Por su bajo desvío y

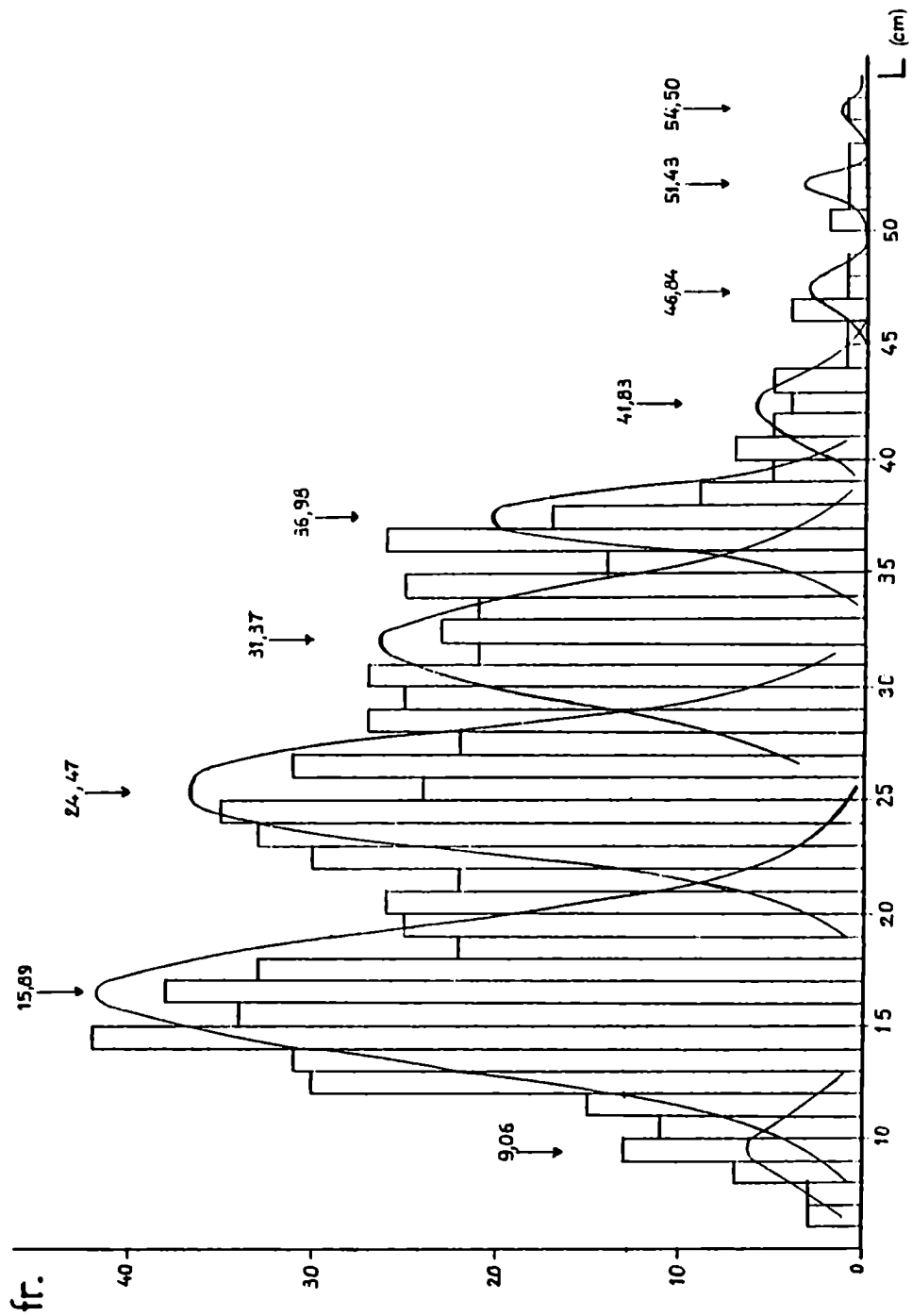


Figura 2.6: Distribución de frecuencias de tallas retrocalculadas (L) curvas normales ajustadas.

frecuencia de aparición, se consideró que esa primera marca no representaba una marca verdadera, sino que se trataba de una marca supernumeraria, y como tal fue tratada en los individuos en que aparecía.

2.3.2 Incremento marginal

Luego del análisis de las dos distribuciones de frecuencias, se revisaron los datos originales de marcas y se descartaron aquellas que no se consideraron marcas verdaderas. Con los datos así corregidos, se calcularon los valores medios del incremento marginal standarizado (I) para cada mes y sus respectivos desvíos standard (figura 2.7). Para el cálculo de las distancias teóricas esperadas (D(n)), se estimaron los valores de los coeficientes de una curva de Von Bertalanffy, ajustada a los datos corregidos de marcas, obteniéndose los siguientes resultados:

$$S_{\infty} = 147,48$$

$$z = 0,2369$$

$$n_0 = -0,5051$$

En la figura 2.7 se puede ver el desarrollo del incremento marginal a lo largo del año. Para el mes de julio no se tuvo datos. Se observa un aumento del valor medio entre los meses de enero y abril y una caída del mismo entre mayo y junio, manteniendo en el resto del año un valor más o menos constante cercano a 0,5. Del análisis de este gráfico se puede concluir que existe una sola época de marcación al año, que estaría comprendida entre los meses de junio a julio.

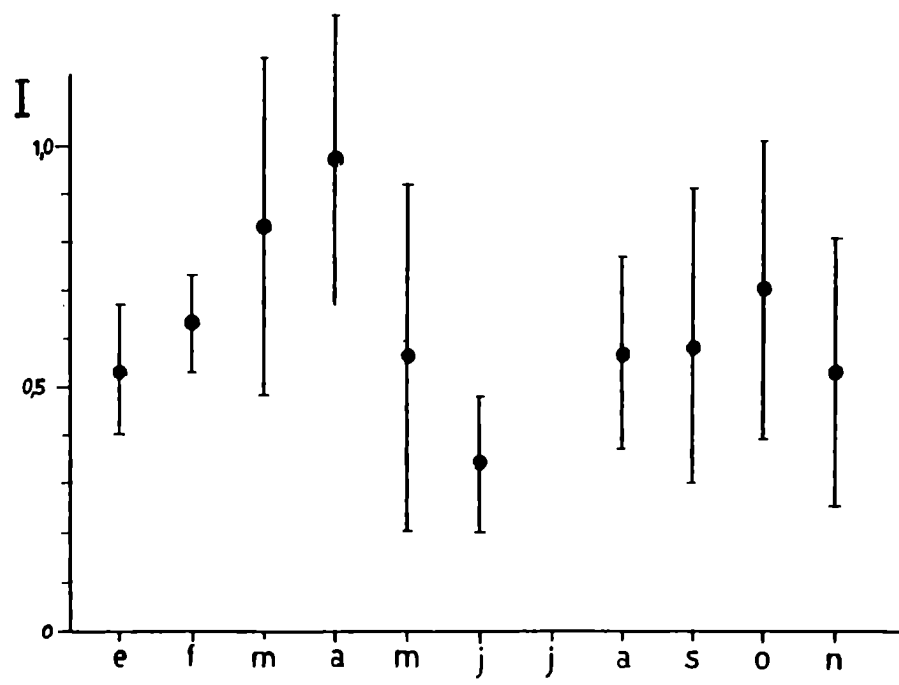


Figura 2.7: Gráfico de la evolución del incremento marginal (I) a lo largo del año. Las barras verticales representan dos desvíos standard.

2.3.3 Curva de crecimiento de Von Bertalanffy

Una vez que se determinó que la marca en escama tenía una periodicidad anual, se adjudicaron las edades cronológicas respectivas a cada talla retrocalculada, cuyos valores medios fueron (figura 2.8):

EDAD	TALLA (mm)	D. STD.	N
1	157,1	21,70	231
2	241,3	21,15	188
3	308,8	20,09	137
4	360,8	18,34	91
5	412,9	18,96	25
6	459,0	17,73	7
7	505,0	12,19	4
8	536,0		2

El ajuste de la curva de Von Bertalanffy (figura 2.8) obtenido fue:

$$L(t) = 681,28 \left(1 - e^{-0,16818 (t - (-0,5708))} \right)$$

Desvio Std. L_{∞} = 29,513
 Desvio Std. K = 0,0126
 Desvio Std. t_0 = 0,0515

2.3.4 Relaciones Largo-Peso

Los resultados de las curvas Largo-Peso para cada año y para todos los datos en conjunto fueron:

1982:	$W = 7,5731 \cdot 10^{-6} L^3,06694$	$N = 930$	$R^2 = 0,9720$
1983:	$W = 1,1549 \cdot 10^{-5} L^2,99823$	$N = 738$	$R^2 = 0,9393$

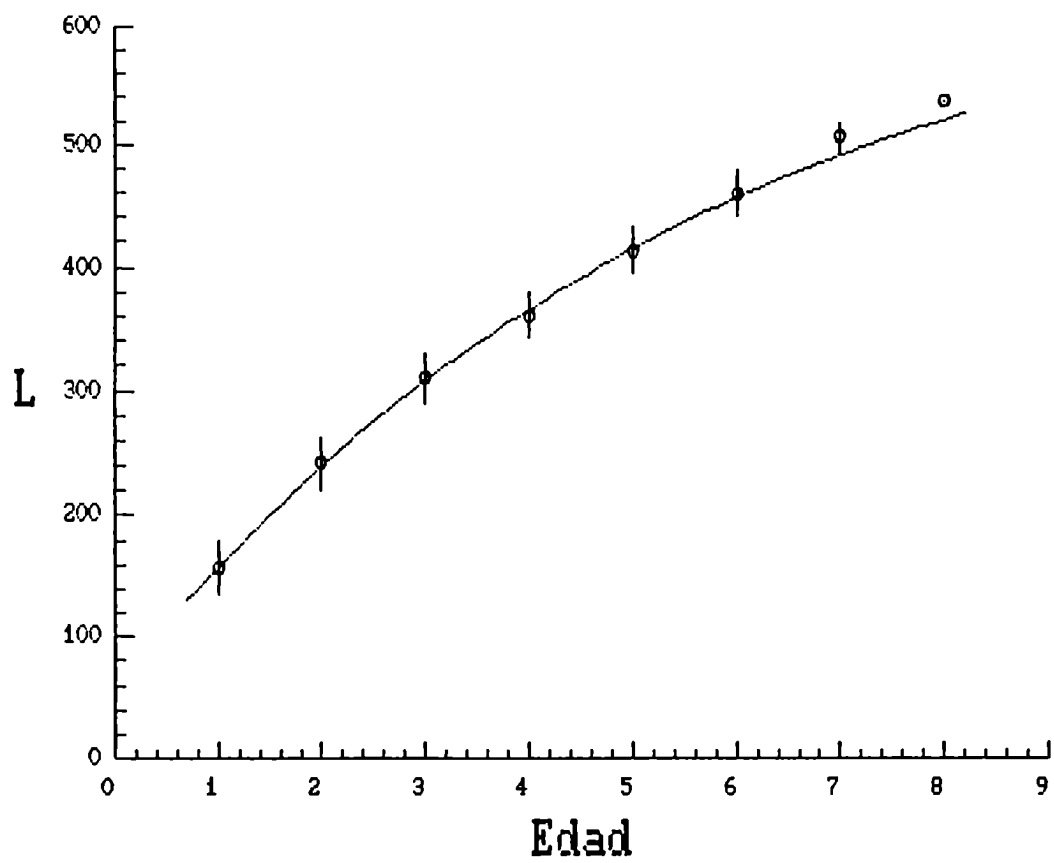


Figura 2.8: Tallas retrocalculadas (L), en milímetros, a cada edad, en años, y curva teórica ajustada. Las barras verticales representan dos desvíos standard.

CAPITULO 2. CRECIMIENTO

1984:	$W = 1,1234.10^{-5}$	$L = 3,00967$	$N = 1080$	$R^2 = 0,9688$
1985:	$W = 9,2528.10^{-6}$	$L = 3,03261$	$N = 905$	$R^2 = 0,9251$
'82-'85:	$W = 1,0005.10^{-5}$	$L = 3,02205$	$N = 3653$	$R^2 = 0,9598$

2.4 DISCUSION

2.4.1 Validez del uso de la escama para la determinación de la edad

A partir de los resultados obtenidos se puede considerar que la utilización de la escama es un método válido para la determinación de la edad en la perca bocona. La recolección del material en el campo y su posterior tratamiento en el laboratorio es sencillo y no presenta mayores complicaciones metodológicas.

Para el retrocálculo de tallas a cada edad a partir de las marcas en escamas, es necesario, como ya se mencionó anteriormente, conocer la relación entre el radio de la escama y la longitud de los individuos. Esta relación fue calculada y se obtuvo un ajuste curvilíneo, que ya había sido usado por otros autores (Fry, 1943, Hile, 1970, Bagenal y Tesch, 1978). El cálculo de un c^2 para cada individuo es lo mismo que aplicar la relación de Fraser y Lee (Fraser, 1916 y Lee, 1920) para la ecuación transformada logarítmicamente, y que lo único que se supone constante es la ordenada al origen. Si no se consideraran los datos de las escamas de tallas menores a 130 mm, que no son atrapadas por las redes agalleras utilizadas, un ajuste lineal también daría una buena estimación de las tallas retrocalculadas mayores a 130 mm. Sin embargo, se estaría subestimando la talla a la edad de un año, por lo que se consideró que el modelo elegido era el que mejor ajustaba a los datos originales en todos los intervalos de talla.

La periodicidad anual de la marca quedó demostrada por la

evolución anual del borde de la escama. Se vió que en el año existe una sola época de marcación, comprendida entre los meses de junio y julio, en correspondencia con la época invernal y el inicio del ciclo de maduración. Sin embargo, el índice de incremento marginal calculado, presenta desvíos standard grandes para la época invernal y principios de primavera, pudiéndose deber esto a que la marcación no sea totalmente sincrónica para toda la población, existiendo diferencias entre las distintas clases de edad. Debido al escaso número de ejemplares por intervalo de talla por mes, esto no pudo ser confirmado, ya que se necesitaría tener bien representadas todas las tallas, todos los meses, como para poder determinar si existen diferencias en la época de marcación con la talla.

Además de considerar la periodicidad de la marca, se consideró importante verificar que ésta ocurra todos los años. Se adoptó entonces, el criterio de Freyre y Sendra (1987), para la interpretación de marcas de crecimiento. Ésto se justifica al considerar la aparición de una marca anterior a la del primer año en algunos individuos, lo que hubiera llevado a asignarles edades erróneas. Además, algunos ejemplares de edades avanzadas (6 o más años), presentaban la parte central de la escama muy calcificada, por lo que no se reconocían marcas en esa zona, si no se hubieran interpretado las marcas con una base probabilística de aparición, a estos individuos se les habría asignado una edad menor, sobrestimando su talla a cada edad.

La validación de un método de asignación de edades, una vez determinada la periodicidad de aparición de marcas en la

escama, se debe realizar, en lo posible, a través de un método que no implique el uso de otra estructura ósea, que puede estar influida por los mismos fenómenos que afectan a la primera, desvirtuando así, el sentido de la validación. El uso del método de Petersen, requiere contar con algún estimador de la distribución de tallas de la población. Las distribuciones de tallas de las muestras obtenidas con redes agalleras presentan desviaciones debido a la selectividad de estas artes, por lo que no se las puede usar directamente para estimar la distribución de la población. Sin embargo es posible estimar dicha selectividad y corregirla, obteniéndose estimaciones de la distribución de la población para su comparación con los datos de crecimiento a partir de la escama (ver Capítulo 4. Mortalidad y Producción).

2.4.2 Comparación con otros resultados

En la literatura, hasta el momento no existen muchos trabajos sobre crecimiento de percíctidos (Ringuelet et al., 1967 y López et al., 1981, 1982 y 1987). En un trabajo anterior realizado por mí sobre la misma especie (Guerrero, 1984), se determinó la edad por lectura de otolitos, pero se utilizaron individuos procedentes de distintas localidades y no se validaron los resultados con otro método, por lo que su valor comparativo es relativo. Además, realicé un estudio de crecimiento comparativo para la perca de boca chica (Percichthys trucha), para cuatro ambientes lénticos de la provincia del Chubut (Guerrero, en prensa). En este último trabajo se obtuvieron resultados de crecimiento en relación con la productividad potencial de los ambientes. Las constantes de la

curva de Von Bertalanffy encontradas variaron desde valores de 0,137 a 0,325 para la tasa instantánea de crecimiento (K), y los largos infinitos (L_{∞}) entre 370 y 721 mm. Las mayores edades encontradas estuvieron entre 6 y 9 años. Estos resultados son comparables a los encontrados para la perca bocona del embalse Ramos Mexía.

El crecimiento, es el resultado del balance de entradas y salidas que tienen los individuos. Estas entradas están en relación directa con el medio que habitan. Se han descrito relaciones entre el crecimiento y distintos factores ambientales, tales como la temperatura (Le Cren, 1958; Coble, 1966; Sule, 1981; Diana, 1984 y Muller y Meng, 1986), el estado trófico de los ambientes (Campbell, 1971; Shafi y Maitland, 1971; Ryan y Harvey, 1977; Donald et al., 1980 y Fivnicka, 1982), la interacción entre especies (Burrough y Kennedy, 1978; Campbell, 1979 y Cryer et al., 1986), las relaciones intraespecíficas (Jobling, 1985 y Jobling y Reinsnes, 1986) y la densidad poblacional (Havey, 1980; Donald y Anderson, 1982; Henderson, 1985 y Hume y Parkinson, 1987). Muchos de estos trabajos se han realizado comparando el crecimiento en ambientes distintos. Reckahn (1986) y Cone et al. (1986) encontraron relaciones entre el crecimiento de los peces y el nivel de las aguas en ambientes lénticos. Reckahn (1986) predice el crecimiento del whitefish (Coregonus clupeaformis) del lago Huron (Canadá), usando como variables independientes la temperatura y el nivel del lago. Cone et al. (1986) encontraron que, para cuatro especies distintas de peces, el crecimiento estuvo directamente relacionado con la intensidad de la inundación

del embalse Texoma (Oklahoma y Texas, USA). Serfa, entonces, importante considerar estos efectos en el estudio del crecimiento de peces en embalses, que además de estar sujetos a las variaciones de nivel propias de los regímenes hídricos de los ríos sobre los que se encuentran, sufren variaciones de nivel por el manejo para el cual fueron construídos (riego, navegación, generación de energía eléctrica, etc). Para este tipo de estudio es necesario contar con bases de datos extendidas en el tiempo, donde el esfuerzo tiene que estar centrado en la continuidad en el el tiempo, más que en la intensidad puntual de los muestreos (Craig, 1980, Henderson, 1984 y Reckahn, 1986). También es necesario que los datos sean tomados en forma standarizada, el tratamiento aquí propuesto parece ser una solución bastante apropiada para la determinación de la edad y crecimiento de esta especie. El retrocálculo de tallas a partir de la escama, dado el grado de coincidencia alcanzado, permitirfa contar con datos suficientes para todos los años, en el caso de que los datos empíricos de crecimiento a partir de las muestras anuales no sean lo suficientemente numerosas, tal como han hecho otros autores (Henderson, 1985 y Reckahn, 1986). Se podrfa tener entonces un mejor conocimiento de las variables que determinan el crecimiento, tanto para una mejor comprensión de los mecanismos involucrados, como para su utilización en modelos de simulación que permitan predecir el comportamiento de las poblaciones, para su eventual aprovechamiento.

CAPITULO 3

REPRODUCCION

3.1 INTRODUCCION

Una parte importante dentro del ciclo de vida de todos los organismos, y uno de los atributos que los define, es su reproducción. Este proceso permite la perpetuación de los organismos en el tiempo, por lo que ha recibido mucha atención por parte de los investigadores y biólogos pesqueros. Así, la fecundidad ha sido estudiada no sólo como una parte del ciclo vital, sino también en asociación con estudios sobre dinámica de poblaciones, características raciales, producción y problemas de reclutamiento-stock (Bagenal, 1978). Bagenal (1978) define tres fecundidades. Fecundidad absoluta es la cantidad de huevos que tiene una hembra antes de desovar. El valor de esta fecundidad depende del tamaño y de la edad de los individuos, por lo que cuando se quiere comparar la fecundidad de hembras de distinto tamaño o edad, se calcula la fecundidad relativa, que es la cantidad de huevos por unidad de peso. Por último, la fecundidad poblacional es la suma de las fecundidades absolutas de todas las hembras en estado reproductivo.

En los trabajos de producción o de dinámica de poblaciones, cuando se confeccionan tablas de vida, es importante calcular la fecundidad específica por edad. Este valor depende de la proporción de hembras por grupo de edad, su fecundidad absoluta y la talla o edad de primera maduración. Sin embargo es sabido que existe una relación mas estrecha entre la talla o el peso y la fecundidad, que entre ésta y la edad. Por eso se analizaron los parámetros de fecundidad, proporción de sexos y primera

maduración en relación con la talla, para luego relacionarlos con la distribución de tallas a cada edad.

Existen varios métodos para la determinación de la fecundidad en peces, siendo tal vez el más usado el método gravimétrico (Bagenal y Braum, 1978) que consiste en tomar el peso de la gónada, separar una porción homogénea de la misma, contar la cantidad de ovocitos presentes en ella, pesarla y llevar la cuenta al total de la gónada. Una de las desventajas de este método es la necesidad de escurrir y secar las muestras, lo que puede llevar a cometer errores en el proceso de pesado, ya que después de sacar el líquido que queda entre los ovocitos, éstos pueden deshidratarse, con la consecuente pérdida de peso. Este error puede variar, dependiendo del tiempo de exposición al aire de los ovocitos, siendo así muy difícil de cuantificar.

Otro método es el volumétrico, el cual consiste en diluir el total de ovocitos en un volumen de agua conocido y, después de agitar para homogenizar la distribución, tomar submuestras de volumen conocido con, por ejemplo, una pipeta de Stempel. Este método es muy similar al usado para el recuento de zooplancton. Sin embargo está sujeto a errores considerables debido a que es muy difícil conseguir una distribución homogénea de los ovocitos, ya que generalmente, aún con una buena agitación, presentan mayor densidad cerca del fondo del recipiente que en la parte superior y en el medio que cerca de las paredes. Este tipo de error tampoco se puede cuantificar, y aumenta si es una sola persona la que debe agitar y tomar la submuestra.

Un método en el cual no se cometen errores, ya que se puede

contar la muestra entera, es el uso de los contadores automáticos, del tipo de los contadores de partículas. La desventaja que tienen es la lentitud para realizar los recuentos y el relativo alto precio que tienen.

Bagenal (1978) enfatiza la necesidad de contar con estimaciones de fecundidad lo menos sesgadas posibles. Muchos autores (Freyre e Iwaszkiw, 1982), han llamado la atención sobre la importancia de considerar la distribución espacial de los ovocitos en las gónadas, y los errores que se pueden cometer en los cálculos de la fecundidad por no considerar este fenómeno. Una de las formas de evitar posibles distribuciones no homogéneas de los ovocitos en la gónada es separar los ovocitos del tejido conectivo que los rodea.

Se propuso, entonces, un método de recuento de ovocitos que, previa homogeneización de la muestra, se toma el volumen ocupado por los ovocitos en una probeta y conteo de una submuestra. Sin embargo hay que considerar el error que se comete en la medida de los volúmenes total y de la alícuota, especialmente en gónadas de gran tamaño donde es necesario usar probetas de distinta capacidad para uno y otro caso, debido al espacio intersticial que queda entre los ovocitos y entre éstos y la pared de la probeta donde se realizan las mediciones. Por lo tanto se analizó el error que se cometería de no considerar los espacios intersticiales, y se propone un método de corrección, para hacer comparables los volúmenes medidos con distintas probetas, independientemente de su tamaño.

3.2 MATERIALES Y METODOS

3.2.1 Tratamiento del material y de los datos

Los ejemplares estudiados provienen de los muestreos realizados con baterías de redes agalleras. Se determinó el sexo y el estadio gonadal macroscópico según una escala arbitraria de madurez relativa (FEECRN, 1981) (tabla 3.1). Durante la época de maduración y reproducción (julio-octubre), se extrajeron los dos ovarios de hembras en estadios IV a VI, que fueron conservados en una solución de formaldehído al 10%.

Para la determinación de la talla a la primera maduración se consideraron los estadios reproductivos de 231 hembras, cuyos largos totales oscilaron entre 180 y 590 mm, capturadas en los meses pico de reproducción (agosto y septiembre) de los años 1983, 1984 y 1985, a los efectos de asegurarse encontrar la mayor cantidad posible de hembras en maduración. Se agruparon, según intervalos de talla de 10 mm, las hembras que no presentaban signos de maduración (estadios I y II) por un lado, y las que estaban en estadios entre III y VIII (principios de maduración y regresión ovárica, respectivamente) por otro. Se obtuvo el porcentaje de hembras con signos de maduración en cada intervalo de talla y se ajustó una curva logística a los datos:

$$M = \frac{100}{1 + m e^{-a L}}$$

donde: M es el porcentaje de hembras maduras por intervalo de talla

L es la talla media del intervalo

m y a son constantes de ajuste

Para el ajuste la asíntota se consideró fija e igual a 100. Los parámetros m y a fueron calculados por el método de ajuste no lineal de Schnute (1982).

Se analizó la proporción de sexos por intervalos de talla de 10 mm, para cada año y para todos los años en conjunto.

3.2.2 Corrección propuesta para el método volumétrico

Con el objeto de estimar el error debido a los espacios intersticiales que quedaban entre los ovocitos y entre éstos y las paredes de la probeta, se analizó la disposición que tendrían suponiendo que los ovocitos eran esféricos y la probeta cilíndrica.

Según Sloane (1984), hace tiempo que se sabe que la forma de acomodar la mayor cantidad de esferas en el espacio es el empaquetamiento cúbico centrado en las caras. En el mismo, una esfera está rodeada tangencialmente por otras doce. En un empaquetamiento infinito, las esferas ocupan, aproximadamente, un 77,96% del espacio total. Pero en un caso de empaquetamiento finito, como el de esferas dentro de un cilindro, esta relación cambia, ya que hay que considerar los espacios que quedan entre las paredes del contenedor y el contenido.

En un cilindro, las esferas se disponen en capas. Introduciendo cierta simplificación, se puede considerar que en una de ellas, el centro está ocupado por una esfera y en la siguiente, por un espacio (figura 3.1), y así sucesivamente. De

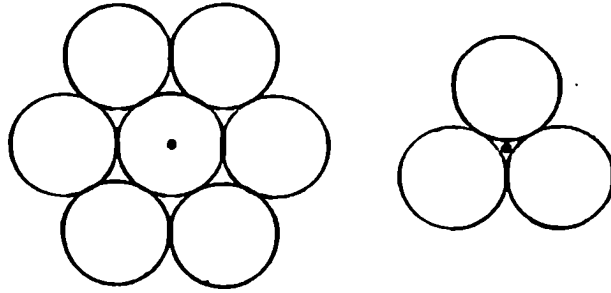


Figura 3.1: Configuraciones de centrado de cada una de la dos semicapas. El punto indica la posición del centro del círculo base.

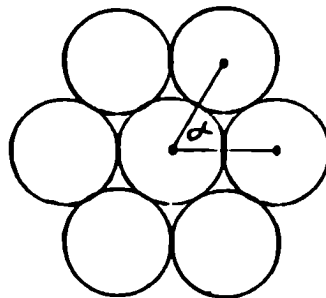


Figura 3.2: Angulo α entre dos semicapas sucesivas.

esta manera, se puede tomar como unidad una bicapa y el problema se reduce a saber cuántas esferas de radio r componen esa bicapa, considerando distintos contenedores de base de radio R . O dicho de otra forma, cuántos círculos de radio r entran dentro de otro de radio R , siendo $R \geq r$, considerando las dos posibilidades de centrado y distintas relaciones de R/r .

Esto último se estimó a partir de un programa de computadora que generaba, para cada tipo de centrado, las matrices ortogonales de la posición de cada centro de círculo de radio r , sabiendo que la distancia entre el centro de dos círculos adyacentes es de $2r$ y que el ángulo α (figura 3.2) es siempre 60° , siendo el origen de los ejes el centro del círculo de radio R . A partir de estas matrices de posición, calculaba las matrices de distancias (d) desde el centro del círculo base al centro de cada círculo menor, transformando las coordenadas ortogonales originales en coordenadas polares. Dado que el menor R que puede contener a una determinada esfera es $d+r$, se ordenaron los datos por d y se generó un archivo de R vs. N , tal que N es el número de casos donde $d+r \leq R$, para valores enteros de N . Como se tomó r igual a 1, este archivo representa, entonces, los valores de R/r donde entran exactamente N esferas, habiendo siempre, por lo menos, una esfera tangente a la pared del contenedor.

Entre el enésimo valor de R/r calculado de esta forma y el siguiente, N se mantendría constante, aceptando las simplificaciones anunciadas, ya que no habría espacio para acomodar otra esfera (figura 3.3.a).

Se calcularon todos los N sucesivos para los valores desde

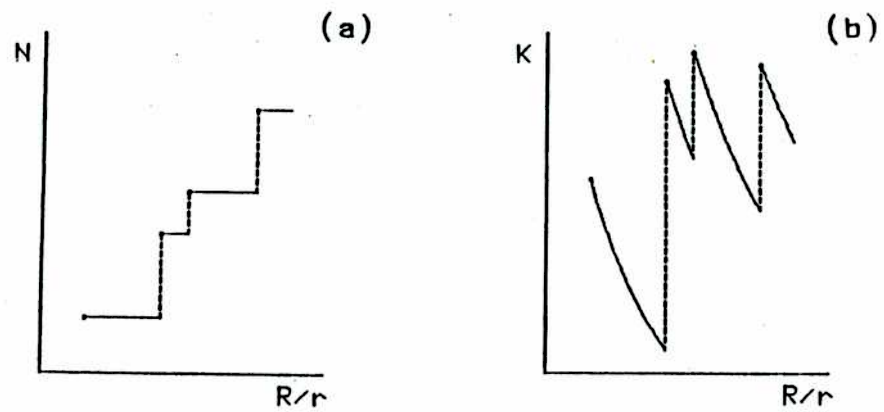


Figura 3.3: Esquema de las funciones de N vs R/r (a) y K vs. R/r (b).

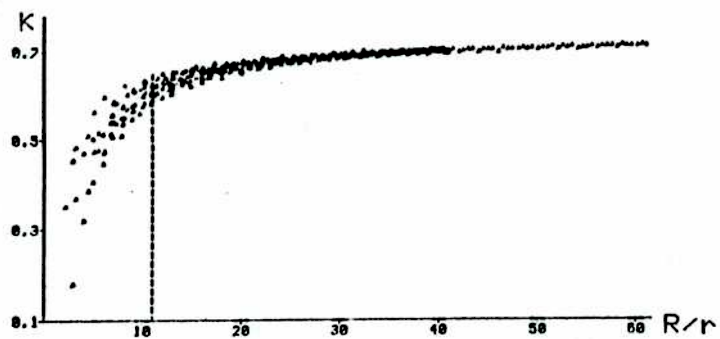


Figura 3.4: Gráfico de los valores de K vs. R/r . Están graficados los valores de K considerando los $N(i)$ y $R/r(i)$ y también los $N(i)$ y $R/r(i-1)$, hasta los valores de $R/r \leq 41$, después sólo $N(i)$ y $R/r(i)$. La línea punteada marca el valor $R/r = 11$.

$R/r = 2,1547$ hasta $R/r = 41$ y a partir de este valor se adoptó un incremento fijo de 0,5 para R/r mayores, hasta $R/r = 61$.

Luego se procedió a calcular la relación entre el volumen de las esferas y el cilindro que las contiene, que se expresó como:

$$K = \frac{\text{Vol esferas}}{\text{Vol cilindro}} = \frac{4/3 r^3 \pi N C}{\pi R^2 H}$$

donde: r es el radio de las esferas

R es el radio del cilindro contenedor

N es el número de esferas por bicapa

C es el número de bicapas

H es la altura que ocupan las esferas

H se puede expresar como:

$$H = (2C - 1) r \sqrt{4 - 1/\cos^2 30} + 2r$$

donde $r \sqrt{4 - 1/\cos^2 30}$ es la distancia entre el plano que pasa por los centros de una semicapa y el que pasa por los de la semicapa que está por encima.

Si C es grande, es decir H es lo suficientemente grande con respecto a r , se puede decir que:

$$H \cong 2C r \sqrt{4 - 1/\cos^2 30}$$

quedando:

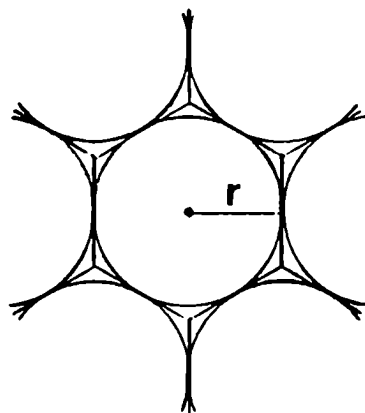


Figura 3.5: Esquema de la proyección de la esfera y hexágono que la contiene.

$$K = \frac{4 \pi r^3 N C}{R^2 C r \sqrt{4 - 1/\cos^2 \theta}}$$

Si llamamos $g = \sqrt{4 - 1/\cos^2 \theta}$ y simplificamos, nos queda:

$$K = \frac{2 N}{3 (R/r) g} \quad (1)$$

Dado que N se ha definido como el número de esferas que caben para una determinada relación R/r , y la condición simplificadora de que se incorpora una esfera completa por lo menos, N resulta ser una función discontinua de R/r (figura 3.3.a) al igual que K , que por otra parte transcurre por segmentos hiperbólicos en lugar de mantenerse constante (figura 3.3.b).

Se ensayaron diversos modelos de ajuste para ambas funciones que, sin ser discretos, aproximarán a alguna de las relaciones que describen aquellas. La forma discontinua de la función estudiada invalida cualquier ajuste continuo que se pretenda hacer sobre el rango total de los datos considerados, resultando menos preciso hacia valores menores de R/r . Sin embargo, se puede tomar el valor de $R/r = 11$, a partir del cual se podría usar un ajuste estadístico continuo, para obtener datos aproximados de N o K (figura 3.4).

El ajuste conseguido se basa en considerar que la superficie ocupada por la proyección de cada esfera repartiendo los espacios

intersticiales, coincidiría con la del hexágono asociado con apotema igual al radio de la esfera (figura 3.5) y que una estimación aproximada de N viene dada por:

$$\hat{N} = \frac{\text{Sup. círculo base}}{\text{Sup. hexágono asociado}}$$

Sabiendo que el lado del hexágono es:

$$l = r / \sqrt{0,75}$$

$$\text{Sup. hexágono asociado} = 3 r^2 / \sqrt{0,75}$$

y nos queda:

$$N = \frac{2 \pi R^2}{3 r^2 / \sqrt{0,75}} = 2/3 \pi \sqrt{0,75} (R/r)^2 \quad (2)$$

Se graficaron, en función de R/r , \hat{N} calculado por esta función y N a partir del archivo generado anteriormente (figura 3.6). Del análisis de este gráfico, surgió la necesidad de estudiar las distancias entre ambas curvas, tanto en el eje de las ordenadas, como en el de las abscisas, para buscar así el modelo continuo para estimar N o K en función de R/r .

3.2.3 Estimación de la fecundidad

Para el estudio de la fecundidad, se examinaron los ovarios de 43 hembras en estadio de maduración IV y V, capturadas en 1983 y 1984. Con el doble propósito de evitar posibles efectos de

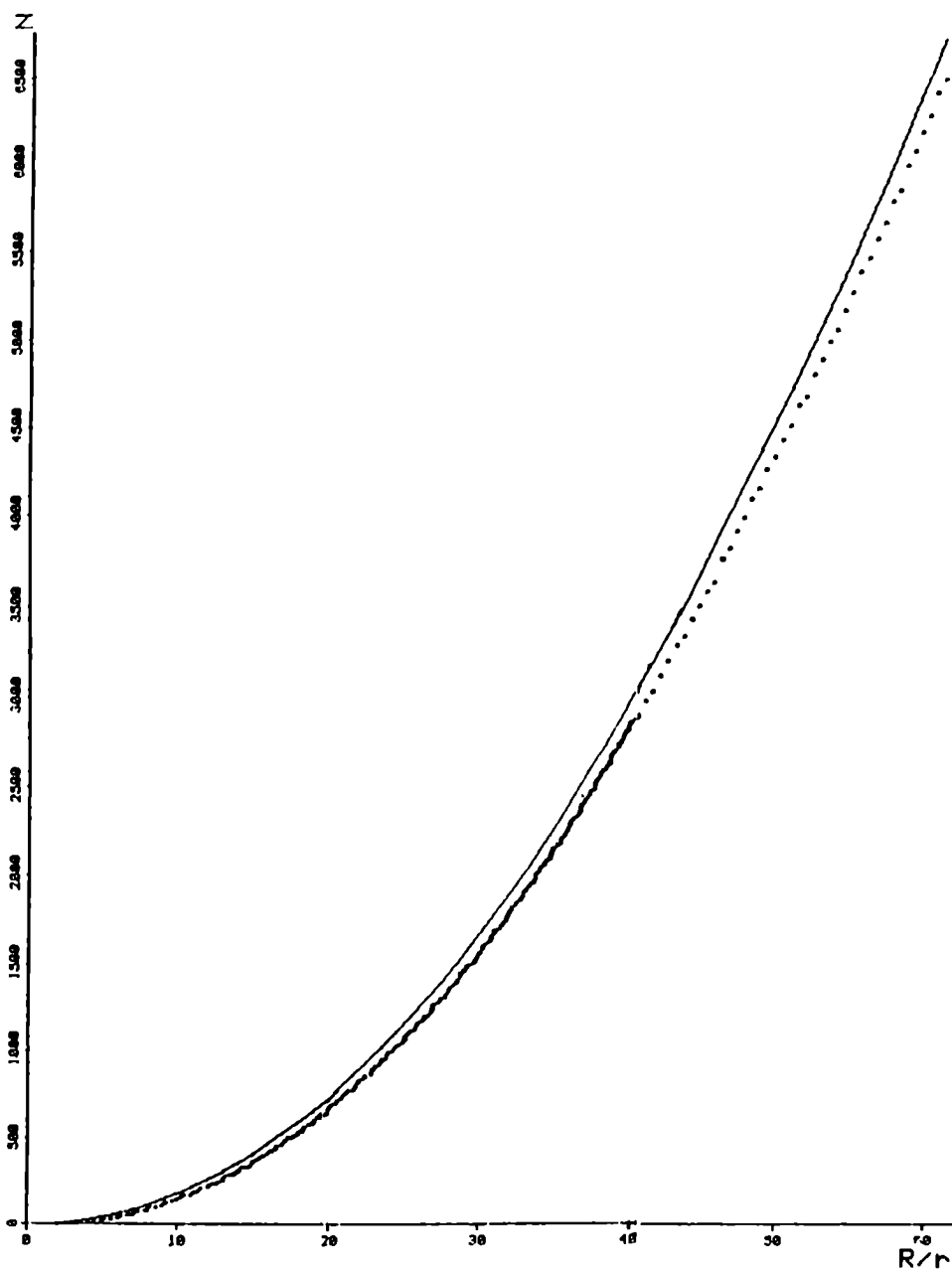


Figura 3.6: Gráfico de los valores N vs. R/r (puntos). La línea llena representa la función que estima N .

distribución diferencial de los ovocitos dentro de los ovarios (Freyre e Iwaszkiw, 1982), y eliminar los componentes conectivos presentes. Se retiró la túnica albugínea de los ovarios y se separaron los ovocitos del estroma ovárico por agitación. Los ovocitos remanentes en el tejido conectivo fueron removidos luego manualmente. Los pequeños restos de tejido conectivo se eliminaron agitando la muestra y retirando el sobrenadante, repitiendo el proceso en sucesivos lavados.

Para la estimación de la fecundidad se empleó el método propuesto por Iwaszkiw y Freyre (1980) utilizando una cámara de recuentos de 70 x 70 x 1,5 mm, dividida en 196 cuadrículas de 5 mm de lado cada una. El volumen de la alícuota de cada muestra fue medido en una probeta de 10 ml. Para los volúmenes totales se emplearon probetas de distintas capacidades. Se modificó el programa de computación propuesto por estos mismos autores. Esta modificación incluye la corrección en la medición de los volúmenes de ovocitos tratada anteriormente.

El valor de la fecundidad se obtuvo según:

$$F = \frac{\bar{x} \cdot N \cdot V_t \cdot K_t}{V_a \cdot K_a}$$

donde: N es la cantidad de cuadrículas de la cámara
 \bar{x} es el promedio de ovocitos por cuadrícula
 Va es el volumen de la alícuota
 Vt es el volumen total de los ovarios homogenizados
 Ka es el factor de corrección de volumen para la alícuota

K_t es el factor de corrección de volumen para el total

El programa calcula el número de cuadrículas a contar, para mantener el error de estimación por debajo de un límite prefijado; en todos los casos se impuso, como condición, que éste no supere el 10%.

El conteo y lectura de diámetros de ovocitos se efectuó bajo microscopio estereoscópico binocular con ocular micrométrico de 1/12 mm de precisión.

La relación entre la fecundidad (F) y el peso (W) fue explicada aplicando un modelo lineal (Bagenal y Braum, 1978):

$$F = a + b W$$

donde a y b son constantes a determinar.

Para la relación entre la fecundidad y el largo total (L) se consideró un modelo potencial (Bagenal y Braum, 1978):

$$F = c L^d$$

que fue ajustado en su forma logarítmica, resultando:

$$\ln F = \ln c + d \ln L$$

lo que permitió su manejo del mismo modo que el modelo lineal.

Ambos casos fueron resueltos aplicando la técnica de regresión funcional (Ricker, 1973) y los intervalos de confianza al 95% para la pendiente fueron determinados de acuerdo a Jolicoeur y Mosiman (1968, Ricker, 1975). Como estimador de la correlación entre las variables confrontadas y medio de comparación entre ambas regresiones se calculó el coeficiente de determinación (R^2).

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Talla a la primera maduración y proporción de sexos

El gráfico de los porcentajes de madurez en los intervalos de tallas analizados se encuentra en la figura 3.7. En la misma figura se representaron los valores calculados por la ecuación logística, cuyo ajuste resultó:

$$M = \frac{100}{1 + 16902,3 e^{-0,0278135 L}}$$

Según esta ecuación, la talla para la cual el 50% de las hembras presentaban signos de maduración (talla a la primera maduración) es de 350 mm.

Los gráficos de proporción de sexos, como porcentaje de hembras sobre la suma de hembras más machos, están en la figura 3.8. Se puede ver que, para todos los años, se repite el mismo dibujo. Para las tallas menores de 25 cm el porcentaje de hembras es, en general, menor que 50%. Para las tallas entre 25 cm y 50 cm toma valores de alrededor del 50%. En tanto que para las tallas mayores está siempre por encima del 50%. Ésto se puede deber a que para las tallas menores no se hayan reconocido correctamente el sexo de los individuos. También podría ocurrir que los machos maduren a una talla menor, por lo que se hacen reconocibles antes que las hembras, y como en estos cálculos no se consideraron los individuos indiferenciados ésto podría llevar a sobrestimar el porcentaje de machos para esas tallas. Los

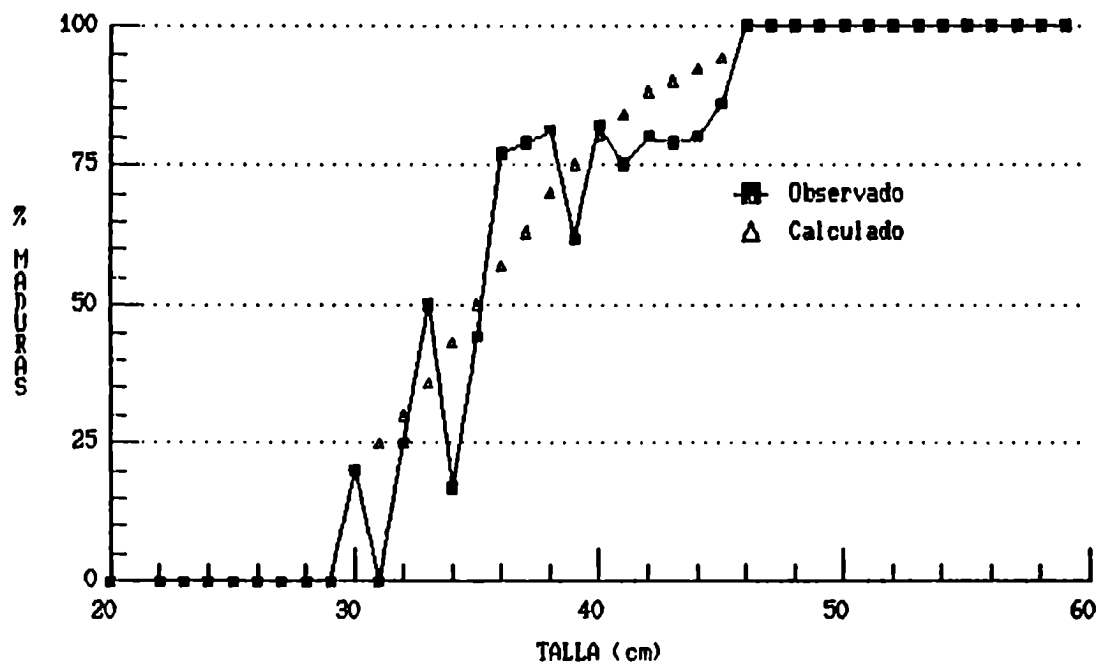
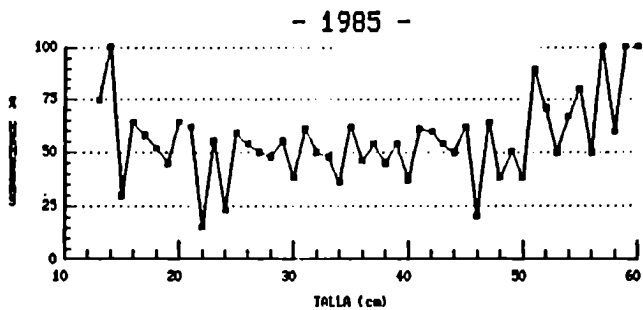
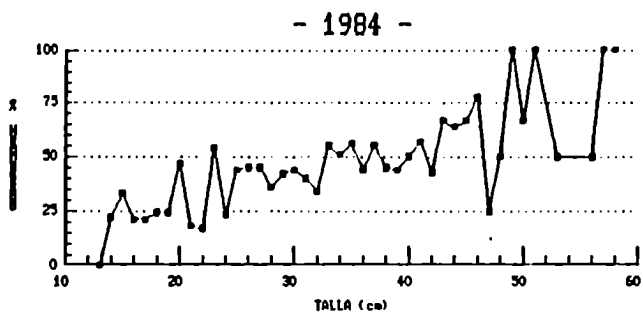
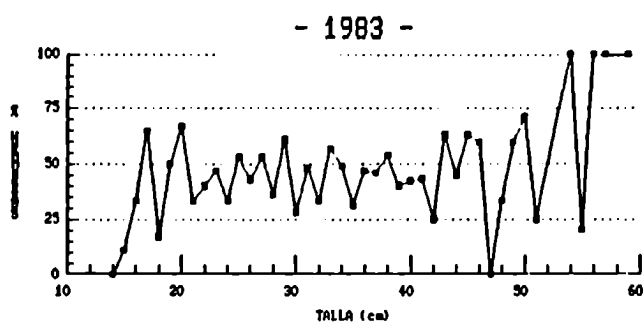
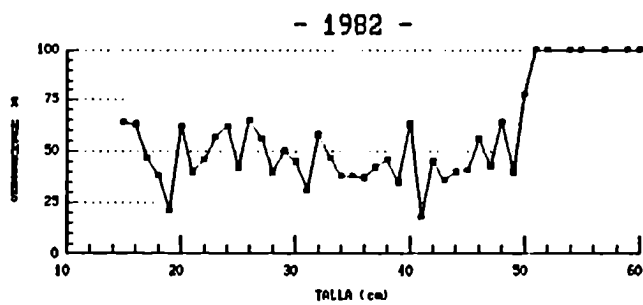


Figura 3.7: Porcentaje de hembras maduras por talla. Los cuadrados son los valores observados. Los triángulos son los calculados por la ecuación logística ajustada.



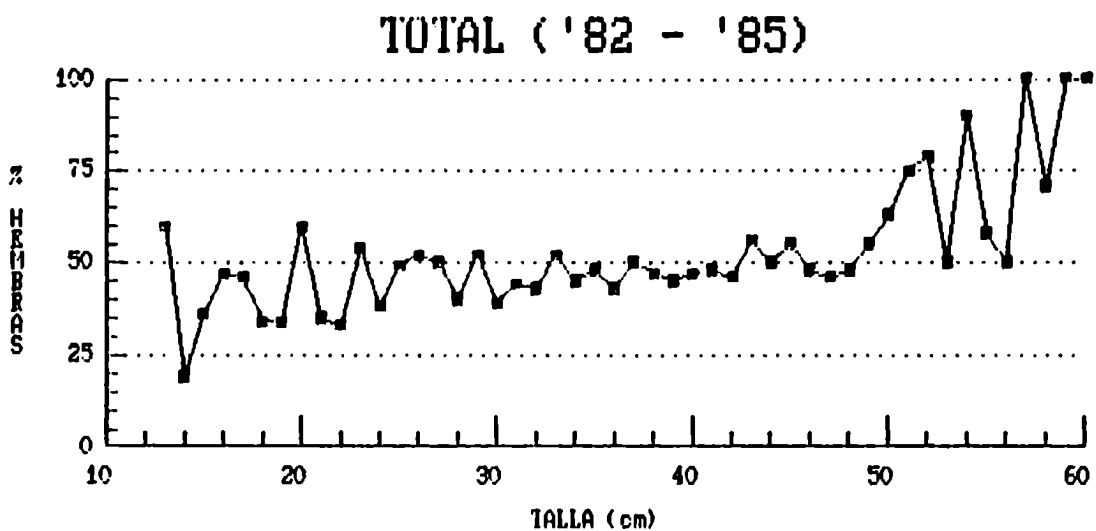


Figura 3.8.a: Proporción de sexos, como porcentaje de hembras sobre el total de hembras+machos, para todos los años agrupados.

mayores porcentajes de hembras para las tallas mayores de 50 cm, se podrían deber a que las hembras alcancen tamaños más grandes que los machos o que tengan una mayor sobrevivencia. Para cada año y para todos los datos en conjunto, se calculó la proporción de sexos total y lo mismo para las tallas mayores que la talla de primera maduración de hembras:

AÑO	HEMBRAS Total	MACHOS	N	HEMBRAS >35 cm	MACHOS	N
1982	46,9%	53,1%	866	45,0%	55,0%	367
1983	44,5%	55,5%	760	45,8%	54,2%	299
1984	44,0%	56,0%	1080	51,4%	48,6%	504
1985	52,0%	48,0%	905	53,6%	46,4%	487
'82-'85	46,7%	53,3%	3611	49,4%	50,6%	1657

3.3.2 Corrección propuesta para el método volumétrico

Para el cálculo de K para valores de R/r menores de 11, se consideró mejor usar directamente la fórmula (1), utilizando los valores estimados de N del archivo generado (tabla 3.2), y teniendo en cuenta que N se mantiene constante para todo R/r que cumpla con la condición:

$$R/r_i \leq R/r < R/r_{i+1}$$

En la figura 3.9.a están representadas las distancias $N - N$ en función de R/r. Este gráfico sugiere que los valores de estas distancias se distribuyen alrededor de una recta, entonces:

$$N - N = a + b (R/r) \quad (3)$$

llamando $z = 2/3 \pi \sqrt{0,75}$ nos queda:

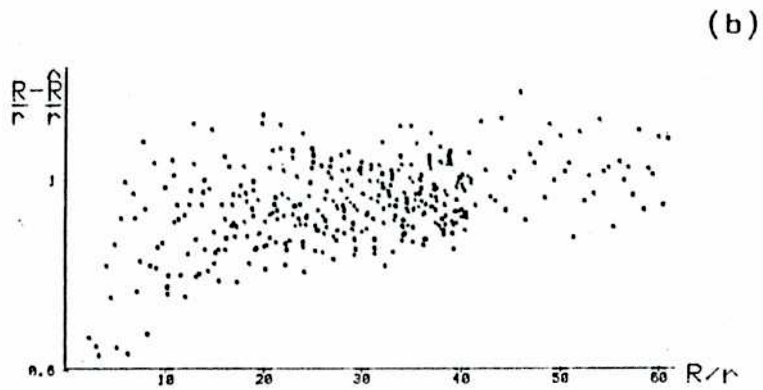
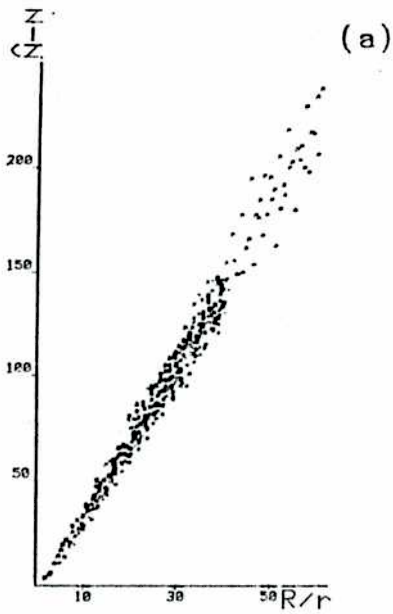


Figura 3.9: Diferencias $N - N$ vs. R/r (a) y $R/r - R/r$ vs. R/r (b).

$$N = z (R/r)^2 \quad (4)$$

de (2) y (3) se deduce que:

$$z (R/r)^2 - N = a + b (R/r)$$

$$N = z (R/r)^2 - b (R/r) - a \quad (5)$$

Si analizamos las distancias medidas sobre el eje de las abscisas, $(R/r) - \hat{(R/r)}$, en función de R/r (figura 3.9.b), se puede aproximar que sus valores oscilan alrededor de una constante:

$$(R/r) - \hat{(R/r)} = f$$

a partir de (4) se puede decir que:

$$\hat{(R/r)}^2 = N / z$$

$$(R/r) = \sqrt{N / z}$$

$$(R/r) - \sqrt{N / z} = f$$

$$N / z = ((R/r) - f)^2$$

$$N = z (R/r)^2 - 2 z f (R/r) + z f^2 \quad (6)$$

Las ecuaciones (5) y (6) coinciden en sugerir que un ajuste polinómico de grado segundo resultaría un buen estimador de N . Se

hizo el ajuste por mínimos cuadrados, para $(R/r) \geq 11$, cuyos parámetros fueron:

$$N = 1,705110664 (R/r)^2 + 2,88645911 (R/r) - 74,8055601$$

con un coeficiente de determinación $R^2 = 0,9998$

Según la fórmula (1) de K en función de N y llamando

$$q = 2/3 g$$

si reemplazamos en (5), nos queda:

$$K = q z - q b (r/R) - q a (r/R)^2 \quad (7)$$

que utilizando las constantes de ajuste anteriores resulta:

$$K = 0,6961085136 + 1,178391997 (r/R) - 30,53924203 (r/R)^2 \quad (8)$$

3.3.3 Fecundidad

El diámetro medio de los ovocitos osciló entre 1 y 1,5 mm, para los estadios de maduración que se consideraron, ya que no se tomaron ovarios en estadio VI, por las posibles pérdidas de ovocitos por acción de las redes o la manipulación de los ejemplares.

La relación entre la fecundidad (F) y el peso (W) (figura 3.10) queda expresada por la siguiente ecuación:

$$F = 15513,82 + 84,6776 W$$

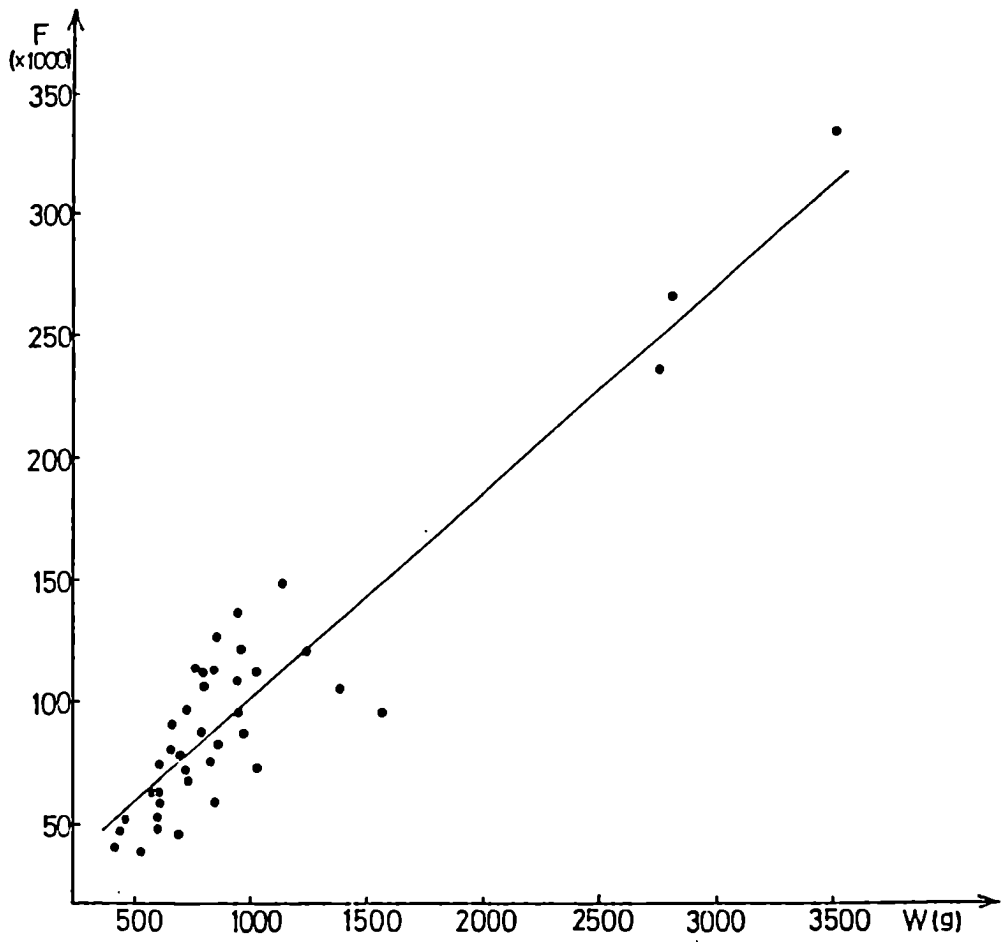


Figura 3.10: Gráfico de la relación entre la ferundidad (F) y el peso (W) — recta ajustada.

con un R^2 de 0,9055. Los límites del intervalo de confianza al 95% para la pendiente fueron: 74,4158 y 96,3544.

La expresión encontrada para representar la relación existente entre la fecundidad (F) y el largo total (L) (figura 3.11) fue:

$$F = 5,15 \cdot 10^{-4} L^{3,1528}$$

con $R^2 = 0,8087$ y los límites hallados para el intervalo de confianza de la pendiente fueron: 2,6249 y 3,7869.

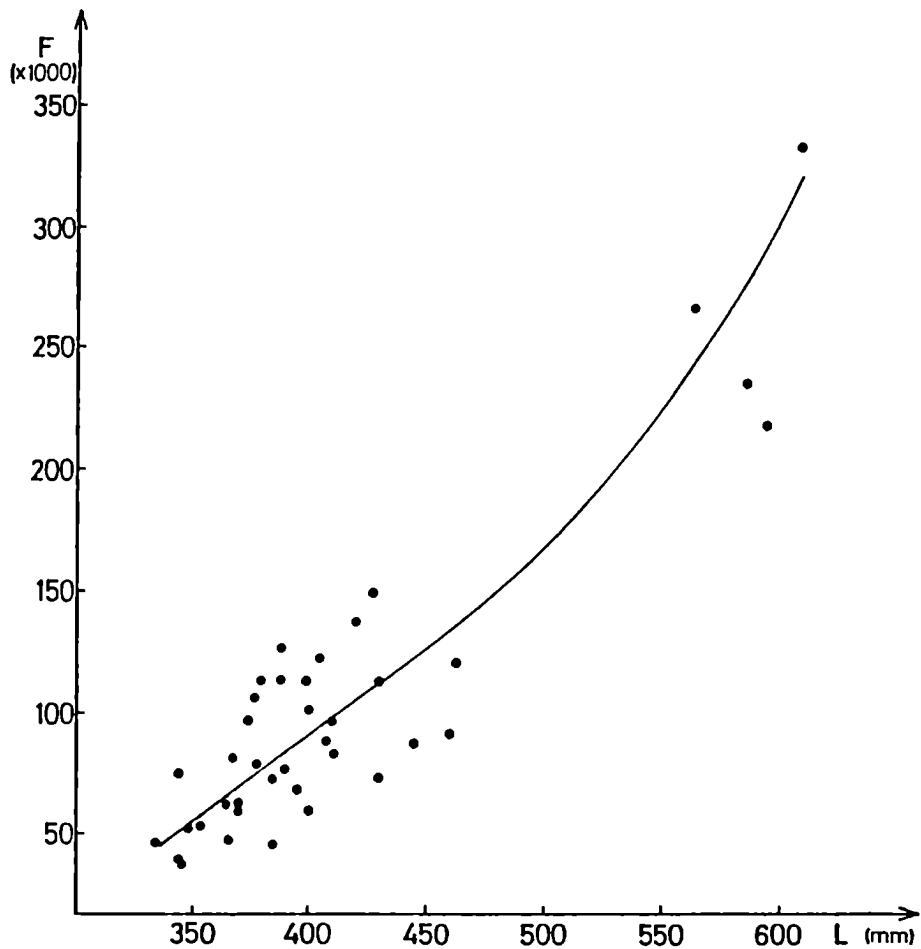


Figura 3.11: Gráfico de la relación entre la fecundidad (F) y el largo total (L) y curva ajustada.

3.4 DISCUSION

3.4.1 Proporción de sexos y talla a la primera maduración

A partir de la información obtenida puede considerarse que las hembras se incorporan al stock desovante de la población cuando alcanzan los 350 mm de largo total.

En el gráfico de porcentaje de hembras maduras en función de la talla se puede ver que los valores calculados para las tallas entre 39 cm y 45 cm, a partir de la ecuación, son mayores que los observados (figura 3.7). Estas diferencias se pueden deber a una incorrecta clasificación de aquellas hembras que, habiendo desovado alguna vez en su vida, no hubieran empezado aún una nueva maduración correspondiente a la época en que se las capturó, clasificándolas entonces como estadios II, ya que no se diferenciaron hembras inmaduras de las que estaban en reposo gonadal. Este error puede provocar una subestimación del número de hembras maduras.

Prácticamente la proporción de hembras a machos es de 1:1, sobre todo si consideramos los individuos con tallas por encima de la de primera maduración de hembras.

3.4.2 Corrección propuesta para el método volumétrico

En la estimación de fecundidad por el método volumétrico, se comete un error apreciable a causa de los espacios intersticiales que quedan entre los ovocitos y entre éstos y la pared del contenedor. Dicho error sólo se anula cuando es posible utilizar probetas de la misma capacidad para la muestra total y la

alícuota. En caso de que ésto no sea posible, los volúmenes leídos pueden ser corregidos multiplicándolos por los valores de K correspondientes.

El valor de K resulta ser función de la relación entre el radio medio de los ovocitos y el de la base de la probeta, y puede estimarse según la ecuación polinómica (8), para valores de $(R/r) \geq 11$ y para valores de $(R/r) < 11$, según la expresión (1), tomando el valor de N correspondiente de la tabla 3.2.

Se recomienda considerar estos aspectos en la planificación y elección de los volúmenes de las cámaras de recuento y probetas utilizadas, sugiriéndose en lo posible, que ellos permitan trabajar con la estimación polinómica de K ($(R/r) \geq 11$), ya que para valores menores, la función presenta una dispersión muy grande.

Esta corrección, debido a las simplificaciones implícitas, sólo es aplicable a los casos de ovocitos aproximadamente esféricos y de diámetros más o menos uniformes.

Se estima que el rango de la relación R/r considerado, cubre la mayor parte de los requerimientos habituales. Dado que el ajuste obtenido asume la forma polinómica, aunque todos los indicios sugieren una función asintótica a 0,7796, se desaconseja la utilización de las constantes propuestas para $(R/r) > 61$.

3.4.3 Fecundidad

Se encontró que la mejor estimación de la fecundidad se obtiene a partir del peso de los ejemplares, más que de su talla, ya que el valor del R^2 en la primera relación fue mayor que en la

segunda. De todos modos, y confirmando lo señalado por Bagenal y Braum (1978), en ambos casos se apreció una gran dispersión de los datos en las determinaciones de fecundidad correspondientes a valores de talla o peso similares, que fue muy superior al error con el que se realizaron los recuentos. Ésto se puede deber a una marcada e irregular variación individual de origen genético, fisiológico o ambiental (Nikolsky, 1978). Además, habría que considerar el efecto que sobre las estimaciones de fecundidad tiene el hecho de tomar muestras de individuos en distintos momentos del proceso de maduración, ya que es conocido que el desarrollo de los ovocitos no es totalmente sincrónico (Freyre y Villano, Com. Pers.)

Lamentablemente, la escasa representación de individuos de tallas mayores a 500 mm (1500 g) se debió a que estos ejemplares resultaron muy poco frecuentes en los muestreos, lo que impidió contar con suficientes hembras maduras para dichos intervalos.

La única referencia anterior sobre la fecundidad de percíctidos patagónicos en general, se encuentra en el trabajo de Fuster de Plaza y Plaza (1955) quienes estiman en 80000 el número de ovocitos en hembras de 1 Kg de peso. Este valor es algo inferior, aunque comparable, a los 100190 ovocitos que, para el mismo peso, surgen de la ecuación aquí presentada.

Harris (1986) estimó la fecundidad de Macquaria novemaculeata, un percíctido estuarial australiano, que realiza migraciones río arriba para desovar y tiene huevos pelágicos. Si bien el rango de tallas analizado por él no coincide con el de esta tesis, la fecundidad de Macquaria novemaculeata es mayor que

la de la perca bocona, variando desde 49000 en un ejemplar de 270 mm de largo fork (LF) a 1429000 en uno de 446 mm LF, pero presenta ovocitos de menor tamaño (0,61 a 0,69 mm de diámetro).

Los valores de fecundidad estimados para la perca bocona son comparables a los obtenidos por Cadwallader y Rogan (1977) para otra especie del mismo género que la anterior, Macquaria australasica, en el lago Eildon, Australia. Esta especie desova en los ríos y tiene huevos demersales como los de Percichthys. El rango de tallas analizado por estos autores coincide en gran medida con el de esta tesis, y va de 305 a 405 mm de largo standard, el peso de 1500 a 2580 g y la fecundidad de aproximadamente 50000 a 108000. El tamaño de los ovocitos también fue muy similar, estando entre 1 y 2 mm de diámetro.

Tabla 3.1: Escala macroscópica de madurez relativa. (Según FEECRN, 1981)

Estadio	Descripción
I - Juvenil	Ovarios pequeños, tubulares, anaranjados, transparentes. Ovocitos no visibles a simple vista.
II - Maduración virginal Reposo	Ovarios pequeños, tubulares, anaranjados, opacos. Ovocitos apenas visibles a simple vista.
III - Desarrollo temprano	Aumento de tamaño, tubulares, anaranjados, opacos. Ovocitos pequeños bien visibles a simple vista.
IV - Desarrollo medio	Ocupan más o menos la mitad de la cavidad abdominal, tubulares, anaranjados. Ovocitos opacos bien visibles, no se liberan aún con fuerte presión sobre el abdomen.
V - Prefreza	Ocupan casi toda la cavidad abdominal. Están turgentes y la pared es muy delgada por la presión que ejercen los ovocitos. Éstos son grandes y algunos translúcidos. Son liberados por presión sobre el abdomen.
VI - Freza	Ocupan toda la cavidad abdominal. Bien turgentes. Paredes muy delgadas. Los ovocitos grandes, son bien translúcidos, anaranjados vivo con gotitas de aceite. Son liberados espontáneamente.
VII - Postfreza	Son flácidos, tubulares, anaranjado opaco, con algunos ovocitos residuales opacos. Tienen una abundante irrigación y aspecto hemorrágico
VIII - Reabsorción	Tubulares, con la pared muy engrosada, anaranjado opaco. En un corte se pueden ver ovocitos en reabsorción y la abundante irrigación.

Tabla 3.2: Valores del número de esferas por capa (N) en función de la relación entre el radio de las esferas y el radio del contenedor (R/r), según el archivo generado por computadora. El valor de N se mantiene constante para todo R/r que cumpla con la condición:

$$R/r_i \leq R/r_{i-1}$$

R/r	N
2,154700538	4
3,000000000	10
3,309401077	13
4,055050463	19
4,464101615	25
5,000000000	31
5,163331999	37
5,618802154	40
6,033222957	46
6,291502622	58
6,773502692	61
7,000000000	67
7,110100927	73
7,429100507	79
7,928203230	85
8,023769169	91
8,211102551	103
8,571877794	109
9,000000000	115
9,082903769	124
9,326662998	130
9,717797887	142
10,01849951	148
10,16515139	160
10,23760431	163
10,45163125	169
10,86576573	175

CAPITULO 4

MORTALIDAD Y PRODUCCION

4.1 INTRODUCCION

4.1.1 Cálculo de la mortalidad

La dinámica de poblaciones de peces está descripta por la manera en la que evolucionan, con el tiempo, la distribución de tallas y el número de individuos dentro de cada clase de edad. El cambio en número de individuos se debe a muertes, inmigraciones y emigraciones (Robson y Spangler, 1978). Para poblaciones que están cerradas a ambos tipos de migraciones, la tasa de cambio en número en un determinado período es la tasa de mortalidad. Esta tasa se puede representar también en términos de la probabilidad que tiene un individuo de sobrevivir hasta el final de ese período (Robson y Spangler, 1978).

En general los métodos desarrollados para la determinación de la mortalidad en poblaciones de peces están asociados a la determinación de su numerosidad total. Se pueden citar, por ejemplo, los métodos de marca y recaptura, con sus variantes, tales como marcaciones y recapturas múltiples. Medidas indirectas de la densidad, como ser la estimación de la abundancia de huevos depositados por la población, que junto con datos sobre fecundidad individual permite calcular su numerosidad total. Los métodos de captura por unidad de esfuerzo, como los propuestos por Leslie (Leslie y Davis, 1939) y De Lury (De Lury, 1947 y 1951). Estimación directa de la densidad por el método de área barrida, muy usado en estudios de biología pesquera de especies marinas, donde por estimación de la densidad absoluta en una porción de un área, que se supone homogénea, se extrapola a la

numerosidad total. Por último, los censos, aplicables, por ejemplo, a ciertas poblaciones migradoras, que realizan sus migraciones en una época determinada del año, y a través de una sección de arroyo o río o de estructuras artificiales para el pasaje de peces, donde se los pueda contar fácilmente a medida que pasan. Estos métodos pueden ser aplicados para la estimación de la numerosidad total, o de una parte de la población, por ejemplo, la fracción de la población que es capturada por la pesquería. Si además se conoce la edad de los individuos, se puede determinar la abundancia de cada grupo o clase de edad dentro de la población.

Para determinar la mortalidad, es necesario conocer la cantidad de individuos de edad t que sobreviven hasta alcanzar la edad $t+1$, la proporción entre éstos es la supervivencia:

$$\frac{N(t+1)}{N(t)} = S$$

donde $N(t)$ es el número de individuos al tiempo t

S es la tasa de supervivencia

Una de las formas de estimar la mortalidad sería calcular S para cada intervalo de edad.

Si suponemos que en todo momento muere una proporción constante de individuos, la expresión anterior se puede expresar por la siguiente ecuación diferencial:

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

donde Z es la tasa instantánea de mortalidad, y representaría la proporción de los individuos presentes en la población que mueren en un intervalo de tiempo infinitesimal.

Edser en 1908, a partir de capturas comerciales halló que un gráfico del logaritmo de la frecuencia de ocurrencia (en las ordenadas) contra intervalos de talla de igual ancho (en las abscisas), para los datos de un lenguado del Mar del Norte, se relacionaban linealmente. Posteriormente, Baranov (citado por Ricker, 1975) dió el nombre de curva de captura a ese tipo de gráficos. Más recientemente, varios autores utilizaron la edad en vez de la talla (Figura 4.1).

En general, para varias poblaciones distintas, pescadas comercialmente, las curvas de captura tenían la misma forma; una rama izquierda ascendente y una rama derecha, lineal o casi lineal, descendente. En la rama izquierda, están representadas las clases de edad menores que no son capturadas totalmente por las artes utilizadas por la pesquería, apareciendo en las capturas en proporciones menores a su abundancia relativa en la población. El análisis de la tasa de mortalidad de las clases de edad incluidas en esta rama es imposible, simplemente porque la muestra no es representativa de esa parte de la población. Sin embargo, la rama derecha de las curvas de captura, sí permite calcular la tasa de mortalidad. Baranov (citado por Ricker, 1975) interpretó que, para que existiera linealidad en esta porción de la curva, se debían cumplir las siguientes condiciones:

1. La tasa de supervivencia es uniforme con la edad, en el intervalo de edades tratado.

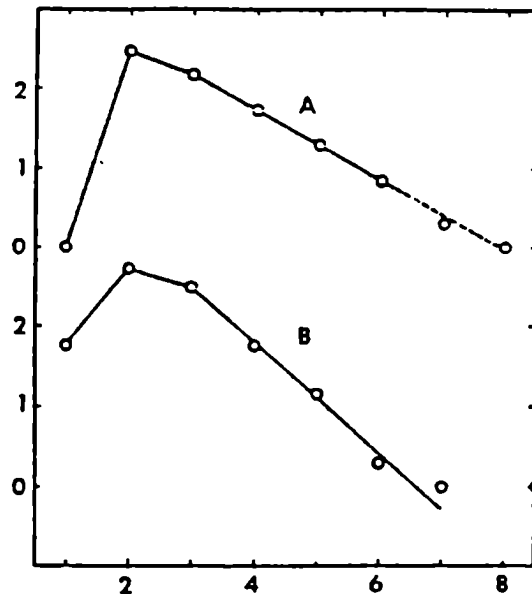


FIG. 2.1. (A) Logarithms of numbers of blue gills of successive ages, in a sample from Muskellunge Lake, Ind., 1942; (B) Logarithms of the percentage representation of successive age-classes of pilchards in the catch from California waters, season 1941-42. (Redrawn from Silliman 1943.)

Figura 4.1: Curvas de captura. Tomado de Ricker, 1975.

2. Por lo tanto la tasa de mortalidad es también uniforme en las mismas condiciones.
3. No hubo cambios en la tasa de mortalidad en el tiempo.
4. La muestra fue tomada aleatoriamente de las clases de edad involucradas.
5. Las distintas clases de edad tenían el mismo número de individuos al tiempo que eran reclutadas a la pesquería.

Bajo estas condiciones las curvas de captura tienen que ser lineales o casi lineales. Desviaciones respecto de la linealidad indicarían que uno o varios de los postulados anteriores no se cumplen.

Si se cumplen todas las condiciones mencionadas, y considerando sólo la rama derecha de la curva de captura, el logaritmo natural del número de individuos al tiempo t se puede expresar por la ecuación:

$$\log_{(e)} N(t) = a - b t$$

donde a y b son constantes. Ésta es la expresión lineal de una ecuación exponencial:

$$N(t) = e^a \cdot e^{-b t}$$

En este caso b sería la tasa instantánea de mortalidad y e^a es el número de individuos a $t=0$:

$$N(t) = N(0) \cdot e^{-Z t}$$

4.1.2 Selectividad de redes agalleras

Sin embargo, no siempre es posible estimar el número total de individuos, pero sí se puede tener un índice de su abundancia

relativa. La medida de la abundancia más usada en biología pesquera es la captura por unidad de esfuerzo (CPUE) (Ricker, 1975, Gulland, 1978):

$$\frac{C}{f} = q N$$

donde C es la captura

f es el esfuerzo en unidades de pesca

q es la proporción del total de individuos capturada por una unidad de esfuerzo

N es el número total de individuos

Esta relación se cumple si q es constante, es decir no cambia la efectividad de una unidad de esfuerzo. En el caso de las redes agalleras, la unidad de esfuerzo se puede fijar como una determinada superficie de red calada durante un lapso determinado (por ej. 100 m².15 h) y las capturas referirlas a esa unidad. Si se usan redes con mallas de distinto tamaño, se tiene que cumplir que cada red sea igualmente efectiva para todas la tallas. Esto no se cumple, ya que se sabe que este tipo de redes son muy selectivas para las tallas.

Hamley (1975) realizó una importante revisión de todos los trabajos sobre selectividad de redes agalleras. Muchos de los métodos de corrección de la selectividad suponen que la eficiencia relativa era igual para redes de distinta malla, por lo que se obtienen curvas de selectividad de igual altura para distintas aberturas de malla. Varios autores han cuestionado esta suposición (Ricker, 1949, Regier y Robson, 1966 y Hamley, 1975). Hamley y Regier (1973) hallaron que las redes de abertura de

malla mayor eran más eficientes que aquellas de mallas menores, para Stizostedion vitreum vitreum, Parte de esta mayor eficiencia de las redes de mallas mayores se debe a que éstas capturan peces de mayor tamaño, que tendrían mayor probabilidad de encontrar la red que los peces de tallas menores (Lagler, 1968). Rudstam et al., (1984) atribuyen esta mayor probabilidad de encuentro a la mayor velocidad de natación, relacionada con la talla. Los peces de mayor tamaño desarrollan velocidades mayores. Estos autores encontraron que un modelo de corrección basado en la velocidad de natación podía aplicarse para Coregonus artedii, Perca flavescens y Umbra limi (Rudstam et al., 1984). Sin embargo señalan que otros factores deben estar involucrados en el proceso, tales como patrones de actividad diaria, utilización diferencial del hábitat por las distintas clases de tamaño o la menor visibilidad de las redes de mayor abertura de malla.

La probabilidad de que un pez de talla l sea capturado por una red de malla m , se puede considerar compuesta por dos probabilidades independientes: (1) la probabilidad de que el pez encuentre la red ($P_e(l)$) y (2) la probabilidad de que el pez sea retenido por la red de malla m después del encuentro ($F_r(l,m)$) (Hamley, 1975 y Rudstam et al., 1984). Así tenemos que el coeficiente de capturabilidad de una red de malla m para un pez de talla l ($Q(m,l)$) es proporcional a la probabilidad de encuentro de ese pez con la malla ($P_e(l)$), que sólo dependería del tamaño del pez y a la de retención ($F_r(m,l)$), que dependería del tamaño del pez y del de la malla:

$$Q(m,l) = A_1 P_e(l) \times A_2 F_r(m,l) \quad (3)$$

donde:

A1 y A2 son constantes

o, lo que es lo mismo:

$$Q(m,1) = Qe(1) \times Qr(m,1) \quad (4)$$

donde:

$Qe(1)$ es el coeficiente de encuentro

$Qr(m,1)$ es el coeficiente de retención

4.2 MATERIALES Y METODOS

4.2.1 Cálculo de la selectividad de las redes agalleras

Se utilizaron los datos de capturas de la perca bocona entre los años 1982 y 1985. Las muestras se obtuvieron con baterías de redes agalleras de 42, 50, 60, 70, 78 y 104 mm de malla estirada. Se fijó la unidad de esfuerzo en 100 m².15 horas (durante la noche). Como las redes eran de distinta altura, se corrigieron las capturas, standarizando a 2 m de altura, llevando todas las redes a la misma superficie, utilizando los siguientes coeficientes (h):

Malla	h
42	0,782
50	1,149
60	0,957
70	0,820
78	0,922
104	0,995

La matriz de capturas totales standarizadas por superficie, agrupando por intervalos de tallas de un centímetro, para cada malla está en la tabla 4.1. Estas capturas totales se obtuvieron entre febrero de 1982 y julio de 1985, aplicando un esfuerzo total, igual para cada malla, de 113 unidades de esfuerzo.

Para el cálculo de la probabilidad de retención ($Q_r(m,1)$) se usó el método de Gulland (1971), que consiste en comparar las capturas de individuos de la misma talla en mallas sucesivas, adjudicando arbitrariamente un coeficiente igual a 1 a la malla que captura más individuos, y la fracción correspondiente a las demás. Se obtuvo así la matriz de capturabilidad relativa ($Q_r'(m,1)$). Se observó que la distribución de $Q_r'(m,1)$ respecto

de tallas presentaba más de una moda. Para calcular los valores teóricos de los coeficientes de retención ($Qr(m,1)$), se realizó la descomposición de modas de la distribución de $Qr'(m,1)$ para cada malla, utilizando el método de Akamine (1982).

Debido a que los $Qr'(m,1)$ observados presentaban "mesetas", con valores iguales a 1 (figura 4.2), y que esto se debe a que cuando se comparan las capturas de distintas mallas entre sí, a aquella que tiene mayor eficiencia se le adjudicó un valor igual a 1, aún cuando es de suponer que una malla tiene la máxima eficiencia sólo para una talla. Cuando se realizan las descomposiciones, el método tiende a sobrestimar los valores cercanos a los máximos y subestimar los valores que se encuentran más cerca de los bordes de las mesetas, dando valores de $Qr(m,1)$ mayores a 1, para la talla de máxima eficiencia. Como no es posible tener una eficiencia mayor que 1, se corrigieron los valores de $Qr(m,1)$ de forma tal que el máximo tuviera una eficiencia igual a 1.

Se buscó el punto máximo de la suma de distribuciones normales, y se corrigió el N de la moda individual que mejor representada estuviera para ese intervalo, de modo tal que el máximo tuviera una eficiencia igual a 1. En los casos en que se encontraron más de un máximo con eficiencia mayor a 1, el proceso se repitió sucesivamente para ambos. Así se obtuvo la matriz de coeficientes de retención ($Qr(m,1)$).

Para la perca bocona no hay datos sobre mediciones de velocidad de natación para las distintas tallas. Sin embargo, se sabe que la velocidad de natación está directamente relacionada

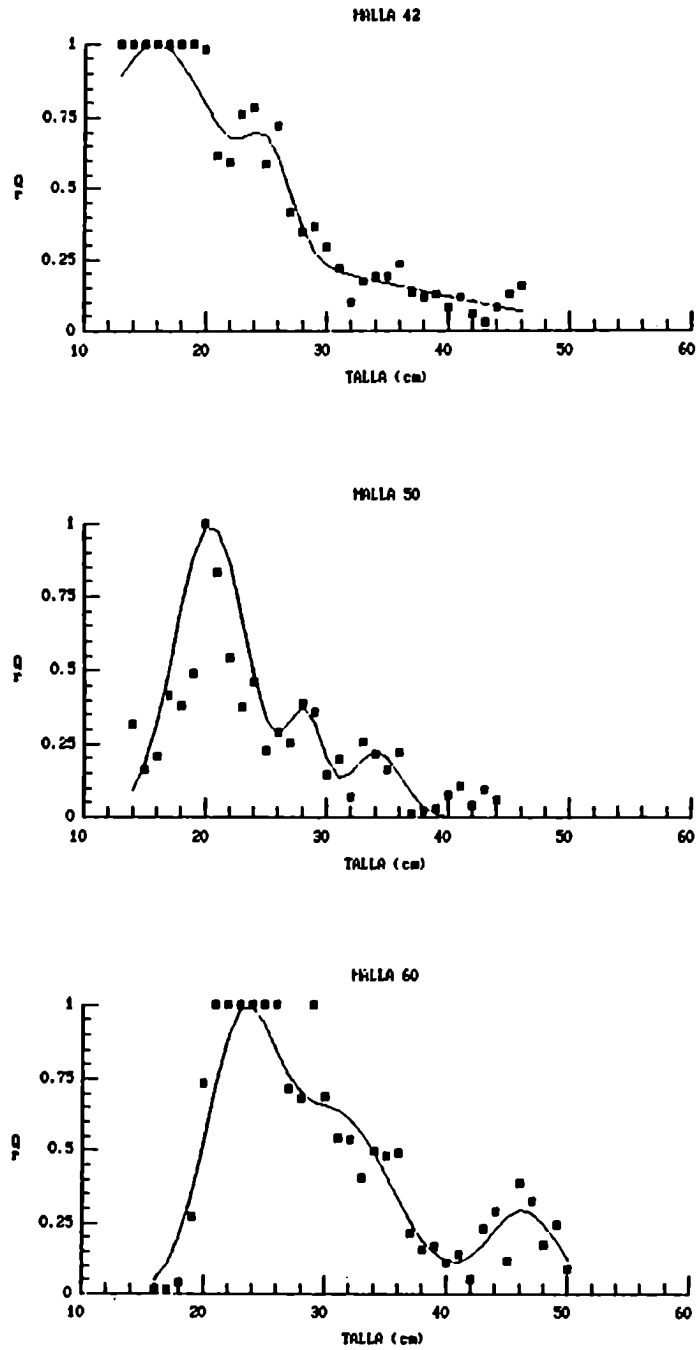


Figura 4.2: Gráficos de los coeficientes de capturabilidad relativa (C_r) observados (puntos) y valores calculados (líneas) en función de la talla.

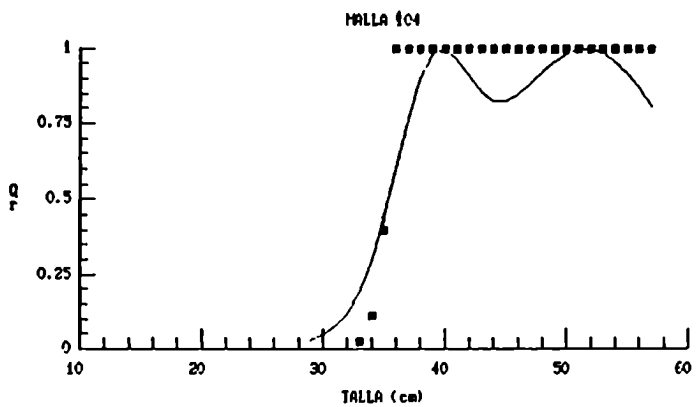
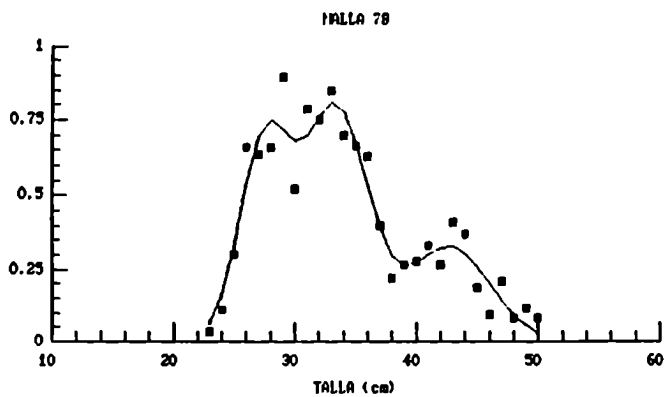
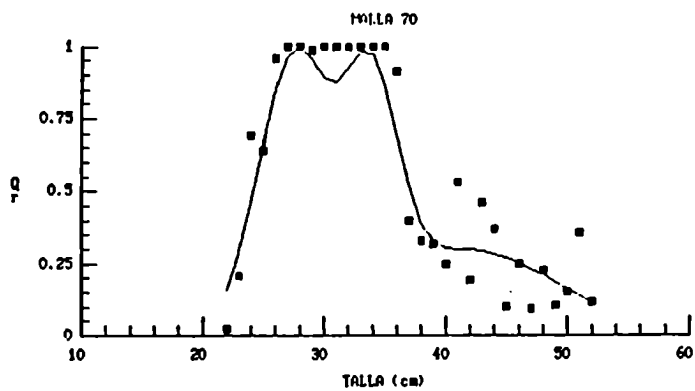


Figura 4.2: Gráficos de los coeficientes de capturarabilidad relativa (C_r) observados (puntos) y valores calculados (líneas) en función de la talla.

con el metabolismo (Brett 1964 y 1965):

$$V = a M \quad (1)$$

donde:

V es la velocidad de natación sostenida

M es alguna expresión del metabolismo (consumo de oxígeno, por ej.)

a es la constante de proporcionalidad

A su vez el metabolismo está relacionado con el peso de los individuos (Bertalanffy, 1957 y 1964):

$$M = b W^c \quad (2)$$

donde:

W es el peso

b y c son constantes

De (1) y (2) se deduce que

$$V = d W^c \quad (3)$$

El valor del exponente c sería de 2/3 (Bertalanffy, 1957 y 1964).

Se calculó un coeficiente relativo de corrección por probabilidad de encuentro basado en (3). Tomando un valor arbitrario de 1 para el intervalo de talla más capturado, que resultó ser el de 38 cm y calculando el resto como:

$$Qe(l) = W(l)^{0,67} / W(38)^{0,67}$$

donde:

W(l) es el peso medio de los individuos del intervalo de talla l

El peso de los individuos se calculó según la relación largo-peso calculada anteriormente:

$$W = 1.0005 \cdot 10^{-5} \cdot L^{3,02205}$$

donde:

L es la talla media del intervalo (l)

Multiplicando los coeficientes de retención ($Q_r(m,l)$), calculados anteriormente, por los coeficientes de encuentro ($Q_e(l)$), se obtuvieron los coeficientes de selectividad ($Q(m,l)$).

4.2.2 Corrección de las distribuciones de tallas

Para la estimación de las distribuciones de talla se utilizaron los datos de las capturas de las estaciones 3, 4 y 5 (figura 1.1) por ser las únicas que se repitieron durante los cuatro años de muestreo.

Se corrigieron los datos de capturas, de cada malla, para cada muestreo, dividiendo el valor observado por su respectivo $Q(m,l)$, tomando sólo los intervalos donde $Q_r(m,l)$ era mayor o igual que 0,25. Se obtuvo la abundancia relativa, en número de individuos, para cada intervalo de talla en cada malla, por muestreo. Se promediaron las capturas para cada talla entre las distintas redes y se calculó la captura por unidad de esfuerzo en número de individuos (CFUE), para cada intervalo de talla, para cada muestreo. Promediándose luego los muestreos del mismo mes para los distintos años.

4.2.3 Estimación de la mortalidad

Sobre los datos mensuales de capturas relativas por unidad de

esfuerzo por tallas, se realizaron las descomposiciones de las distribuciones para determinar la captura por unidad de esfuerzo para cada clase de edad (CPUE(t)). Las descomposiciones se realizaron según el método de Cassie (1954), adaptado para microcomputadoras (Guerrero y Tablado, 1985). La adjudicación de la edad cronológica se hizo en base a la comparación de los resultados de las descomposiciones obtenidos y los de la estimación de la edad por escamas.

Para la estimación de la tasa de mortalidad z se adoptó el modelo de mortalidad exponencial (Ricker, 1975):

$$CPUE(t) = CPUE(0) e^{-z t}$$

donde:

CPUE(t) es la captura por unidad de esfuerzo al tiempo t

CPUE(0) es la captura por unidad de esfuerzo al tiempo t=0

z es la tasa instantánea de mortalidad

cuya expresión logarítmica es:

$$\log_{(e)} CPUE(t) = \log_{(e)} CPUE(0) - z t$$

Los valores de CPUE(0) y z se calcularon por regresión lineal del logaritmo natural de la captura por unidad de esfuerzo versus el tiempo.

4.3 RESULTADOS

4.3.1 Coeficientes de selectividad

Los valores de los coeficientes de capturabilidad relativa ($Qr^2(m,l)$) presentan distribuciones polimodales, en general, con dos modas, relativamente altas, cercanas entre sí y una tercera, más baja, en la cola de la distribución. Las distribuciones de $Qr^2(m,l)$ de las mallas de 42 y 104 mm presentan mesetas en uno de sus extremos (tabla 4.2 y figura 4.2).

La malla de 78 mm no alcanza nunca una eficiencia ($Qr^2(m,l)$) igual a 1, es decir para ninguna talla captura más individuos que las otras mallas (tabla 4.2 y figura 4.2). A partir de los resultados de las descomposiciones de modas de las frecuencias de $Qr^2(m,l)$ (tabla 4.3) se calcularon los coeficientes de retención teóricos ($Qr(m,l)$) para las distintas tallas de cada malla (tabla 4.4 y figura 4.2).

Para el cálculo de los coeficientes de selectividad totales ($Q(m,l)$), se multiplicaron los $Qr(m,l)$ estimados por los coeficientes de encuentro relativos ($Qe(l)$), según se explicó anteriormente (tabla 4.5 y figura 4.3). Como se tomó al intervalo de talla más capturado (38 cm), como unidad para el cálculo del coeficiente de encuentro relativo, las tallas por debajo de ese intervalo presentaron valores menores que 1 y los intervalos por encima de 38 cm, valores de $Qe(l)$ mayores que 1.

Para las tallas más grandes con coeficientes de encuentro mayores que 1, al multiplicar los $Qr(m,l)$ por los $Qe(l)$ se obtuvieron, en algunos casos, coeficientes relativos de selectividad superiores a 1.

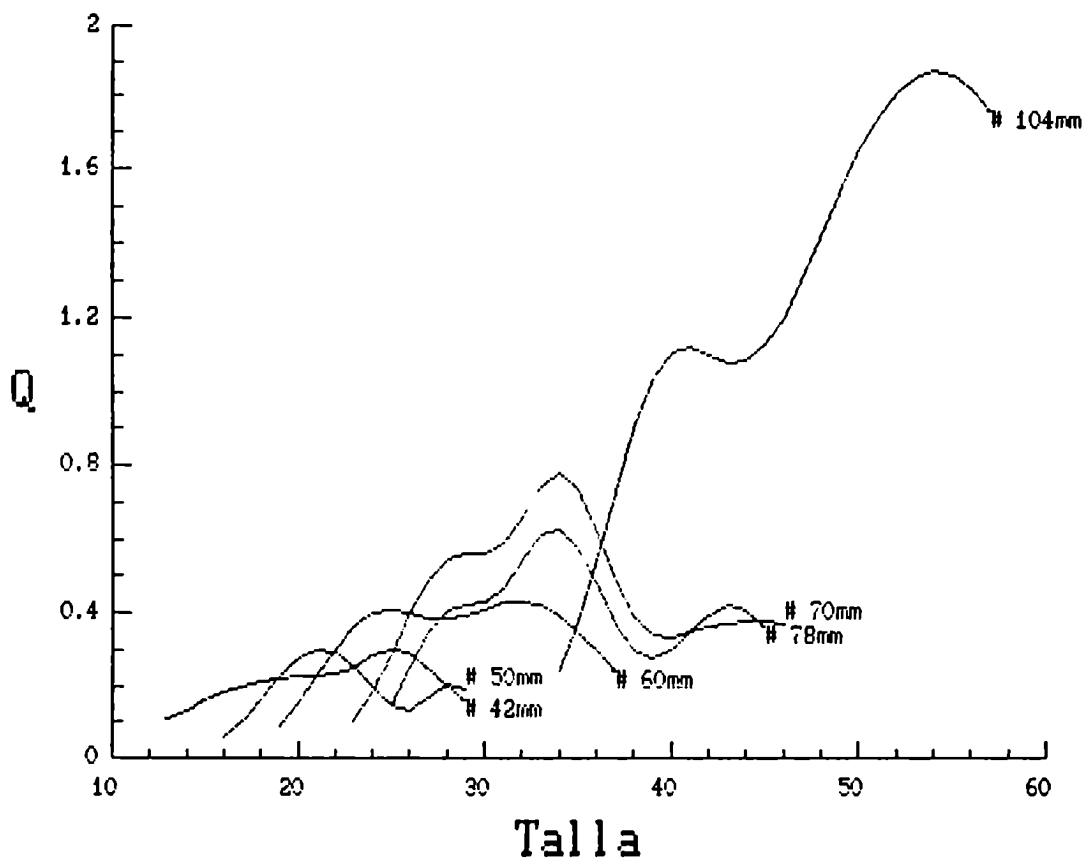


Figura 4.3: Coeficientes de selectividad ($Q(m,l)$), por talla, de todas las mallas.

4.3.2 Distribuciones de tallas

En la tabla 4.6 figuran las capturas, en número de individuos, por unidad de esfuerzo relativas, por intervalos de talla de 1 cm, corregidas por selectividad, para cada muestreo y en la tabla 4.7 el promedio de los cuatro años, para cada mes, suponiendo que hubo estabilidad demográfica, es decir, el reclutamiento fue igual para todos los años y la tasa de mortalidad es constante para todas las clases de edad y no varió con el tiempo.

Sobre estos datos promediados se realizaron las descomposiciones de modas, para la estimación de la captura por unidad de esfuerzo de cada clase de edad, para cada mes. Los resultados de estas descomposiciones figuran en la tabla 4.8 y en la figura 4.4. En la misma figura se representaron los valores de talla al tiempo t , calculados con los coeficientes estimados a partir de las lecturas de edades sobre escamas (Capítulo 2. Crecimiento):

$$L(t) = 681,28 (1 - e^{-0,16818 (t+0,5708)})$$

tomando como tiempo 0 el mes de setiembre, por ser el mes cuando se reproducen la mayor cantidad de individuos (Guerrero y Bisbal, en prensa). Se adjudicaron entonces las capturas por unidad de esfuerzo por clase de edad, considerando los resultados de las descomposiciones y la curva de crecimiento.

En la figura 4.4 se observa la concordancia entre el valor esperado para la talla según la curva teórica de crecimiento y los valores observados, sobre todo en los meses de octubre,

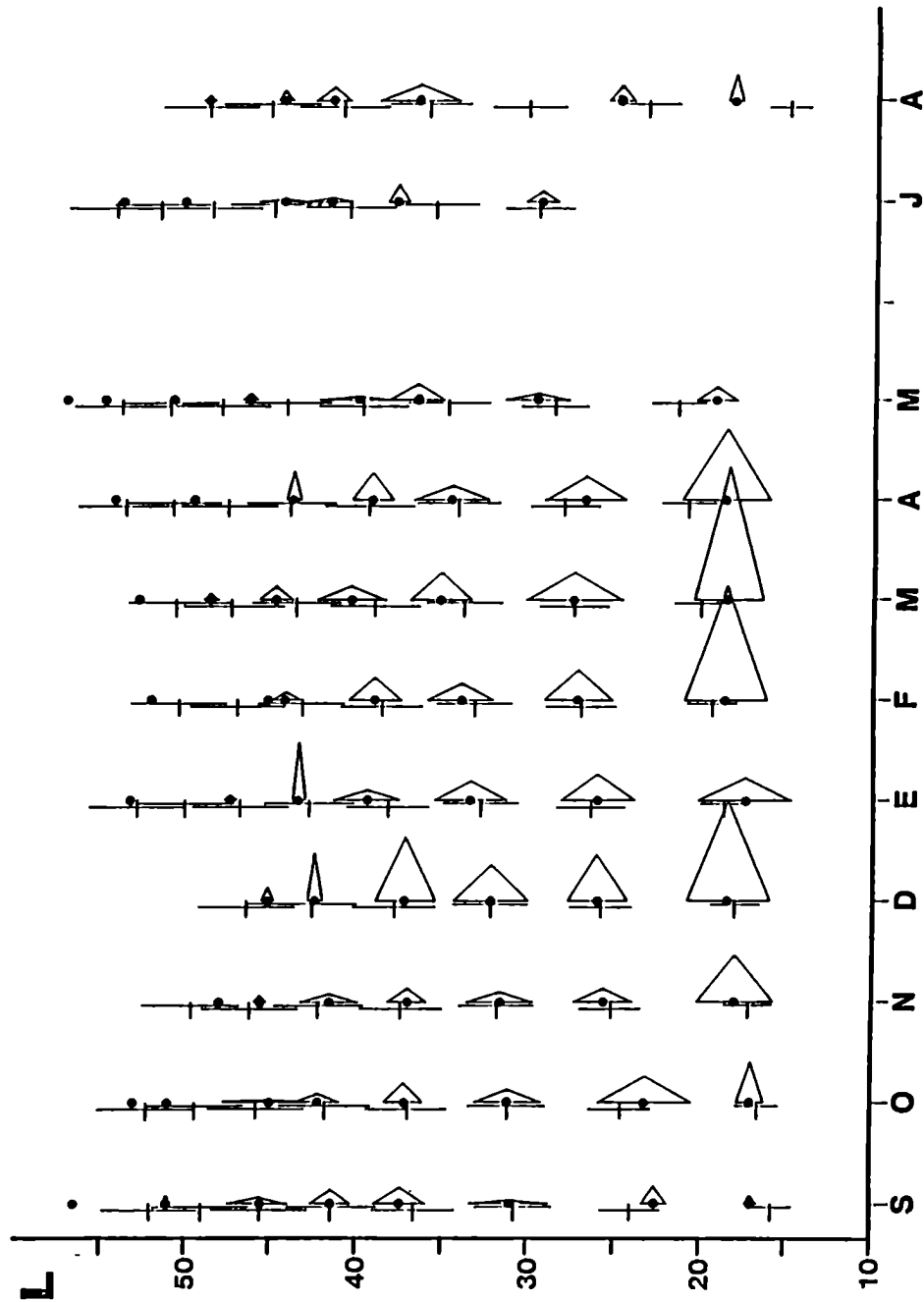


Figura 4.4: Resultados de las descomposiciones de las distribuciones de las capturas por unidad de esfuerzo (CPUE) mensuales. El punto indica la media de la moda, la base del triángulo representa dos desvíos estándar, la superficie del triángulo es proporcional a la CPUE de la moda. Las líneas horizontales marcan la talla teórica calculada según la curva de crecimiento obtenida de los datos de escama y las barras verticales representan dos desvíos estándar para la edad correspondiente, calculados a partir de los desvíos de los parámetros de las curvas de crecimiento.

noviembre, diciembre, enero, febrero, marzo y abril. De mayo a setiembre, faltarían o no estarían bien representadas en los muestreos las clases de edad menores (1+, 2+ y 3+). Por esto, en los cálculos de mortalidad no se incluyeron los datos correspondientes a este último período.

4.3.3 Estimación de la mortalidad

Se graficaron los logaritmos naturales de las capturas por unidad de esfuerzo de cada clase de edad (CPUE(t)), para cada muestreo (figura 4.5). Se puede ver que el gráfico de $\log(e)$ CPUE vs t es lineal, o casi lineal, y que no presenta la rama ascendente, a la izquierda, típica de las curvas de captura. Dado que las curvas de captura fueron lineales, se realizó la regresión entre $\log(e)$ CPUE y el tiempo (t), obteniéndose los siguientes resultados:

$$\log_{(e)} \text{CPUE}(t) = 5,138 - 0,84387 t \quad r = -0,9277$$

o lo que es lo mismo:

$$\text{CPUE}(t) = 170,4 e^{-0,84387 t}$$

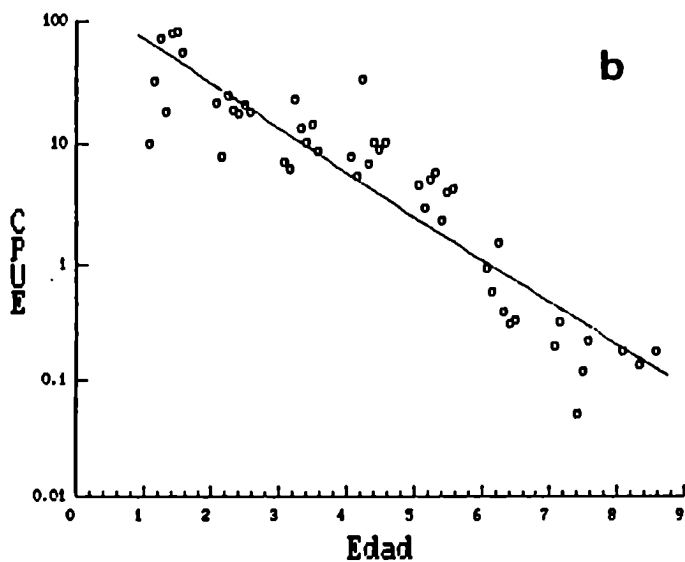
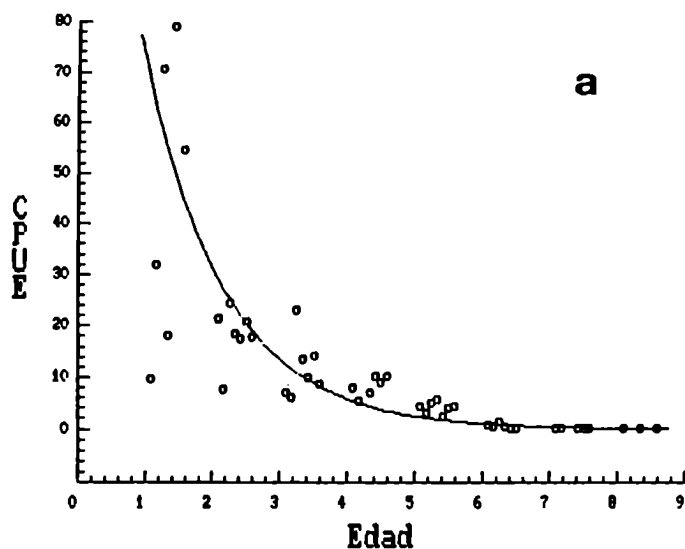


Figura 4.5: Gráfico de la captura por unidad de esfuerzo (CFUE) de una cohorte, en función de la edad, en escala lineal (a) y en escala logarítmica (b).

4.4 CALCULO DE LA RELACION PRODUCCION/BIOMASA Y ESTIMACION DE LA PRODUCCION TOTAL

A partir de los resultados de mortalidad y crecimiento obtenidos en los capítulos anteriores se puede reconstruir la estructura demográfica de la población. En base a ésta, si se contara con una estimación de la numerosidad total de la población, se podría calcular su producción total. Este dato no fue posible obtenerlo directamente. Sin embargo, a los efectos de calcular la producción por unidad de biomasa o relación producción/biomasa (P/B), dato muy importante a tener en cuenta en estudios pesqueros y de dinámica de la población, se hipotetizó sobre el tamaño de la población del embalse.

Se trabajó sobre una población hipotética de perca bocona, a la cual se le adjudicó un tamaño que pareciera razonable dadas las características del embalse. Se estimaron su producción, relación P/B y rendimiento potencial esperado. Los resultados se compararon con valores obtenidos para otras poblaciones de perciformes y con estimaciones del rendimiento y la abundancia de peces a partir de modelos empíricos, a los efectos de verificar si esta población hipotética estaría dentro del orden de magnitud de la población real.

4.4.1 Producción y relación P/B de la población hipotética

Para estimar el tamaño poblacional se reconstituyeron distintas poblaciones, a partir de valores arbitrarios, como exponentes de diez, de la numerosidad a la edad 4, considerando

la tasa de mortalidad calculada y se compararon los resultados obtenidos con los de los modelos empíricos de estimación de biomasa y rendimiento pesquero, tal como se detalla más adelante. Se consideró que el tamaño poblacional que parecía el más adecuado dadas las características del embalse era aquel que se obtenía cuando a la edad de cuatro años había 100.000 individuos (Tabla 4.9).

Se calculó la producción (P) de cada clase de edad, por el método de Ricker (Chapman, 1978, Waters, 1977):

$$P = G \bar{B}$$

donde:

P es la producción para un determinado período

G es la tasa instantánea de crecimiento para ese período

\bar{B} es la biomasa media durante ese período

Las tasas instantáneas de crecimiento (G) se calcularon como:

$$G = \frac{\log(e) \bar{W}(t+\Delta t) - \log(e) \bar{W}(t)}{\Delta t}$$

donde:

$\bar{W}(t)$ es el peso medio al tiempo t

t es el período de tiempo elegido

En este caso se fijó un Δt de un año. El peso medio de cada clase de edad se calculó a partir de su distribución de tallas, obtenida de los parámetros de crecimiento y de la relación largo-peso.

La biomasa media (\bar{B}) para cada clase de edad se calculó como (Chapman, 1978, Waters, 1977):

$$\bar{B} = B_i \frac{e^{G-Z} - 1}{G - Z} \quad (G > Z)$$

$$\bar{B} = B_i \frac{1 - e^{-(Z-G)}}{Z - G} \quad (G < Z)$$

donde:

B_i es la biomasa al inicio del intervalo

Z es la tasa instantánea de mortalidad

La producción total anual se calculó como la suma de las producciones anuales de cada clase de edad.

Para el valor fijado, esta población hipotética tiene, al inicio del ciclo anual, un total de 2.168.090 individuos y una biomasa de 365.190 kg, para toda la población entre 1 y 8 años, resultando una densidad, para todo el lago, de 26,57 ind/Ha o 4,48 kg/Ha. Se obtuvo un valor para la producción total anual de aproximadamente 220.000 kg/año, lo que representa 2,70 kg/Ha/año (Tabla 4.9).

Considerando que la fracción explotable de una población es la que está por encima de la talla de primera maduración y que para este caso serían los individuos de tres o más años, la producción de esta fracción sería de 65920 kg/año, lo que representa 0,8 kg/Ha/año.

Una estimación del rendimiento potencial sostenido (Y) en base a la biomasa del stock pescable antes de la pesca (B) es según Gulland (1970) (Ryder y Henderson, 1975):

$$Y = 0,4 M B$$

donde:

M es el coeficiente de mortalidad natural.

En este caso $M = 0,84387$. Si tomamos la biomasa media de las clases de edad de 3 años en adelante (168.800,1 kg), el rendimiento potencial sería de 56.978 kg/año, o sea 0,7 kg/Ha/año.

El valor de la producción total anual, como ya se mencionó, fue calculado entre las edades 1 y 8. No se estimó la producción del grupo de edad 0, ya que no se pudo calcular la tasa de mortalidad para esa clase de edad. Se estima que la producción total para toda la población, incluida la clase de edad 0, sería de aproximadamente 5 kg/Ha/año.

La relación F/B para toda la población, entre 1 y 8 años, resultó ser igual a 0,67, en tanto que para la fracción explotable, mayores de 3 años, fue de 0,39.

Se calculó la fecundidad total de esta población hipotética, tomando las distribuciones de talla por edad, los parámetros de fecundidad, proporción de sexos y madurez obtenidos en capítulos anteriores (Tabla 4.9). Esta población produce 6676,55 millones de huevos anualmente, es decir aproximadamente 5426 huevos por cada recluta de edad 1.

4.4.2 Estimación del rendimiento potencial del embalse

Existen muchos modelos empíricos para predecir el rendimiento pesquero de cuerpos de agua dulce, a partir de sus características morfométricas (Rawson, 1952, Roundfell, 1946, Hayes, 1957), edáficas (Moyle 1956, Northcote y Larkin, 1956, Hanson y Leggett, 1982), morfo-edáficas (Ryder, 1965, Henderson y Welcomme, 1974, Hanson y Leggett, 1982, Jenkins, 1982, Marf y Quirós, 1987 Ms.) y bióticas (Oglesby, 1977, Matuszek, 1978, Hanson y Leggett, 1982, Jones y Hoyer, 1982). Estos modelos explican entre el 43 y el 84% de la variación en el rendimiento de las pesquerías de agua dulce (Godbout y Peters, 1988).

La mayoría de estos modelos fueron desarrollados para lagos y embalses templados del hemisferio norte, con una presión de pesca de moderada a intensiva. En general, los datos de rendimiento usados para la formulación de los modelos estaban hechos en base a las capturas independientemente de su composición específica.

No es recomendable el uso indiscriminado de estos modelos sin conocer bien las características ecológicas de los ambientes de los cuales se quiere predecir el rendimiento y las de los ambientes sobre los cuales se elaboró cada modelo en particular (Ryder, 1978, 1982, Quirós, 1980, Leach et al., 1987, Godbout y Peters, 1988). En el caso de estimaciones del rendimiento de una determinada especie en particular, las condiciones de aplicabilidad de estos modelos tienen muchas restricciones que hay que considerar (Oglesby et al., 1987, Godbout y Peters, 1988).

Los datos ambientales para el cálculo del rendimiento pesquero esperado para el embalse Ezequiel Ramos Mexía se tomaron de Quirós et al. (1988) y Quirós (en prensa) (Tabla 4.10).

Los modelos utilizados incluyen aquellos desarrollados a partir de lagos templados del hemisferio norte (Ryder, 1965 y 1982, Oglesby, 1977), los modelos globales de Schlesinger y Regier (1982), los de Jenkins (1982) para embalses templados de los Estados Unidos y el de lagos y embalses africanos (Henderson y Welcomme, 1974) (Tabla 4.11).

Considerando el clima de la zona en la cual se encuentra el embalse Ezequiel Ramos Mexía y el de los lagos sobre los que se desarrollaron los modelos de Ryder (1965) y Oglesby (1977), se puede decir que estos modelos subestimarían el rendimiento para el embalse, en tanto, que por lo mismo, el modelo de Henderson y Welcomme (1974) lo sobrestimaría, pero se pueden tomar como los límites entre los cuales estaría el rendimiento pesquero de este ambiente. Los modelos que resultarían más aplicables, serían los de Jenkins (1982) y los de Schlesinger y Regier (1982).

Jenkins (1982) desarrolló modelos para la estimación de la biomasa de peces ("standing crop"), a partir de pesca por encierro y envenenamiento y del rendimiento pesquero para los embalses norteamericanos, en función de su índice morfoedáfico (IME) (sólidos disueltos totales/profundidad media). Consideró además modelos para subgrupos de embalses según el uso que se hace del agua y de las características químicas del agua. Se utilizaron los modelos de rendimiento para el total de embalses, el de embalses hidroeléctricos de reservorio ("hydropower

storage") y el del subgrupo de aguas carbonatadas ("nonhydropower chemical type HCO₃"), considerando el régimen de funcionamiento de la represa El Chocón y el tipo de agua del embalse (Tabla 4.10).

Schlesinger y Regier (1982) desarrollaron modelos que relacionan el rendimiento pesquero con la temperatura media del aire y el IHE, para dos grupos de lagos de distribución mundial. El primer grupo lo constituyen 43 lagos intensamente pescados y el segundo grupo incluye los del primer grupo y 80 lagos más sobre los cuales la información del esfuerzo no estaba disponible o se desconocía. Del primer grupo los autores disponían de evidencias para suponer que el rendimiento observado estaría cerca del rendimiento máximo sostenido, en tanto que para el segundo grupo esta evidencia faltaría, por lo que los trataron separadamente (Schlesinger y Regier, 1982). En este caso se usaron los modelos para lagos intensamente pescados, que darían un valor cercano del rendimiento máximo sostenido potencial esperado del embalse Ezequiel Ramos Mexía (Tabla 4.11).

4.5 DISCUSION

4.5.1 Selectividad

Al analizar las distribuciones de $Qr'(m,1)$ respecto de la talla, se observa que presentan, como ya se mencionó, varias modas. Estas modas estarían asociadas a las distintas formas en que los individuos quedan enmallados en las redes agalleras (Hamley, 1975). Según Hamley (1975), existen tres formas en las que un pez puede quedar retenido por este tipo de arte: 1) "agalle", el pez no puede retroceder y salir de la red por tener una malla detras de los opérculos; 2) "acuñamiento" el pez queda fuertemente retenido por una malla alrededor del cuerpo y 3) "enganche", el pez no se introduce completamente en una malla, sino que se enrieda con la malla por los dientes, los huesos de la boca, espinas u otras protuberancias del cuerpo.

Según pudo ver el autor, la perca bocona presentaría los tres tipos de enmalle. Esto estaría relacionado con la forma del cuerpo, por ser un perciforme presenta espinas en las aletas, bordes de los huesos operculares aserrados y con espinas y huesos de la boca prominentes, lo que facilita su "enganche". Su comportamiento frente a la red hace que muchas veces, además de enmallarse de alguna de las dos primeras maneras mencionadas, se enriede, posiblemente al intentar soltarse de la red.

Al realizar las descomposiciones de las distribuciones, se obtuvieron, para casi todas las mallas, tres modas, dos relativamente altas, cercanas entre sí, y una tercera más baja, las dos primeras corresponderían al "agalle" y al "acuñamiento" y

la otra al "enganche". Se vio también, que las mallas de diámetro más chico capturan ejemplares de tallas grandes, éstos quedarían retenidos por "enganche", disminuyendo esta proporción a medida que aumenta el tamaño de la malla, hasta que en la malla de 104 mm, no parece que hubiera "enganches" o éstos están en muy baja proporción y no se puede reconocer una moda adjudicable a este tipo de enmalle. Así se obtuvieron, en la mayoría de los casos, curvas de retención en las que la cola izquierda es más empinada que la cola derecha.

4.5.2 Distribución de tallas

Considerando el grado de coincidencia observado entre el crecimiento estimado por lectura de escamas y las modas halladas a partir de las descomposiciones de las distribuciones de tallas, se puede decir que el método de corrección de selectividad, tal como fue planteado, es apropiado. Además, corrobora por otro método, el crecimiento estimado por escamas.

La ausencia, o la baja frecuencia de aparición de las clases de edad menores, podría deberse a múltiples factores, por un lado, podría ser que el reclutamiento al arte, no sea completo hasta una edad un poco mayor que un año, ya que se capturaron muy pocos individuos de la clase 0+. Pero por otro lado, también faltan o están poco representadas, las clases de edad 2+ y 3+, lo que estaría indicando que durante cierto período del año, los individuos más jóvenes de la población, tendrían una distribución espacial o un comportamiento que los hace poco accesibles a las artes utilizadas. Ésto se puede deber a patrones estacionales de

ocupación del hábitat. Tenemos entonces dos fenómenos de origen distinto, a tener en cuenta para el cálculo de la mortalidad a partir de las curvas de captura de esta población, uno que estaría relacionado con el tamaño mínimo de reclutamiento al arte y otro con la accesibilidad del arte a una parte de la población durante distintos períodos del año.

4.5.3 Abundancia y producción de la población hipotética

La perca bocona representa aproximadamente un quinto de la captura total de peces del embalse. Tomando la captura por unidad de esfuerzo como un índice de la abundancia relativa de peces, tenemos que la densidad total de peces del embalse sería de aproximadamente 22,4 kg/Ha. Comparando este valor con las estimaciones de biomasa obtenidas según los modelos de Jenkins (1982) (Tabla 4.11), se ve que la población real tendría un tamaño de dos a cinco veces mayor.

Tomando la población virtual propuesta y si consideramos que todas las especies contribuyen a la producción total de peces y al rendimiento pesquero en forma proporcional a lo que lo hacen a la biomasa, tendríamos una producción total de peces de 13,5 kg/Ha/año y el rendimiento potencial esperado sería de aproximadamente 3,5 kg/Ha/año. Este valor es entre dos y cuatro veces inferior a los obtenidos según los modelos empíricos de Jenkins (1982) y Schlesinger y Regier (1982) (Tabla 4.11), lo que implica una coincidencia en el orden de magnitudes, tanto para las numerosidades como para la producción y al rendimiento potencial total del embalse, si bien para obtener estos dos

Últimos valores se hicieron suposiciones muy groseras, tales como la relación F/B de las otras especies, ya que se supuso que cada especie contribuiría a la producción total en forma proporcional a lo que lo hace a la biomasa y que la fracción pescable es la misma para todas las poblaciones, entre otras. Por ello y dado el nivel de calidad de los datos que se disponía, sólo se puede estar seguro del orden de magnitud de estos valores y no de su valor absoluto. El tamaño poblacional hipotético fue calculado sólo a los efectos de contar con un valor de referencia sobre el cual construir el modelo de simulación propuesto en el capítulo siguiente, lo mismo que la producción total de peces en el embalse, y como tales deben tomarse.

El valor de la relación F/B obtenido para la perca bocona es comparable a los obtenidos por otros autores para otras especies de perciformes (Waters, 1977, Chapman, 1978). Para Stizostedion lucioperca y S. vitreum vitreum, dos especies de pércidos ictiófagos, los valores de F/B citados están entre 0,43 y 0,72, para Esox lucius, otro ictiófago, entre 0,32 y 0,7 (Waters, 1977).

Tabla 4.1: Capturas totales en número de individuos, standardizadas a redes de 50 m de largo y 2 m de altura, de todas las mallas, para intervalos de talla de 1 cm.

TALLA	M A L L A S					
	42	50	60	70	78	104
13	4,692					
14	10,948	3,447				
15	35,190	5,745				
16	49,266	10,341	0,957			
17	60,996	25,278	0,957	0,820		
18	48,484	18,384	1,914			
19	49,266	24,129	13,398			
20	28,152	28,725	21,054			0,995
21	17,204	22,980	27,753			0,995
22	22,678	20,682	38,280	0,820		
23	21,114	10,341	27,753	5,740	0,922	
24	19,550	11,490	24,882	17,220	2,766	0,995
25	17,986	6,894	30,624	19,680	9,220	
26	17,204	6,894	23,925	22,960	15,674	0,995
27	13,294	8,043	22,968	31,980	20,284	
28	10,166	11,490	20,087	29,520	19,362	
29	9,384	9,192	25,839	25,420	23,050	
30	9,384	4,596	22,011	31,980	16,596	0,995
31	7,820	6,894	19,140	35,260	27,660	
32	3,128	2,298	17,226	31,980	23,972	
33	7,038	10,341	16,269	40,180	34,114	0,995
34	10,166	11,490	26,796	54,120	37,802	5,970
35	9,384	8,043	23,925	50,020	33,192	19,900
36	10,984	10,341	22,968	42,640	29,504	46,765
37	10,166	1,149	16,269	30,340	30,426	76,615
38	10,948	2,298	14,355	30,340	20,284	92,535
39	10,166	2,298	13,398	25,420	21,206	80,595
40	4,692	4,596	6,699	14,760	16,596	59,700
41	3,910	3,447	4,785	18,040	11,064	33,830
42	3,128	2,298	2,871	10,660	14,752	55,720
43	0,782	2,298	5,742	11,480	10,142	24,875
44	1,564	1,149	5,742	7,380	7,376	19,900
45	3,128		2,871	2,460	4,610	24,875
46	1,564		3,828	2,460	0,922	9,950
47			2,871	0,820	1,844	8,955
48	0,782	1,149	1,914	2,460	0,922	10,945
49	0,782		1,914	0,820	0,922	7,960
50	2,346	3,447	0,957	1,640	0,922	10,945
51	1,564	2,298	0,957	0,820		1,990
52				0,820		6,965
53			2,871			3,980
54	0,782		0,957	1,640	0,922	4,975

CAPITULO 4. MORTALIDAD Y PRODUCCION

Tabla 4.1: Continuación

TALLA	M A L L A S					
	42	50	60	70	78	104
55	0,782		1,914	0,820		2,985
56	0,782					1,990
57	1,564					3,980
58						
59			0,957			0,995
60	0,782					
61	0,782					0,995

Tabla 4.2: Coeficientes de capturabilidad relativa ($Qr^2(m,1)$) observados, de todas las mallas, tallas agrupadas en intervalos de 1 cm.

TALLA	M A L L A S					
	42	50	60	70	78	104
13	1,000					
14	1,000	0,315				
15	1,000	0,163				
16	1,000	0,210	0,019			
17	1,000	0,414	0,016	0,013		
18	1,000	0,379	0,040			
19	1,000	0,490	0,272			
20	0,980	1,000	0,733			0,035
21	0,620	0,828	1,000			0,036
22	0,592	0,540	1,000	0,021		
23	0,761	0,373	1,000	0,207	0,033	
24	0,786	0,462	1,000	0,692	0,111	0,040
25	0,587	0,225	1,000	0,643	0,301	
26	0,719	0,288	1,000	0,960	0,655	0,042
27	0,416	0,252	0,718	1,000	0,634	
28	0,344	0,389	0,681	1,000	0,656	
29	0,363	0,356	1,000	0,984	0,892	
30	0,293	0,144	0,688	1,000	0,519	0,031
31	0,222	0,196	0,543	1,000	0,785	
32	0,098	0,072	0,539	1,000	0,750	
33	0,175	0,257	0,405	1,000	0,849	0,025
34	0,188	0,212	0,495	1,000	0,699	0,110
35	0,188	0,161	0,478	1,000	0,664	0,398
36	0,234	0,221	0,491	0,912	0,631	1,000
37	0,133	0,015	0,212	0,396	0,397	1,000
38	0,118	0,025	0,155	0,328	0,219	1,000
39	0,126	0,029	0,166	0,315	0,263	1,000
40	0,079	0,077	0,112	0,247	0,278	1,000
41	0,116	0,102	0,141	0,533	0,327	1,000
42	0,056	0,041	0,052	0,191	0,265	1,000
43	0,031	0,092	0,231	0,462	0,408	1,000
44	0,079	0,058	0,289	0,371	0,371	1,000
45	0,126		0,115	0,099	0,185	1,000
46	0,157		0,385	0,247	0,093	1,000
47			0,321	0,092	0,206	1,000
48	0,071	0,105	0,175	0,225	0,084	1,000
49	0,098		0,241	0,103	0,116	1,000
50	0,214	0,315	0,087	0,151	0,084	1,000
51	0,681	0,577	0,416	0,357		1,000
52				0,118		1,000
53			0,721			1,000
54	0,157		0,192	0,330	0,185	1,000

CAPITULO 4. MORTALIDAD Y PRODUCCION

Tabla 4.2: Continuación

TALLA	M A L L A S					
	42	50	60	70	78	104
55	0,262		0,641	0,275		1,000
56	0,393					1,000
57	0,393					1,000
58						
59			0,962			1,000
60	1,000					
61	0,786					1,000

CAPITULO 4. MORTALIDAD Y PRODUCCION

Tabla 4.3: Resultados de la descomposición de modas de las distribuciones de $Qr^2(m,1)$, para todas las mallas, agrupadas en intervalos de 1 cm. N es el valor de salida del programa de Akamine (1982). N' es el valor corregido, tal que el $Qr^2(m,1)$ máximo no sea mayor que 1.

M O D A 1				
Malla	Media	Desv. Std.	N	N'
104	39,37	3,051	5,7159	5,0392
78	27,98	2,054	3,4133	---
70	28,04	2,889	7,2404	6,8030
60	23,50	2,921	7,0223	6,1598
50	20,93	2,944	5,4828	7,3704
42	15,98	5,507	12,4286	11,6628

M O D A 2				
Malla	Media	Desv. Std.	N	N'
104	52,06	8,352	22,6538	20,7166
78	33,85	2,694	5,3471	---
70	34,37	2,207	4,5132	4,0654
60	31,39	4,582	7,1192	7,1109
50	28,73	1,460	1,2749	1,2749
42	25,72	1,803	1,3717	1,3717

M O D A 3				
Malla	Media	Desv. Std.	N	N'
104	---	---	---	---
78	43,23	3,321	2,7371	---
70	42,39	7,400	5,5065	5,4752
60	46,73	2,832	2,0993	2,0993
50	34,57	2,021	1,1470	1,1470
42	26,59	13,484	6,9477	6,9477

CAPITULO 4. MORTALIDAD Y PRODUCCION

Tabla 4.4: Coeficientes de retención ($Qr(m,l)$) por intervalo de talla, calculados para todas las mallas.

TALLA	M A L L A S					
	42	50	60	70	78	104
13	0,894					
14	0,954	0,094				
15	0,990	0,184				
16	0,998	0,324	0,052			
17	0,979	0,508	0,110			
18	0,934	0,710	0,208			
19	0,870	0,885	0,353			
20	0,795	0,985	0,534			
21	0,725	0,977	0,725			
22	0,681	0,865	0,886	0,159		
23	0,678	0,683	0,980	0,286	0,064	
24	0,700	0,487	0,992	0,460	0,162	
25	0,693	0,334	0,937	0,659	0,327	
26	0,616	0,280	0,849	0,842	0,528	
27	0,486	0,328	0,764	0,963	0,690	
28	0,361	0,378	0,704	0,996	0,749	
29	0,278	0,324	0,672	0,955	0,720	0,030
30	0,233	0,205	0,656	0,895	0,682	0,046
31	0,210	0,135	0,639	0,877	0,698	0,073
32	0,197	0,149	0,609	0,920	0,759	0,118
33	0,186	0,198	0,559	0,979	0,805	0,190
34	0,176	0,224	0,493	0,975	0,780	0,296
35	0,167	0,202	0,415	0,868	0,677	0,436
36	0,158	0,143	0,334	0,692	0,530	0,600
37	0,149	0,080	0,257	0,515	0,392	0,764
38	0,139	0,035	0,191	0,391	0,300	0,899
39	0,130	0,012	0,142	0,327	0,265	0,979
40	0,121	0,003	0,113	0,304	0,273	0,997
41	0,112		0,109	0,299	0,301	0,965
42	0,103		0,131	0,298	0,325	0,909
43	0,094		0,174	0,293	0,328	0,856
44	0,085		0,227	0,285	0,305	0,825
45	0,077		0,274	0,272	0,260	0,823
46	0,069		0,296	0,254	0,202	0,845
47			0,285	0,234	0,144	0,880
48			0,243	0,211	0,094	0,920
49			0,183	0,187	0,056	0,956
50			0,122	0,163	0,030	0,983
51				0,139		0,997
52				0,117		0,998
53						0,985
54						0,958
55						0,918
56						0,868
57						0,809

CAPITULO 4. MORTALIDAD Y PRODUCCION

Tabla 4.5: Coeficientes de selectividad ($Q(m,1)$) por intervalo de talla, calculados para todas las mallas.

TALLA	M A L L A S					
	42	50	60	70	78	104
13	0,108					
14	0,133					
15	0,158					
16	0,181	0,059				
17	0,200	0,104				
18	0,213	0,162				
19	0,221	0,225	0,090			
20	0,223	0,276	0,150			
21	0,224	0,302	0,224			
22	0,231	0,293	0,300			
23	0,251	0,253	0,363	0,106		
24	0,281	0,196	0,399	0,185		
25	0,302	0,146	0,409	0,287	0,143	
26	0,290	0,132	0,400	0,397	0,249	
27	0,247	0,166	0,388	0,489	0,350	
28	0,197	0,206	0,384	0,543	0,409	
29	0,162	0,190	0,393	0,559	0,421	
30			0,410	0,560	0,426	
31			0,427	0,586	0,466	
32			0,433	0,654	0,539	
33			0,423	0,740	0,608	
34			0,395	0,782	0,626	0,237
35			0,352	0,737	0,574	0,371
36			0,300	0,621	0,477	0,541
37			0,244	0,489	0,372	0,728
38				0,391	0,300	0,901
39				0,344	0,279	1,032
40				0,336	0,302	1,103
41				0,348	0,350	1,117
42				0,363	0,396	1,099
43				0,375	0,419	1,078
44				0,381	0,408	1,082
45				0,380	0,364	1,125
46				0,372		1,201
47						1,306
48						1,423
49						1,540
50						1,648
51						1,741
52						1,811
53						1,856
54						1,874
55						1,861
56						1,824
57						1,760

CAPITULO 4. MORTALIDAD Y PRODUCCION

Tabla 4.6.a: Capturas por unidad de esfuerzo corregidas por selectividad, para cada mes, año 1982. (Unidad de esfuerzo: 100 m2 de red caladas durante 15 horas).

TALLA	M E S E S					
	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN
13				4,806		
14						
15		11,871	3,284	6,567	3,284	
16		18,178	2,872	11,543		
17		38,824	6,313	16,746		
18		17,198	9,431	7,268		
19		5,180	6,976	8,300		
20		11,919	2,556	8,941		
21		6,093	7,617	4,299		
22		12,760	4,551	6,034		
23		3,972	1,920	3,672	2,075	
24		4,464	3,534	2,677		
25		5,188	1,566	2,256		
26		4,912	4,802	5,376		
27		2,005	1,995	1,615		
28		1,811	2,792	4,094	1,825	
29		3,604	2,749	2,710	2,224	
30		2,627	2,180	2,180		
31		1,507	2,055	1,861		
32		1,190	2,582	1,534	0,840	
33			2,993	1,129		
34		1,676	5,817	1,430	1,395	
35		0,896	2,668	1,534	1,062	
36			6,164	2,837		
37		1,350	2,899	1,734	1,860	
38		5,043	3,115	2,790	1,408	
39		1,783	1,119	1,905		
40		2,446	1,804	1,720	3,240	
41			1,466	1,782		
42		0,728	1,675	1,514		
43				2,904		
44		1,731	0,610	1,026		
45			0,587	1,016		
46		0,666	1,657			
47						
48			0,464			
49				0,429		
50						
51						
52			0,364			
53						
54				0,352		
55						
56						
57						

CAPITULO 4. MORTALIDAD Y PRODUCCION

Tabla 4.6.a: Continuación

TALLA	M E S E S					
	JUL	AGO	SET	OCT	NOV	DIC
13						
14						
15						
16					2,872	
17		8,869		2,602		
18					7,308	
19		2,850		2,352	2,889	
20					3,296	
21			3,880	2,854		
22		2,565				
23						
24		1,930	4,436	3,932	2,975	
25				1,914		
26		2,171		2,450	2,121	
27		1,732		1,125	2,106	
28						
29			2,185	1,449		
30					1,947	
31		1,127			1,585	
32				1,131	0,986	
33				1,003	0,873	
34						
35		1,525	2,226	2,226	2,226	
36		1,271	3,679	1,053	2,639	
37			1,678	1,935	2,187	
38			3,319	3,204	1,442	
39			1,928			
40		1,962	2,711		2,017	
41		2,113	2,518	1,864	1,167	
42		1,867	3,394	1,421		
43			0,927	1,465	1,039	
44		1,813	1,839	0,610	0,610	
45			2,156	0,587	1,182	
46			0,832			
47			0,766			
48		0,562	0,703		0,935	
49						
50			0,607	0,400		
51						
52						
53						
54						
55						
56						
57						

CAPITULO 4. MORTALIDAD Y PRODUCCION

Tabla 4.6.b: Capturas por unidad de esfuerzo corregidas por selectividad, para cada mes, año 1983. (Unidad de esfuerzo: 100 m2 de red caladas durante 15 horas).

TALLA	M E S E S					
	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN
13						
14			5,846	3,897		
15			4,925			
16			97,776	7,983		3,424
17			28,052	2,602		
18		9,611	7,089			
19			11,041	4,749	1,433	
20		6,592	6,689	3,525		
21		4,852	9,392	5,708	1,160	
22		4,386	9,062	2,254		
23	4,151		5,525		1,038	
24			7,080	5,238		
25	6,915		5,928	3,093		
26		2,974	4,642	2,174	0,963	
27	3,301	4,186	4,004		0,886	
28	5,275	4,933	4,515	1,772		
29		3,921	3,695	1,449	0,649	
30	3,119		2,544	1,271	0,605	
31	3,370	3,001	4,098		0,802	
32	1,666	3,280	2,363	1,479	0,740	1,780
33	4,045	4,027	1,892	1,383	0,670	1,217
34	2,317	2,669	4,312	1,162	0,830	
35	3,635	1,810	2,476	1,351	0,906	
36		4,343	2,564	1,678	2,205	2,569
37	2,029	4,698	1,842	1,639	1,073	1,350
38		5,606	2,154	3,804	2,099	
39	3,170	3,170	4,266	4,415	0,320	
40				0,598	0,598	
41	2,164	3,137	3,518			
42			1,811			3,696
43	2,904	1,234	2,189	1,455		
44	3,014	2,859	6,787	0,610		
45		1,182	2,156			
46						
47						
48						
49						
50						
51						
52						
53						
54						
55						
56						
57						

CAPITULO 4. MORTALIDAD Y PRODUCCION

Tabla 4.6.b: Continuación

TALLA	M E S E S					
	JUL	AGO	SET	OCT	NOV	DIC
13						
14					7,794	
15				3,284	9,851	
16				13,093	8,616	
17					15,206	
18	3,514			2,436	17,098	
19				5,286	2,889	
20			2,785	4,265	4,265	
21				4,129	5,414	
22		1,127	1,127	3,259	3,913	
23		2,075		5,268	2,406	
24				2,996	2,837	
25					2,678	
26				5,825	2,485	
27		0,886		2,319		
28	1,249				1,252	
29	1,221		0,483	3,491	3,202	
30				0,982	1,207	
31	0,987	0,665		1,585		
32	0,740	0,576	0,740		0,840	
33				1,003	1,238	
34		1,047	0,421	0,704	1,298	
35		0,889	0,724		1,444	
36		0,542	0,803	2,136	1,280	
37	1,970	0,643	1,422	2,227	1,125	
38	0,555	0,733	0,697			
39	0,969	1,739	0,716			
40		1,158	2,017	1,117	0,598	
41			0,885		1,583	
42		1,539	0,743			
43		0,719	0,588			
44		0,900	0,760			
45			1,194			
46						
47						
48			0,232			
49		0,214				
50			0,400			
51						
52						
53						
54				0,352		
55			0,177			
56						
57		0,188				

CAPITULO 4. MORTALIDAD Y PRODUCCION

Tabla 4.6.c: Capturas por unidad de esfuerzo corregidas por selectividad, para cada mes, año 1984. (Unidad de esfuerzo: 100 m² de red caladas durante 15 horas).

TALLA	M E S E S					
	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN
13	3,604	2,865				
14	2,923	14,089				
15	7,388	11,871				
16	4,308	12,095				
17	3,903	7,562				
18	3,514	4,346				
19	3,808	12,925				
20	3,490	6,762				
21	1,940	4,103				
22	1,599	3,873				
23	4,086	3,793				
24	3,928	3,198				
25	2,410	3,387				
26	1,976	2,904				
27	1,276	2,016				
28	1,759	1,409				
29	2,185	1,454				
30	0,732	1,750				
31	0,844	1,054				
32	0,626	1,321				
33	2,067	1,242				
34	0,825	2,103				
35	0,960	1,855				
36	2,895	1,346				
37	1,678	1,225				
38	1,046	1,083				
39	1,192	1,276				
40	1,370	0,363				
41	1,247	0,950				
42	3,481					
43	2,185					
44						
45						
46	0,416					
47						
48	0,351					
49		0,260				
50						
51						
52						
53	0,269					
54						
55						
56						
57						

CAPITULO 4. MORTALIDAD Y PRODUCCION

Tabla 4.6.c: Continuación

TALLA	M E S E S					
	JUL	AGO	SET	OCT	NOV	DIC
13						
14						
15						7,388
16			1,105	2,872	1,436	15,133
17			1,001	2,602		16,121
18				2,436		6,285
19					1,691	10,023
20			0,895	1,851	1,163	3,825
21				3,808		6,538
22				1,163		5,120
23				1,491	1,038	2,915
24				2,728		4,291
25			0,731	2,206	1,694	5,046
26				1,891		4,581
27		0,975		1,234	0,552	4,193
28			1,014	1,584	1,012	3,314
29				1,950	0,814	3,296
30				1,510	0,957	3,562
31			0,494	1,535	0,665	4,347
32		0,575	0,374	0,718	1,120	3,272
33		0,757	0,568	1,390	1,012	3,695
34		1,391	0,735	1,207	0,578	4,851
35		1,144	0,757	1,802	0,366	7,455
36		3,089	0,703	2,568		7,505
37		8,246	1,467	1,676	0,833	6,858
38		5,528	1,426	2,862	1,754	4,200
39		1,680	0,879	2,001	0,846	5,160
40		0,855	1,396	1,505	0,598	1,515
41		0,591	0,664	1,186	0,295	2,360
42		1,210	0,403	2,111	0,846	1,697
43		0,306	0,232	1,446		1,095
44		0,305	0,391	0,816	0,305	1,127
45		0,293		1,182	0,293	
46				0,275	0,275	0,416
47				0,253		
48				0,232		
49				0,214		
50				0,200		
51						
52						
53				0,178		
54						
55						
56						
57			0,142			

CAPITULO 4. MORTALIDAD Y PRODUCCION

Tabla 4.6.d: Capturas por unidad de esfuerzo corregidas por selectividad, para cada mes, año 1985. (Unidad de esfuerzo: 100 m² de red caladas durante 15 horas).

TALLA	M E S E S					
	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN
13		2,588	1,848			
14		1,049				
15		7,199	1,263		0,821	
16		14,139	1,105		0,718	
17		13,510	1,001		0,650	
18		11,336	2,764			
19		16,737	1,097			
20		4,388	1,478		1,163	
21		6,333				
22		1,998	0,867			
23		1,459	0,730		0,519	
24		1,321	0,710			
25		2,420	0,587			
26		2,130	1,272			
27		2,988	0,838			
28		2,266	0,700			
29		1,678				
30		0,913	0,480			
31		1,216				
32		0,659	0,321			
33		1,240	0,284		0,247	
34		1,528	0,846			
35		1,179	0,619		2,694	
36		1,285	1,387		1,144	
37		1,469	1,067		1,141	
38		1,915	1,064		1,288	
39		1,793	0,915		0,640	
40		2,034	0,692		0,453	
41		1,664	0,414		0,667	
42		0,780	0,455		0,648	
43		0,435	0,464		0,464	
44					0,305	
45		0,320			0,293	
46		0,150			0,377	
47		0,138	0,191		0,130	
48			0,351			
49			0,162		0,110	
50					0,103	
51		0,103			0,098	
52		0,099			0,094	
53						
54					0,176	
55						
56					0,093	
57					0,097	

Tabla 4.6.d: Continuación

TALLA	M E S E S					
	JUL	AGO	SET	OCT	NOV	DIC
13						
14						
15						
16						
17						
18						
19						
20						
21						
22						
23						
24						
25						
26	0,400					
27	0,357					
28	0,416					
29						
30						
31						
32						
33						
34						
35	0,540					
36	0,314					
37	0,454					
38	0,733					
39	0,640					
40	0,435					
41	0,536					
42	0,339					
43	0,332					
44	0,690					
45	0,293					
46						
47	0,130					
48						
49						
50	0,103					
51						
52						
53	0,092					
54						
55						
56						
57						

CAPITULO 4. MORTALIDAD Y PRODUCCION

Tabla 4.7: Capturas por unidad de esfuerzo corregidas por selectividad, promediadas para cada mes. (Unidad de esfuerzo: 100 m2 de red caladas durante 15 horas).

TALLA	M E S E S					
	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN
13	1,802	1,363	0,616	2,403		
14	1,461	3,784	1,949	1,949		
15	3,694	7,735	3,157	3,284	1,368	
16	2,154	11,103	33,918	9,763	0,239	3,424
17	1,952	14,974	11,789	9,674	0,217	
18	1,757	10,623	6,428	3,634		
19	1,904	8,711	6,371	6,525	0,478	
20	1,745	7,415	3,574	6,233	0,388	
21	0,970	5,345	5,670	5,004	0,387	
22	0,800	5,754	4,827	4,144		
23	4,119	2,306	2,725	1,836	1,211	
24	1,964	2,246	3,775	3,958		
25	4,663	2,749	2,694	2,675		
26	0,988	3,230	3,572	3,775	0,321	
27	2,289	2,799	2,279	0,807	0,295	
28	3,517	2,605	2,669	2,933	0,608	
29	1,093	2,664	2,148	2,080	0,958	
30	1,926	1,323	1,735	1,726	0,202	
31	2,107	1,695	2,051	0,931	0,267	
32	1,146	1,613	1,755	1,506	0,527	1,780
33	3,056	1,627	1,723	1,256	0,306	1,217
34	1,571	1,994	3,658	1,296	0,742	
35	2,298	1,435	1,921	1,443	1,554	
36	1,448	1,744	3,372	2,258	1,116	2,569
37	1,854	2,186	1,936	1,687	1,358	1,350
38	0,523	3,412	2,111	3,297	1,598	
39	2,181	2,006	2,100	3,160	0,320	
40	0,685	1,211	0,832	1,159	1,430	
41	1,706	1,438	1,799	0,891	0,222	
42	1,741	0,377	1,314	0,757	0,216	3,696
43	2,545	0,417	0,884	2,180	0,155	
44	1,507	1,148	2,466	0,818	0,102	
45		0,376	0,914	0,508	0,098	
46	0,208	0,204	0,552		0,126	
47		0,035	0,064		0,043	
48	0,176		0,272			
49		0,065	0,054	0,215	0,037	
50					0,034	
51		0,026			0,033	
52		0,025	0,121		0,031	
53	0,135					
54				0,176	0,059	
55						
56					0,031	
57					0,032	

Tabla 4.7: Continuación

TALLA	M E S E S					
	JUL	AGO	SET	OCI	NOV	DIC
13						
14					2,598	
15				1,095	3,284	7,388
16			0,368	5,322	4,308	15,133
17		2,956	0,334	1,735	5,069	16,121
18	1,757			1,624	8,135	6,285
19		0,950		2,546	2,490	10,023
20			1,227	2,039	2,908	3,825
21			1,293	3,597	1,805	6,538
22		1,231	0,376	1,474	1,304	5,120
23		0,692		2,253	1,148	2,915
24		0,643	1,479	3,219	1,937	4,291
25			0,244	1,373	1,457	5,046
26	0,200	0,724		3,389	1,535	4,581
27	0,179	1,198		1,559	0,886	4,193
28	0,833		0,338	0,528	0,755	3,314
29	0,611		0,889	2,297	1,339	3,296
30				0,831	1,370	3,562
31	0,493	0,597	0,165	1,040	0,750	4,347
32	0,370	0,384	0,371	0,616	0,982	3,272
33		0,252	0,189	1,132	1,041	3,695
34		0,813	0,385	0,637	0,625	4,851
35	0,270	1,186	1,236	1,343	1,345	7,455
36	0,157	1,634	1,728	1,919	1,306	7,505
37	1,212	2,963	1,522	1,946	1,382	6,858
38	0,644	2,087	1,814	2,032	1,065	4,200
39	0,805	1,140	1,174	0,667	0,282	5,160
40	0,217	1,325	2,041	0,874	1,071	1,515
41	0,268	0,901	1,356	1,017	1,015	2,360
42	0,170	1,539	1,513	1,177	0,282	1,697
43	0,166	0,342	0,582	0,970	0,346	1,095
44	0,345	1,006	0,997	0,475	0,305	1,127
45	0,147	0,098	1,117	0,590	0,492	
46			0,277	0,092	0,092	0,416
47	0,065		0,255	0,084		
48		0,187	0,312	0,077	0,312	
49		0,071		0,071		
50	0,052		0,336	0,200		
51						
52						
53	0,046			0,059		
54				0,117		
55			0,059			
56						
57		0,063	0,047			

CAPITULO 4. MORTALIDAD Y PRODUCCION

Tabla 4.8: Resultados de las descomposiciones de modas de las distribuciones de CPUE (en número de individuos) por talla, para cada mes.

Mes: Enero	Moda	Media (cm)	Desv. Std.	CPUE
	1	17,34	2,762	18,239
	2	25,93	2,200	18,633
	3	33,42	2,227	13,552
	4	39,47	1,997	6,949
	5	43,44	0,339	5,793
	6	47,46	0,430	0,384
	7	53,25	0,151	0,135

Mes: Febrero	Moda	Media (cm)	Desv. Std.	CPUE
	1	18,52	2,362	18,516
	2	27,26	2,016	17,616
	3	34,01	2,105	10,108
	4	39,09	1,573	10,253
	5	44,13	0,761	2,318
	6	45,10	4,280	0,304
	7	52,01	0,206	0,510

Mes: Marzo	Moda	Media (cm)	Desv. Std.	CPUE
	1	18,48	2,024	81,024
	2	27,39	2,774	20,923
	3	35,15	1,775	14,365
	4	40,46	2,038	9,040
	5	44,77	1,066	3,996
	6	48,63	0,384	0,326
	7	52,75	0,151	0,121

Mes: Abril	Moda	Media (cm)	Desv. Std.	CPUE
	1	18,53	2,603	54,449
	2	26,87	2,479	17,954
	3	34,51	2,176	8,690
	4	39,13	1,254	10,194
	5	43,81	0,487	4,263
	6	49,50	0,202	0,215
	7	54,25	0,151	0,176

Tabla 4.8: Continuación.

Mes: Mayo				
	Moda	Media (cm)	Desv. Std.	CPUE
	1	19,30	1,202	4,288
	2	29,60	2,038	3,178
	3	36,68	1,541	6,994
	4	40,03	2,442	2,125
	5	46,35	0,354	0,267
	6	50,90	1,492	0,135
	7	54,75	0,151	0,059
	8	57,01	0,314	0,063
Mes: Julio				
	Moda	Media (cm)	Desv. Std.	CPUE
	1	29,44	0,910	2,686
	2	37,88	0,662	3,088
	3	41,80	1,352	0,821
	4	44,49	1,690	0,557
	5	50,25	0,151	0,052
	6	53,75	0,151	0,046
Mes: Agosto				
	Moda	Media (cm)	Desv. Std.	CPUE
	1	18,16	0,485	3,906
	2	24,88	0,887	4,488
	3	36,68	2,383	11,056
	4	41,65	1,033	4,107
	5	44,41	0,437	1,104
	6	48,79	0,356	0,258
Mes: Setiembre				
	Moda	Media (cm)	Desv. Std.	CPUE
	1	16,98	0,320	0,702
	2	22,59	0,857	4,619
	3	31,10	2,489	2,337
	4	37,49	1,542	7,474
	5	41,49	1,252	5,492
	6	45,52	1,732	2,958
	7	51,00	0,202	0,336
	8	56,49	0,308	0,106

CAPITULO 4. MORTALIDAD Y PRODUCCION

Tabla 4.8: Continuación.

Mes: Octubre				
	Moda	Media (cm)	Desv. Std.	CPUE
	1	16,96	0,850	9,776
	2	23,33	2,846	21,449
	3	31,25	1,908	7,081
	4	37,30	1,301	7,907
	5	42,27	1,422	4,513
	6	45,04	2,858	0,914
	7	51,50	---	0,200
	8	54,50	---	0,176
Mes: Noviembre				
	Moda	Media (cm)	Desv. Std.	CPUE
	1	18,02	2,220	31,901
	2	25,65	1,733	7,718
	3	31,54	2,039	6,107
	4	36,98	1,308	5,380
	5	41,50	1,821	3,019
	6	45,61	0,386	0,584
	7	48,50	---	0,312
Mes: Diciembre				
	Moda	Media (cm)	Desv. Std.	CPUE
	1	18,36	2,310	70,433
	2	26,04	1,788	24,340
	3	32,22	2,165	23,023
	4	37,29	1,706	32,693
	5	42,34	0,356	5,152
	6	45,28	0,358	1,543

Tabla 4.9: Numerosidad, biomasa, producción y fecundidad de la población hipotética.

EDAD (años)	NUMERO	PESO MEDIO (g)	BIOMASA (kg)	G	BIOMASA MEDIA (kg)	PRODUCCION (kg/año)	FECUNDIDAD x1000000 huevos
1	1230505	47.51	60322.3				0.00
				1.2150	74050.2	89973.9	
	532774	166.87	88540.7				1.21
				0.7458	65017.8	63403.1	
	230867	351.77	81212.1				1102.64
				0.5108	67305.7	35358.0	
4	100000	586.24	58624.0				1874.05
				0.3746	46746.5	17588.2	
5	43315	652.67	36933.4				1586.09
				0.2817	28344.5	7984.8	
6	18762	1130.12	21203.3				1049.15
				0.2207	15830.2	3493.4	
	8127	1409.17	11452.3				664.50
				0.1737	8373.2	1456.0	
8	3520	1676.81	5902.4				378.91
TOTAL	2168070	168.44	365190.5		327869.2	219297.5	6676.55

CAPITULO 4. MORTALIDAD Y PRODUCCION

Tabla 4.10: Datos de las variables utilizadas para la estimación de la abundancia de peces y el rendimiento pesquero potencial. Tomados de Quirós et al., 1988 y Quirós, en prensa. Abreviaturas: TSD (total de sólidos disueltos), CHLa (concentración de clorofila), ZMED (profundidad media), TEMP (temperatura media anual del aire), IME (índice morfoedáfico)

TSD	64	mg . l ⁻¹
CHLa	2,16	mg . m ⁻³
ZMED	24,7	m
TEMP	12	C
* IME	2,59	

* Ryder, 1965. IME = TSD / ZMED

Tabla 4.11: Modelos y resultados de las predicciones de la biomasa de peces (B) y el rendimiento pesquero potencial (Y) del embalse. Las abreviaturas y unidades de las variables igual que en la tabla 4.10.

Ryder, 1965: $\log Y = 0,168 + 0,446 \log \text{IME}$

$$Y = 2,25 \text{ kg} \cdot \text{Ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$$

Oglesby, 1977: $\log Y = -1,92 + 1,17 \log \text{CHLa}$

$$Y = 0,0296 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1} \quad (\text{peso seco})$$

$$Y = 1,48 \text{ kg} \cdot \text{Ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$$

Jenkins, 1982:

Embalses en general:

$$\log Y = 0,925 + 0,563 \log \text{IME} - 0,149 \log \text{IME}^2$$

$$Y = 13,56 \text{ kg} \cdot \text{Ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$$

$$\log B = 1,498 + 0,677 \log \text{IME} - 0,223 \log \text{IME}^2$$

$$B = 54,93 \text{ kg} \cdot \text{Ha}^{-1}$$

Hidroeléctrico de reservorios:

$$\log B = 1,752 + 0,896 \log \text{IME} - 0,223 \log \text{IME}^2$$

$$B = 121,44 \text{ kg} \cdot \text{Ha}^{-1}$$

Tipo HCO3:

$$\log B = 1,502 + 0,879 \log \text{IME} - 0,139 \log \text{IME}^2$$

$$B = 67,45 \text{ kg} \cdot \text{Ha}^{-1}$$

Tabla 4.11: Continuación.

Schlesinger y Regier, 1982:

$$\log Y = 0,043 + 0,061 \text{ TEMP}$$

$$Y = 5,96 \text{ kg} \cdot \text{Ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$$

Schlesinger y Regier, 1982:

$$\log Y = 0,236 + 0,050 \text{ TEMP} + 0,280 \log \text{IME}$$

$$Y = 8,95 \text{ kg} \cdot \text{Ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$$

Henderson y Welcomme, 1974:

$$\log Y = 1,156 + 0,468 \log \text{IME}$$

$$Y = 22,36 \text{ kg} \cdot \text{Ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$$

CAPITULO 5

DINAMICA POBLACIONAL

5.1 INTRODUCCION

En las últimas dos décadas se ha incrementado el uso de modelos de simulación para el estudio de fenómenos y procesos que, dada su complejidad, de otra forma serían muy difíciles o imposibles de tratar (Platt et al., 1991 Stewart et al., 1983, Martínez y Requena, 1986).

La teoría general de sistemas (Von Bertalanffy, 1968) brindó un marco conceptual apropiado, presentando un nuevo enfoque holístico o sistémico, por el cual, en ciertas circunstancias, es preferible una visión global de los fenómenos, aún a costa de perder detalles de los mismos. Esta visión es opuesta al enfoque analítico, que plantea que para entender un fenómeno es necesario conocer, en detalle, las diferentes partes que lo componen. Sin embargo, estos dos enfoques no son antitéticos, y de hecho se han complementado, ya que no se puede decir que en el proceso de investigación, no se apliquen, ambos, en grados diversos (Martínez y Requena, 1986).

Mucho tuvieron que ver, en el impulso que tomó el análisis sistémico, los avances en el área de los ordenadores digitales, como soporte tecnológico del mismo. Permitiendo el uso de modelos de simulación con tiempos de cálculo reducidos y resolver así problemas que, de otra manera hubieran tomado años de trabajo.

Se deben dar una serie de pasos que llevan al desarrollo de un modelo, a saber:

- 1) Existe un objetivo por el cual se hace necesario un modelo.
- 2) Hay que definir el sistema a estudiar.

3) Hay que determinar cuáles de todas las variables posibles son las relevantes a los fines perseguidos.

La existencia de una finalidad para el modelo condiciona, entonces, los siguientes pasos de su desarrollo.

Un modelo es una representación formal del sistema que se quiere estudiar. A su vez el sistema que se defina depende de los fines que se persigan y de las actitudes y aptitudes del investigador que lo estudia. De ahí que, ante la misma realidad, distintos investigadores definan distintos sistemas, de acuerdo con sus objetivos, conocimientos y preferencias (Martínez y Requena, 1986).

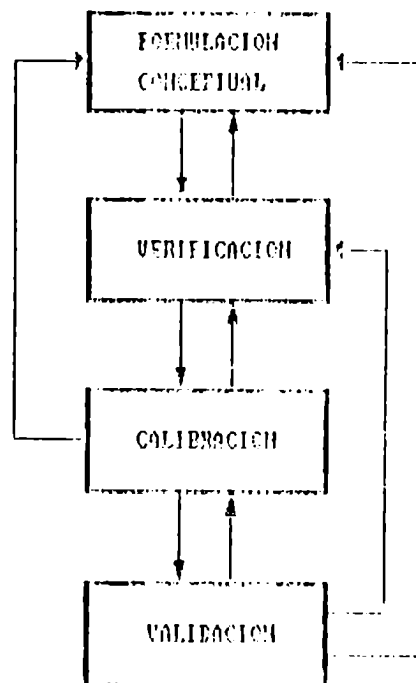
Un sistema está compuesto por objetos y éstos tienen un cierto orden o estructura, y presenta características emergentes propias, que son más que la suma de las características de los objetos que lo componen. Un investigador para definir un sistema debe fijar sus límites, identificar los objetos que lo constituyen y definir cómo están relacionados estos objetos, teniendo siempre presente los fines perseguidos.

Existen muchos tipos distintos de modelos, e intentar hacer una clasificación completa es imposible. Hay modelos literarios, matemáticos, gráficos, mecánicos, etc. A su vez dentro de cada uno de estos tipos podemos encontrar variantes. Por ejemplo, dentro de los modelos matemáticos se reconocen diversos tipos de acuerdo a la estructura algebraica que los componen. A su vez los modelos pueden ser estáticos o dinámicos, es decir pueden incluir o no variaciones con el tiempo.

Uno de los varios objetivos para los cuales se confeccionan

modelos es el de realizar simulaciones con ellos, es decir tratar de predecir, cualitativa o cuantitativamente, el comportamiento de un sistema bajo determinadas hipótesis.

Antes de llegar al uso del modelo para realizar predicciones, se deben cumplir ciertas etapas, que pueden ser representadas por el siguiente esquema:



La formulación conceptual implica definir el sistema a estudiar y los fines que se persiguen con el modelo. Identificar los objetos que componen ese sistema y cómo están relacionados. Determinar cuáles de esos objetos y relaciones son relevantes a los fines perseguidos y cómo se representarán en el modelo. Los valores de los parámetros, en esta etapa, se obtienen por inferencias estadísticas o resultados de otros experimentos

anteriores.

La verificación consiste en la comprobación de que el comportamiento del modelo coincide cualitativamente con el esperado del sistema, aunque no se compruebe buen ajuste cuantitativo.

La calibración es la tarea de corregir el valor numérico de los parámetros del modelo; para ello se puede utilizar el mismo modelo que se propone para estimar el valor de ciertos parámetros, siempre y cuando se disponga de la suficiente información como para hacerlo. Esta etapa se realiza con ayuda del análisis de sensibilidad, es decir de la medición de cómo reaccionan las variables del modelo a cambios controlados en los parámetros. Cuanto más sensibles sean las variables a un parámetro, más cuidado se debe poner en la determinación de su verdadero valor.

La validación implica comparar, bajo condiciones similares, los resultados de la simulación del modelo con valores empíricos medidos sobre el sistema, independientes de los que se usaron para la calibración y determinar que el comportamiento del modelo presenta determinado grado de ajuste con el del sistema.

La ordenación de estas etapas no siempre es lineal, pudiendo sufrir cambios, y se pueden realizar también en forma más o menos simultánea. Además, es frecuente que algunas o todas estas etapas se tengan que realizar más de una vez antes de definir completamente un modelo.

Cumplidas todas estas etapas se puede entrar de lleno en la simulación propiamente dicha, es decir poner el modelo bajo ciertas hipótesis y observar su respuesta.

5.1.1 Definición del modelo "población de perca bocona en el embalse Ezequiel Ramos Mexía"

La finalidad del modelo propuesto es la de simular la dinámica de la población de perca bocona y evaluar su utilidad para predecir su comportamiento ante una eventual presión pesquera.

Las otras especies de la comunidad de peces, así como otras comunidades fueron dejadas como externas al modelo y, algunas de ellas se incorporaron como fuentes exógenas de alimento, considerándolas constantes.

Para la caracterización formal del modelo se utilizó el lenguaje de circuitos de energía y materia, desarrollado por Odum (1972). Para la simulación, este modelo fue traducido a un sistema de ecuaciones diferenciales, que fueron resueltas por integración de diferencias finitas, por el método de Euler, con un programa de computadora en BASIC.

En las etapas de desarrollo del modelo no se pasó de la calibración, ya que no hay oportunidad de comparar sus resultados con datos de una pesquería, hasta hoy inexistente.

5.2 DESARROLLO DEL MODELO DE SIMULACION DE LA DINAMICA POBLACIONAL

5.2.1 Estructura del modelo

Para el desarrollo del modelo se hicieron las siguientes suposiciones:

- a) La mortalidad natural es densoindependiente y constante.
- b) Las condiciones ambientales del embalse se mantienen constantes en el tiempo.
- c) La disponibilidad de alimento para la población de perca bocona se mantiene constante con el tiempo.

Estas suposiciones implican que dentro del modelo no se incluyeron variaciones estacionales y que el número de individuos y el peso medio por clase de edad, en condiciones estables, se mantiene de año en año

Se dividió a la población en ocho grupos de edad. A cada uno se lo consideró un módulo de auto-mantenimiento. No se modeló el grupo de edad 0 por no contarse con suficientes datos sobre este período de la vida de la población. Las definiciones de los flujos, variables de estado y parámetros, con sus respectivas unidades, figuran en la tabla 5.1. Los grupos de edad 1 a 3 tienen como fuente de alimento la producción del zoobentos (J1), los de edades 4 a 8, la producción de peces (J2) (Figura 5.1).

Dentro de cada módulo $Q1(i)$ representa la numerosidad para la clase de edad (i) , ésta disminuye ($J9(i)$) en función del tiempo según la tasa de mortalidad natural ($K6$) (Figura 5.2).

El reservorio $Q2(i)$ representa el peso medio individual del grupo de edad, y es el resultado del balance entre los alimentos

Tabla 5.1: Definiciones y unidades de los flujos, variables de estado y parámetros del modelo. Los pesos están expresados como peso húmedo.

J1	Oferta de alimento proveniente del macrozoobentos [g.año ⁻¹]
J2	Oferta de alimento proveniente de los peces [g.año ⁻¹]
J3	Fracción de la oferta del macrozoobentos que no es consumida [g.año ⁻¹]
J4	Fracción de la oferta de peces que no es consumida [g.año ⁻¹]
J5(i)	Consumo de la clase de edad (i) [g.año ⁻¹]
J6(i)	Consumo individual de la clase de edad (i) [g.año ⁻¹ .individuo ⁻¹]
J7(i)	Productos de excreción y egestión [g.año ⁻¹ .individuo ⁻¹]
J8(i)	Gasto respiratorio individual [g.año ⁻¹ .individuo ⁻¹]
J9(i)	Mortalidad natural [individuo.año ⁻¹]
J10(i,m)	Mortalidad por pesca por la red (m) [individuo.año ⁻¹]
J11(i)	Producción de ovocitos de la clase de edad (i) [ovocitos]
F(m)	Esfuerzo pesquero aplicado con la red (m) [unidades.año ⁻¹] ² (1unidad = 100 m red.noche)
Q1(i)	Numerosidad de la clase de edad (i) [individuos]
Q2(i)	Peso medio de la clase de edad (i) [g.individuo ⁻¹]
Q3(i,m)	Captura acumulada anualmente de la clase de edad (i) por la malla (m) [individuos]
Q4(i,m)	Captura en biomasa acumulada anualmente [g]

Tabla 5.1: Continuación.

K1(i)	Constante de proporcionalidad entre el consumo y la oferta de la clase de edad (i) [individuo.g ⁻¹]
K2(i)	Coefficiente de alometría del consumo respecto del peso
K3	Proporción del consumo que se pierde como excreción y egestión
K4	Tasa de respiración [individuo.año ⁻¹]
K5	Coefficiente de alometría de la respiración respecto del peso
K6	Tasa de mortalidad [año ⁻¹]
K7	Ordenada al origen de la relación entre la fecundidad y el peso [ovocitos]
K8	Pendiente de la relación entre la fecundidad y el peso [ovocito.g ⁻¹]
K9(i)	Proporción de hembras maduras de la clase de edad (i)
K10	Proporción de huevos producidos que son reclutados como individuos de edad 1
K10(i,m)	Coefficiente de capturabilidad de la red (m) para los individuos de la clase de edad (i) [unidades ⁻¹]
X3(m)	Abertura de malla de la red (m) [mm de malla estirada]

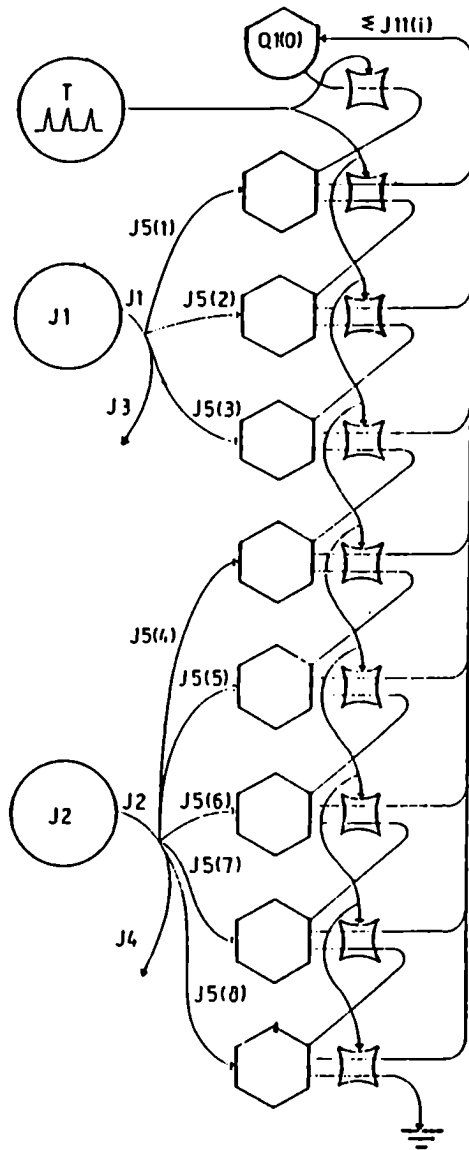


Figura 5.1: Estructura del modelo de la poblacion. La simbologia segun Odum (1972).

consumidos ($J6(i)$), menos los productos de egestión y excreción ($J7(i)$) y la respiración ($J8(i)$). La cantidad total de alimento consumido por cada grupo de edad ($J5(i)$) se consideró como una función alométrica del peso (Kerr 1971a, 1971b, 1971c, Mann, 1978) y proporcional a la fracción no consumida de la oferta ($J3$ y $J4$). La fracción no consumida se tomó como directamente relacionada con la oferta e inversamente con el consumo de la población (Figura 5.2).

La estructura del módulo es similar para cada clase de edad. Las ecuaciones que describen el cambio en peso medio y numerosidad de cada clase de edad, según este modelo, son:

$$J3 = \frac{J1}{1 + \sum_{i=1}^3 K1(i) Q1(i) Q2(i) K2(i)} \quad (1)$$

$$J4 = \frac{J2}{1 + \sum_{i=4}^8 K1(i) Q1(i) Q2(i) K2(i)} \quad (2)$$

$$J5(i) = J3 \frac{K2(i)}{K1(i) Q1(i) Q2(i)} \quad (1 \leq i \leq 3) \quad (3)$$

$$J5(i) = J4 \frac{K2(i)}{K1(i) Q1(i) Q2(i)} \quad (4 \leq i \leq 8) \quad (4)$$

$$J6(i) = J5(i) / Q1(i) \quad (5)$$

$$J7(i) = K3 J6(i) \quad (6)$$

$$J8(i) = K4 Q2(i) K5 \quad (7)$$

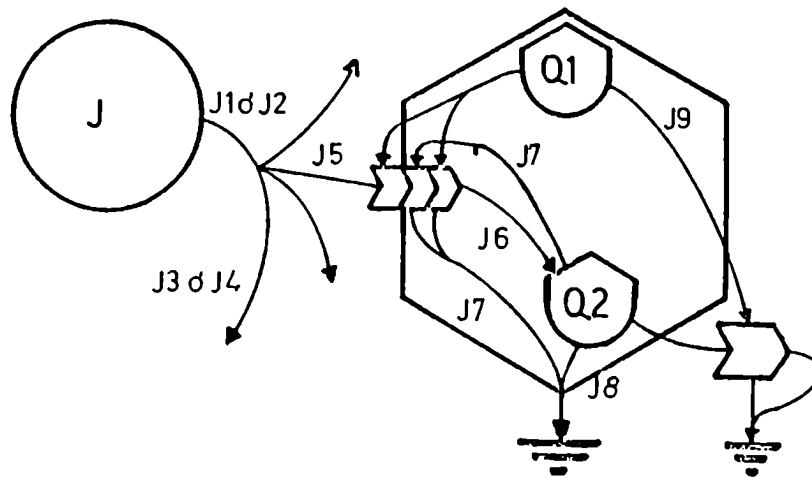


Figura 5.2: Estructura del modelo de cada clase de edad, con mortalidad natural solamente.

$$J9(i) = K6 Q1(i) \quad (8)$$

$$dQ1(i) / dt = - J9(i) \quad (9)$$

$$dQ2(i) / dt = J6(i) - J7(i) - J8(i) \quad (10)$$

5.2.2 Estimaciones de los valores de las fuentes y de los parámetros

Se consideraron dos fuentes exógenas, de flujo constante, denominadas J1 y J2. Los flujos se tomaron en gramos de peso húmedo.año⁻¹. Para la conversión de unidades, se tomaron las constantes de equivalencia que figuran en Waters (1977). El contenido energético por unidad de peso se consideró igual para la presa y el predador.

La primera fuente (J1) representa la producción anual del macrozoobentos del embalse, el ítem alimentario más importante de la perca bocona de edad entre 1 y 3 años (Ferriz, 1985, en prensa). Este dato fue tomado de Bosnia y Kaisin (1987), que calcularon una producción del macrozoobentos, para todo el lago, de 4,7 g.m⁻².año⁻¹ (peso seco).

La otra fuente (J2) representa la producción anual de peces, ítem alimentario más importante de los individuos de las edades mayores (Ferriz, 1985, en prensa). La producción total de peces se estimó a partir de la producción de perca bocona, de la composición de las capturas y considerando que la relación Producción/Biomasa (P/B) era semejante para todas las especies, obteniéndose un valor de 26,5 kg.Ha⁻¹.año⁻¹ (peso húmedo) (ver sección 4.5.2).

Constante de mortalidad: Su valor fue ajustado para obtener, con el Δt elegido para la integración (0,01 de año), una tasa instantánea igual a la obtenida en el Capítulo 4. Para la simulación se uso un valor de $K_6 = 0,833167$.

Constantes metabólicas y de consumo de alimentos: Según Windell (1978) la utilización del alimento para el metabolismo y el crecimiento puede ser descripta por una modificación de la ecuación balanceada de energía de Ivlev (1966):

$$C = F + U + \Delta B + R$$

donde:

C es el consumo total de alimento

F es la egestión, fracción que no es digerida y abandona el tracto digestivo

U es la excreción, fracción que es absorbida y abandona el organismo como producto de desecho metabólico

ΔB es el crecimiento en biomasa

R es la respiración, fracción asimilada que es convertida en calor o energía mecánica y que es usada en los procesos vitales y radiada al exterior

Entonces, si se conoce el crecimiento, la respiración y la fracción que se pierde como heces y productos de excreción, se puede despejar el consumo.

El crecimiento individual en biomasa se tomó de los resultados del Capítulo 2.

Si bien no hay datos sobre mediciones del metabolismo de la perca bocona, se ha encontrado cierta uniformidad, dentro de los

peces, de los valores de las constantes que describen el metabolismo (Winberg, 1956, Brett, 1965, Faløheim y Dickie, 1965, 1966a, 1966b, Kerr, 1971a, 1971b, 1971c). Para el cálculo del gasto metabólico se utilizó la ecuación de Winberg (1956, Hephher, 1978). Winberg (1956) encontró, revisando una importante cantidad de datos de distintas especies de peces, una buena correlación entre el metabolismo standard medio (Q_s) y el peso (W) (en gramos):

$$Q_s = 35,4 W^{0,8} \quad [Q_s] = \text{cal.día}^{-1}$$

Winberg (1956) sugiere que el gasto energético en condiciones naturales (a_M), donde el pez tiene suficiente cantidad de alimento para mantener el crecimiento y está activo en búsqueda de su alimento, debe considerarse como el doble del metabolismo standard (Hephher, 1978):

$$a_M = 2 Q_s = 71 W^{0,8} \quad [a_M] = \text{cal.día}^{-1}$$

Utilizando las constantes de conversion de Waters (1977) y en una base anual, nos queda que:

$$a_M = 25,915 W^{0,8} \quad [a_M] = \text{g.año}^{-1} \text{ (peso húmedo)}$$

Para el modelado, entonces, se utilizó $K_4 = 25,915$ y $K_5 = 0,8$

Se acepta que, en condiciones naturales, sólo el 80% del alimento consumido es aprovechado por los peces, el 20% restante se pierde como heces y productos de excreción (Winberg, 1956, Faløheim y Dickie, 1966a, 1966b Kerr, 1971a, 1971b, 1971c, Windell, 1978). Por lo que se tomó la constante $K_3 = 0,2$, para

representar la fracción del alimento consumido que se pierde con las heces y los productos de excreción.

No hay hasta el momento datos en la literatura sobre experiencias de alimentación de la perca bocona. Por lo que las constantes de consumo de alimento se tuvieron que despejar a partir de los datos de crecimiento y respiración de la población, aceptando las estimaciones anteriores de la oferta de alimento.

El cálculo de las constantes K1 y K2 se hicieron por iteración del modelo propuesto. Se calcularon las constantes para los grupos de edad de 1 a 3 y de 4 a 8 años, por separado. Se usaron dos submodelos, tomando como fuente la producción del macrozoobentos para el primer grupo de edades y la producción de peces, para el segundo y haciendo una simulación de un año. Los valores iniciales de peso medio y numerosidad de cada clase de edad fueron los obtenidos en los capítulos anteriores (ver tabla 4.9). El ajuste se hizo por el método iterativo de Schnute (1982), buscando minimizar la suma de cuadrados de las distancias entre el peso medio final de la clase de edad estimado por el modelo ($\hat{W}(t+1)$) y el peso medio observado ($W(t+1)$):

$$S.C. = \sum (W(t+1) - \hat{W}(t+1))^2$$

Obteniéndose los siguientes valores numéricos para las constantes:

$$K1(1-3) = 2,044755 \cdot 10^{-9}$$

$$K2(1-3) = 0,7710588$$

$$K1(4-8) = 3.227754 \cdot 10^{-8}$$

$$K2(4-8) = 0.7628883$$

Una vez determinados los valores de las constantes y verificado el comportamiento del modelo dentro de cada módulo, se estructuró el modelo de toda la población, incorporando el proceso reproductivo y reclutamiento.

El proceso reproductivo se consideró instantáneo y determinado por un interruptor que se abre cuando el tiempo t es igual a un número entero (en años) (figura 5.1). En ese instante cada grupo de edad contribuye a la fecundidad total de la población ($Q1(0)$) con una fracción ($J11(i)$) que es función de su numerosidad ($Q1(i)$), la proporción de hembras maduras ($K9(i)$), y su peso medio ($Q2(i)$) (figura 5.3). En la simulación el mismo interruptor determina el paso del peso medio y la numerosidad de una cohorte a la clase de edad siguiente (Figuras 5.1 y 5.3).

$$J11(i) = Q1(i) / 2 \cdot K9(i) \cdot (Q2(i) \cdot KB + K7) \quad (15)$$

$$Q1(0) = \sum_{i=1}^B J11(i) \quad (16)$$

Para la simulación se tomó una proporción de sexos de 1:1, tal como sugieren los resultados del Capítulo 3. La proporción de hembras maduras ($K9(i)$) se puso en función del peso, transformando las tallas en peso según la relación L-W, y se calcularon nuevas constantes para la curva sigmoidea (ver sección 3.3.1) quedando:

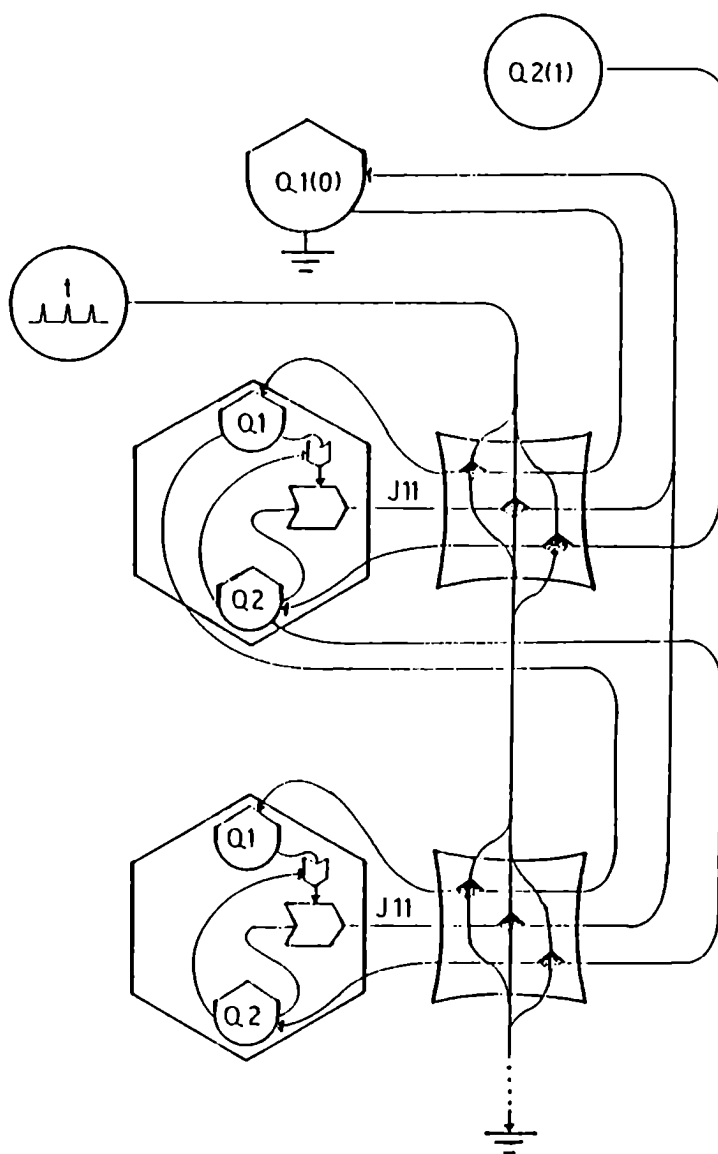


Figura 5.3: Detalle del interruptor que determina el inicio del proceso reproductivo y el pasaje del peso medio y numerosidad de una cohorte a la clase de edad siguiente.

$$K9(i) = \frac{1}{1 + 25,757 e^{(-0,00624 Q2(i))}} \quad 320 \leq Q2(i) \leq 1080$$

Se consideró que no hubo hembras maduras ($K9(i) = 0$) de menos de 320 g y que todas las hembras de más de 1080 g participaron en el desove ($K9(i) = 1$).

Para el cálculo de la producción de huevos se utilizaron las constantes de la relación entre la fecundidad y el peso, calculadas en el Capítulo 3 ($K7 = 15514$ y $K8 = 84,6776$).

Como no se dispuso de datos sobre las relaciones stock-reclutamiento, se consideró que la numerosidad al inicio del tiempo t del grupo de edad 1 es una fracción constante ($K10$) de la fecundidad total de la población al inicio del tiempo $t-1$. En tanto que su peso medio se tomó como constante ($Q2(1)$).

Así, con el modelo poblacional completo planteado se verificó su comportamiento.

5.2.3 Verificación del modelo

Se realizaron simulaciones con el modelo, tomando como valores iniciales de numerosidad y peso medio por edad, los obtenidos en capítulos anteriores (ver tabla 4.9), considerando que la población estaba en una situación de equilibrio. En estas condiciones, el modelo es muy estable. En una simulación de diez años, las diferencias entre los valores de la numerosidad a cada clase de edad y los iniciales, fueron, en todos los casos, menores del 0,1%. Los pesos medios presentaron mayores variaciones, entre la edad 2 y 4 la mayor diferencia e contrada respecto de los

valores iniciales fue del 0,3% . Para las edades de 5 a 8, la mayor diferencia fue del 2,54% .

Para verificar el comportamiento del modelo ante una situación alejada del punto de equilibrio, se realizó una simulación partiendo de una población compuesta exclusivamente por 100000 individuos de edad 4, con un peso medio de 586,24 g. En estas condiciones el modelo también convergió hacia un equilibrio estable, después de algunas oscilaciones (figuras 5.4 y 5.5). A partir de $t = 20$ años las oscilaciones son menores del 1% respecto de los valores de equilibrio, y a partir de $t = 32$ prácticamente no hay oscilaciones, tanto en las numerosidades a cada edad, como en sus pesos medios. Los valores de numerosidad y peso medio de las edades menores se estabilizan antes que los de las mayores.

Se hizo el análisis de sensibilidad empírico (Platt et al., 1981) del modelo. Se realizaron simulaciones variando el valor de los parámetros, de uno por vez, anotando las variaciones en el valor obtenido para cada variable. Se adoptó una variación, tanto positiva como negativa, del 10% en el valor inicial de los parámetros. En cada caso se simularon 10 años y se registraba la variación entre el valor que tomaba cada variable y el valor que tomó en la corrida con los parámetros con su valor inicial. Se definió la sensibilidad ($S(i,j)$) de la variable $Q(i)$ al parámetro $K(j)$ como:

$$S(i,j) = \frac{(Q'(i) - Q(i)) / Q(i)}{(K'(j) - K(j)) / K(j)}$$

donde:

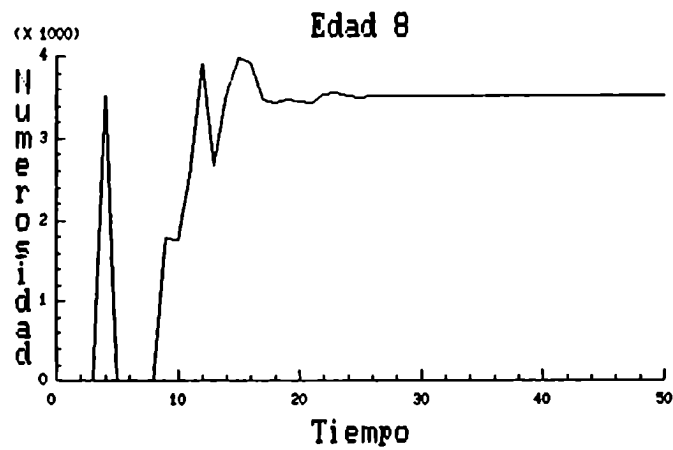
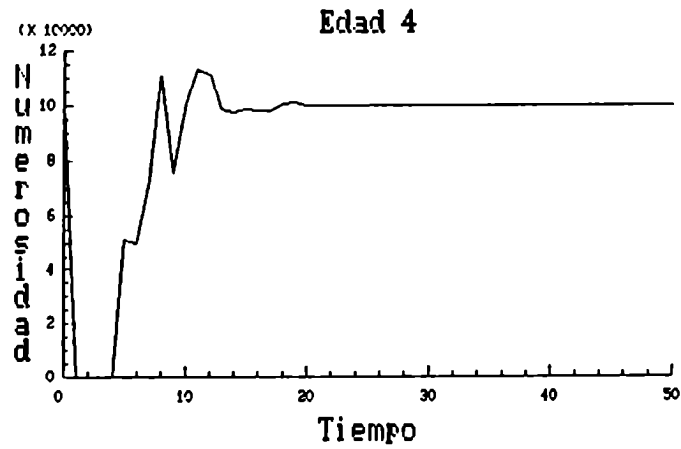
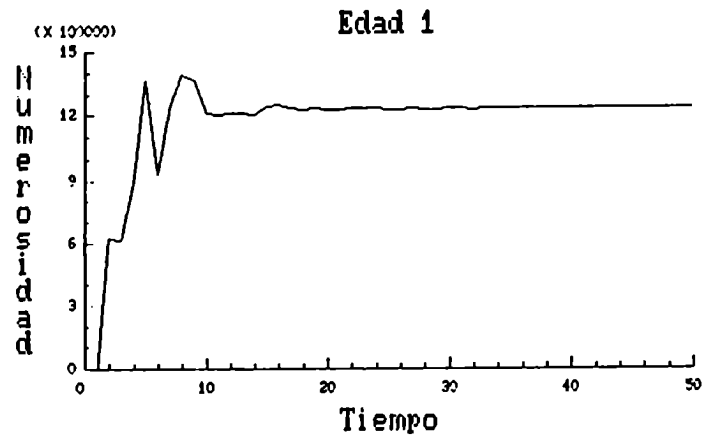


Figura 5.4: Resultados, para algunas clases de edad, de las simulaciones a partir de 100000 individuos de edad 4, en número de individuos, en función del tiempo (años).

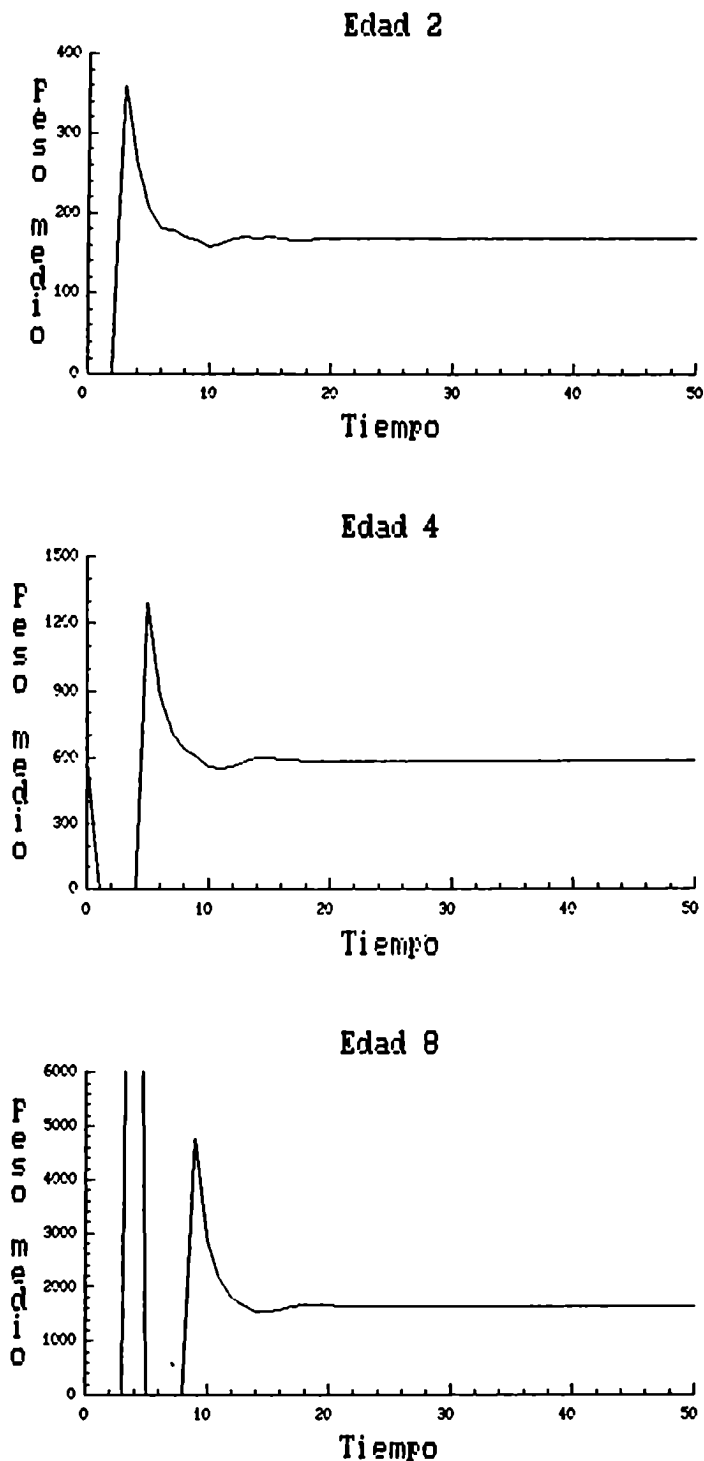


Figura 5.5: Resultados, para algunas clases de edad, de las simulaciones a partir de 100000 individuos de edad 4, en peso medio de la cohorte, en función del tiempo (años).

$Q'(i)$ es el valor de la variable $Q(i)$ en la simulación con el el valor del parámetro $K(j)$ modificado ($K'(j)$)

Un valor de $S(i,j)$ igual a 1 o -1 indica que, una variación del 10% en el valor de $K(i)$ provoca la misma variación en el valor de $Q(i)$, por lo menos dentro del rango de valores considerado, dependiendo del signo, si la variación es positiva o negativa. Un valor de $S(i,j)$ igual a 0 indica que la variación de $K(j)$ no afecta el valor de $Q(i)$.

En general, las numerosidades a cada edad ($Q1$) y los pesos medios ($Q2$) fueron sensibles a variaciones en los mismos parámetros, si bien la magnitud y el signo no siempre fue igual (tabla 5.2).

Las magnitudes de $S(i,j)$ resultaron mayores, en general, para las tres últimas clases de edad.

El modelo resultó ser muy sensible a las variaciones en las constantes de respiración ($K4$ y $K5$), sobre todo al exponente ($K5$) (tabla 5.2). Tanto, que en el caso en que se tomó $K5+10\%$, no se pudo terminar con la simulación de diez años porque se obtuvieron valores de peso negativos en el año 9.

Otro parámetro al cual el modelo resulto sensible fue la oferta de alimento que viene del zoobentos ($J1$).

La sensibilidad para la oferta de alimento que proviene de los peces ($J2$) tomo valores cercanos a -1, excepto para los pesos medios de las edades 5 a 8, en las que su valor aumentó.

El modelo también resultó sensible a las constantes de consumo, especialmente $K1$ y $K2$ de las edades 1 a 3, en menor medida a $K2$ de las edades 4 a 8 y casi nada a $K1(4-8)$.

La sensibilidad respecto de la mortalidad (K_6), tanto de la numerosidad como del peso medio aumentó con la edad. En general, las variaciones tuvieron el signo contrario, es decir a un aumento de la numerosidad le correspondió una disminución en el peso medio.

El modelo presentó una muy baja sensibilidad a los parámetros relacionados con la fecundidad y el reclutamiento (K_7 , K_8 y K_{10}).

5.2.4 Incorporación de una pesquería al modelo

Una vez verificada la estructura y la estabilidad del modelo poblacional, se lo modificó, incorporando la presión pesquera al mismo. Para ello la numerosidad de cada clase de edad ($Q_1(i)$) disminuye por la mortalidad natural y por mortalidad por pesca ($J_{10}(i,m)$), que depende del esfuerzo pesquero ($F(m)$) y del coeficiente de capturabilidad ($K_{11}(i,m)$). Este coeficiente de capturabilidad es función del peso medio de la clase de edad (i) y del tamaño de malla (m) que está fijado por las características de la red empleada ($X_3(m)$) (figura 5.6).

A los efectos de la simulación, la captura en número ($J_{10}(i,m)$) y en biomasa ($J_{10}(i,m).Q_2(i)$) fue acumulada en dos reservorios, $Q_3(i,m)$ y $Q_4(i,m)$ que son vaciados al final de cada año, para computar el rendimiento anual.

$$K_{10}(i,m) = f(Q_2(i), X_3(m)) \quad (17)$$

$$J_{10}(i,m) = K_{11}(i,m) F(m) Q_1(i) \quad (18)$$

$$dQ_3(i,m) / dt = J_{10}(i,m) \quad (19)$$

$$dQ_4(i,m) / dt = J_{10}(i,m) Q_2(i) \quad (20)$$

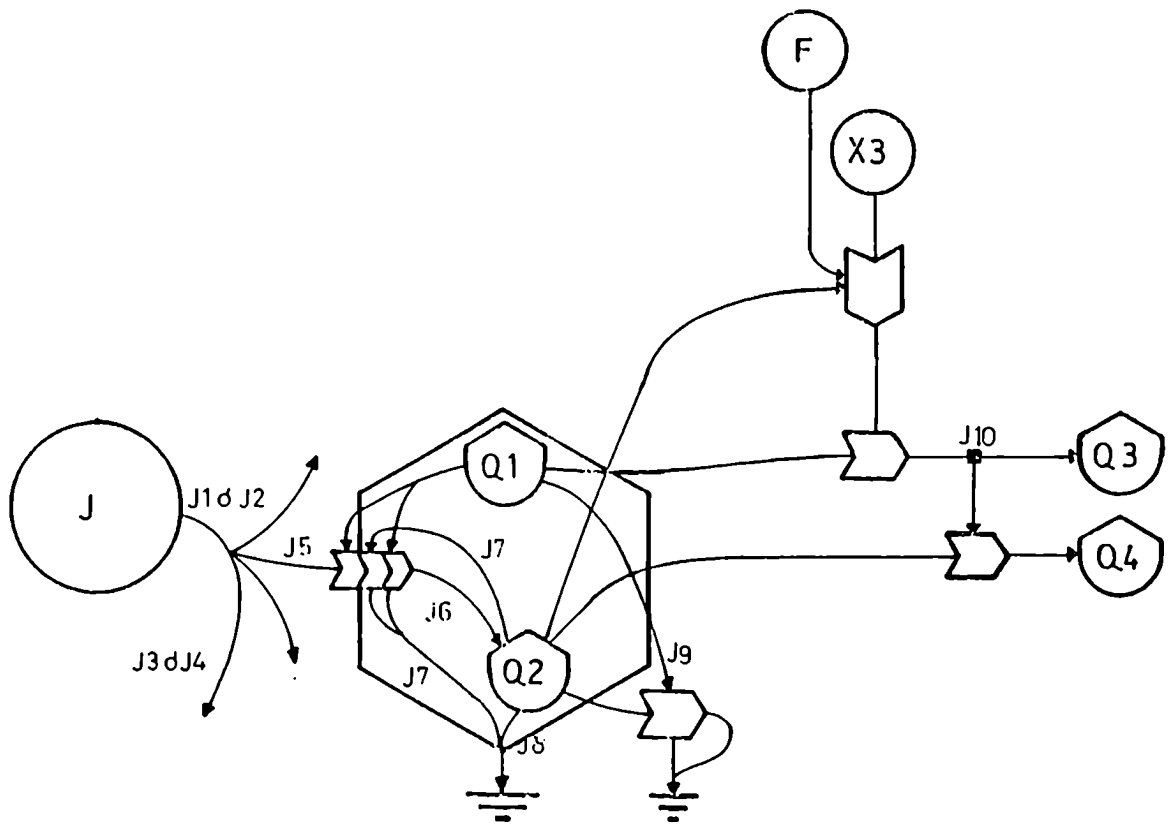


Figura 5.6: Estructura del modelo de una clase de edad con mortalidad natural y por pesca.

Para desarrollar el modelo incluyendo la pesquería era necesario, entonces, conocer la capturabilidad por clase de edad de las redes en función del peso medio de la cohorte.

5.2.5 Cálculo de los coeficientes de capturabilidad

El rendimiento (Y) de una pesquería es proporcional al tamaño poblacional (N), al esfuerzo pesquero aplicado (f) y a la capturabilidad o vulnerabilidad (q) de la especie al arte (Ricker, 1975):

$$Y = f q N$$

Por lo tanto la captura por unidad de esfuerzo (Y/f) nos queda:

$$Y/f = q N$$

Conociendo la captura, el esfuerzo empleado y la numerosidad de la población sobre la que se aplicó el esfuerzo, se puede despejar el coeficiente de capturabilidad.

Se calcularon los coeficientes de capturabilidad en función del peso medio de las cohortes para las mallas de uso comercial en la pesquería del lago Fellegrini (Prov. de Río Negro). En dicha pesquería se explotan la perca bocona, el pejerrey patagónico y el pejerrey bonaerense (Odonthestes bonariensis). Para la primera especie se usa la malla de 104 mm, de similares características a la del tren de mallas empleado en este trabajo. Para los pejerreyes, los pescadores emplean mallas de entre 56 y 60 mm. Se calcularon, también, los coeficientes de capturabilidad para la malla de 70 mm, considerando que captura individuos dentro de un

intervalo de tallas más o menos similar al de la malla de 60 mm, pero tiene una eficiencia mucho mayor, mayor aún que la de malla de 70 mm, por lo que se considero interesante probar qué efecto tendría su uso en una pesquería de tipo comercial.

De los resultados del Capítulo 4 se tiene la captura por unidad de esfuerzo (Y/f) de una cohorte en función del tiempo, y tomando el tamaño poblacional hipotético calculado y la tasa de mortalidad se tiene su numerosidad en función del tiempo.

Se hizo evolucionar, mes a mes, una cohorte desde la edad de uno hasta ocho años, en número ($N(t)$) y en peso medio ($\bar{W}(t)$) (calculado a partir de su distribución de tallas), de acuerdo a los coeficientes de crecimiento, largo-peso y tasa de mortalidad hallados en capítulos anteriores, tomando el valor de $N(1)$ igual al estimado para la población hipotética (ver sección 4.5).

Se calculó, mes a mes, el $Y/f(t)$ corregida por selectividad según el modelo exponencial del Capítulo 4. A partir de este $Y/f(t)$ corregida se reconstruyó, mes a mes, la captura ($C(t,m)$) por red, considerando que la distribución de tallas de el Y/f coincide con la de la población y usando los mismos coeficientes de selectividad calculados anteriormente.

Así se calculó el coeficiente de capturabilidad ($q(t,m)$) de cada red para la cohorte en cada momento, como la proporción del total individuos presentes en la población que era capturada, o sea:

$$q(t,m) = \frac{C(t,m)}{N(t)}$$

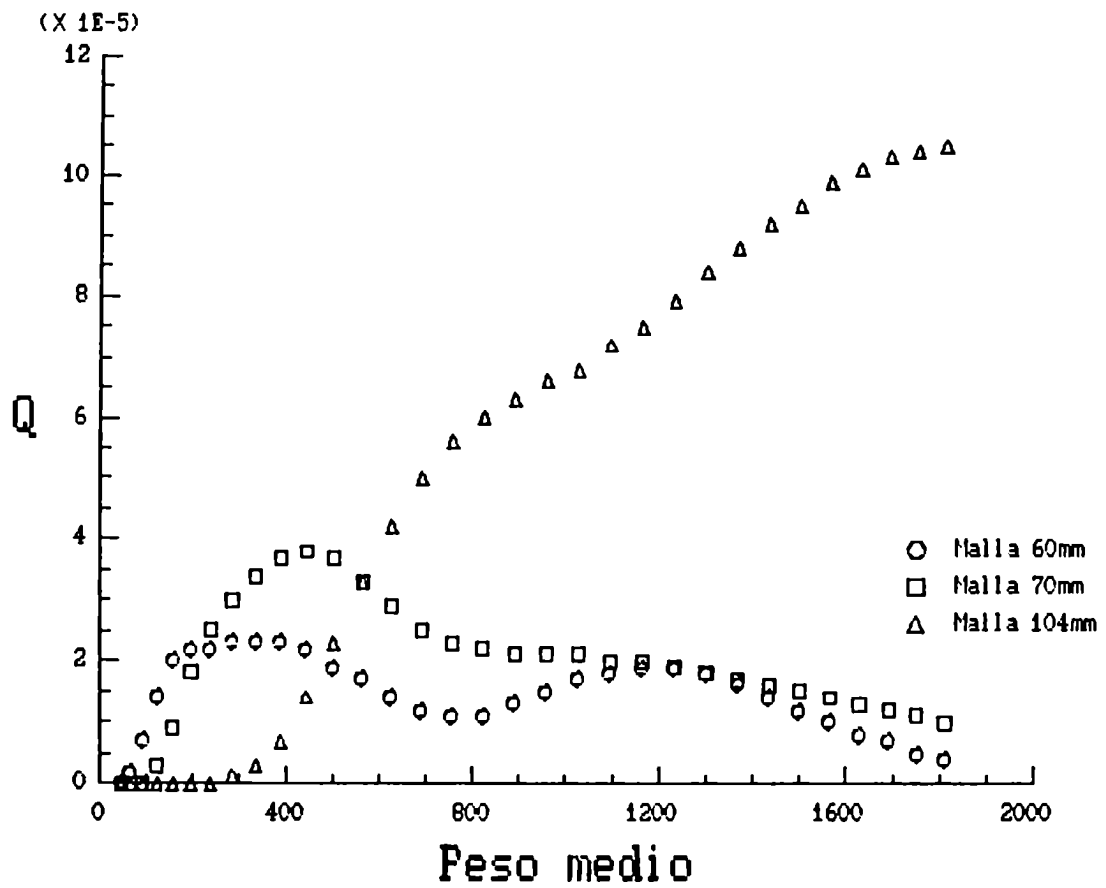


Figura 5.7: Coeficientes de capturabilidad (Q) de una cohorte en función de su peso medio (en gramos).

Como se tenía el peso medio de la cohorte en cada momento, los resultados de los coeficientes se expresaron en función del mismo (Figura 5.7). Para tener una función continua de q respecto del peso medio, se ajustaron los datos obtenidos de cada red a la suma de dos distribuciones normales, por el método de Schnute (1982) (Tabla 5.3).

5.2.6 Verificación del modelo incorporando la pesquería

Para la verificación del modelo se realizaron simulaciones, variando el tamaño de malla utilizado y el esfuerzo. La unidad de esfuerzo se tomó como 100 m² de red durante una noche (15 horas). Se simularon pesquerías con un solo tipo de malla, 60, 70 y 104 mm y con combinaciones de mallas, 60-104 y 70-104 mm, en proporciones areales iguales. Se aplicaron entre 500 y 10000 unidades de esfuerzo anuales, para todas las mallas individuales y combinaciones. Para la malla de 104 mm se hicieron corridas de hasta 30000 unidades de esfuerzo anuales.

El comportamiento del modelo fue similar para todas las mallas. Ante un aumento del esfuerzo, hubo un aumento del tamaño medio a cada clase de edad. Este incremento del tamaño medio era esperado, dado que, cuando se realizó el análisis de sensibilidad del modelo sin pesquerías, se vio que cuando disminuía la numerosidad, aumentaba el peso medio. Sin embargo los pesos obtenidos, sobre todo a las edades mayores con esfuerzos importantes, no parecen ser razonables. Llegando a pesos medios a la edad 8 de 103131 g, con un esfuerzo de 30000 unidades anuales de la malla 104 mm.

Se hizo el análisis de sensibilidad, de igual forma al realizado sobre el modelo con mortalidad natural únicamente. Se hicieron simulaciones de 10 años, con un esfuerzo pesquero de 10000 unidades anuales de la malla de 104 mm. Los parámetros se variaron en un 10%. Los resultados fueron coincidentes con los del análisis con sólo mortalidad natural. Los parámetros a los cuales el modelo resultó más sensible también fueron los relacionados con la respiración y el consumo (tablas 5.4).

5.3 DISCUSION

5.3.1 Análisis de los resultados de las simulaciones

Analizando la evolución histórica de distintas pesquerías, varios autores, por distintos caminos, han descripto la relación entre el esfuerzo pesquero aplicado y la captura o rendimiento, como una parábola (Schaefer, 1954, 1957, Gulland, 1968, Gulland y Boerema, 1973) o como una curva cóncava hacia abajo (Pella y Tomlinson, 1969). Todos coinciden en señalar que existe un nivel de esfuerzo para el cual, para la población en equilibrio, la captura es máxima y se puede mantener en el tiempo. A este valor de la captura se la denominó rendimiento máximo sostenido (MSY, por sus siglas en inglés).

En las simulaciones con el modelo se aplicó un esfuerzo de hasta 10000 unidades anuales, para las distintas redes por separado y para las dos combinaciones. La relación entre el rendimiento (Y) y el esfuerzo (f) aplicado parece no resultar lineal (figura 5.8), por lo menos dentro del intervalo de esfuerzo considerado. Con un esfuerzo de 10000 unidades anuales, la captura está cerca, para todas las mallas, salvo la de 60 mm, del valor del rendimiento máximo sostenido esperado para esta población (ver sección 4.5). Ésto podría llevar a suponer que el modelo responde a una pesquería en forma análoga a lo que lo haría la población. Sin embargo la magnitud del aumento del peso medio a cada edad a partir de la implementación de la pesquería, sería desproporcionada (figura 5.9). Asimismo el peso medio poblacional aumenta con el esfuerzo (figura 5.10) a pesar de que

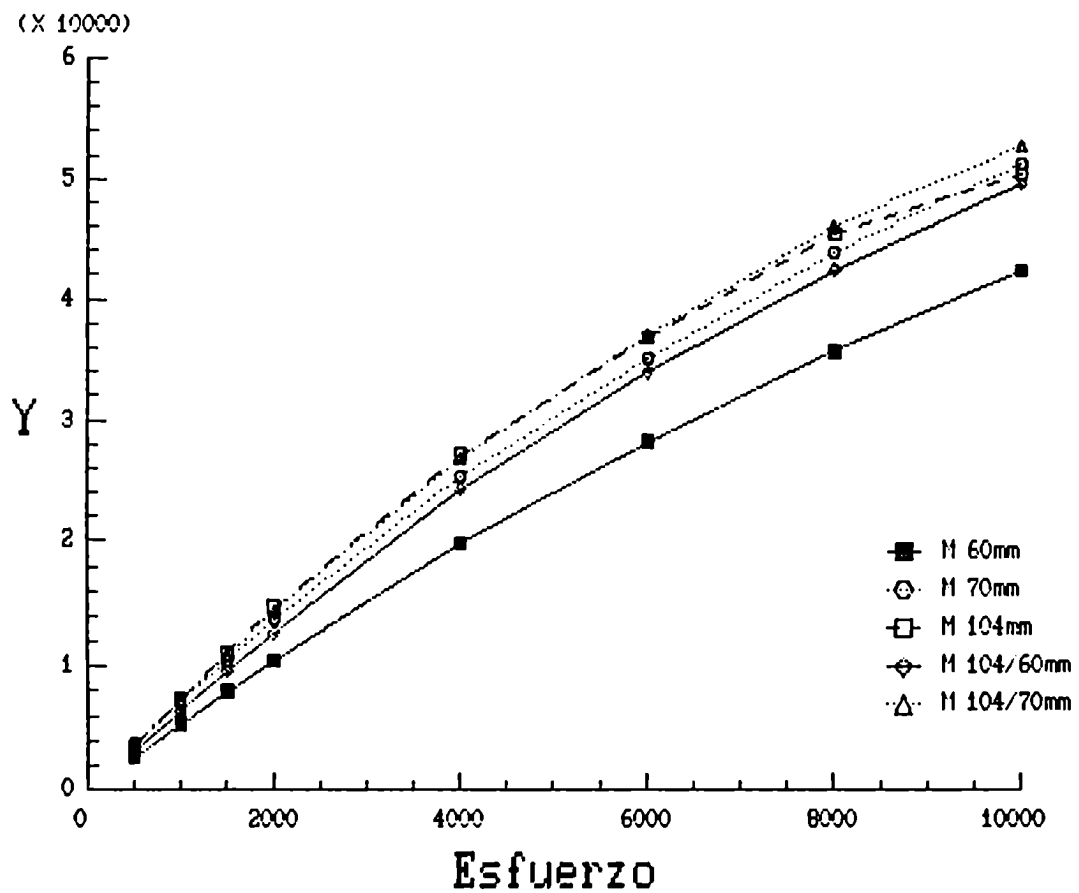


Figura 5.8: Resultados de las simulaciones con pesquería, para distintas mallas. Rendimiento anual (Y), en kilogramos, en función del esfuerzo aplicado.

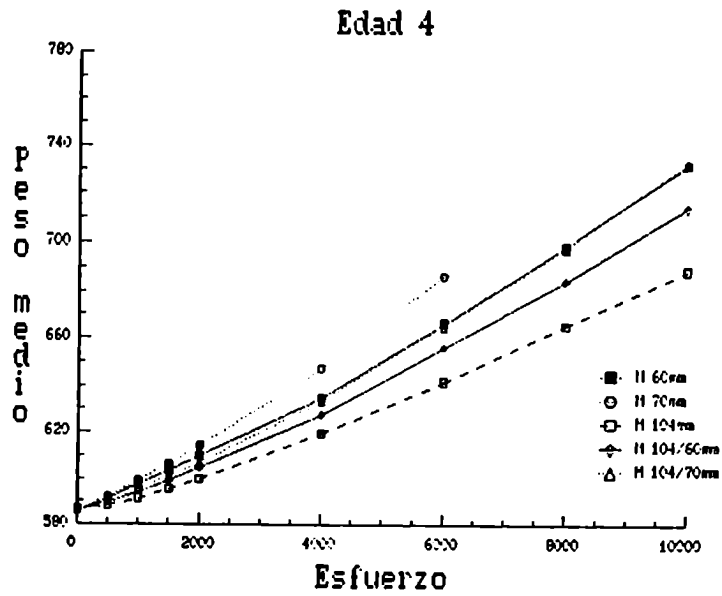
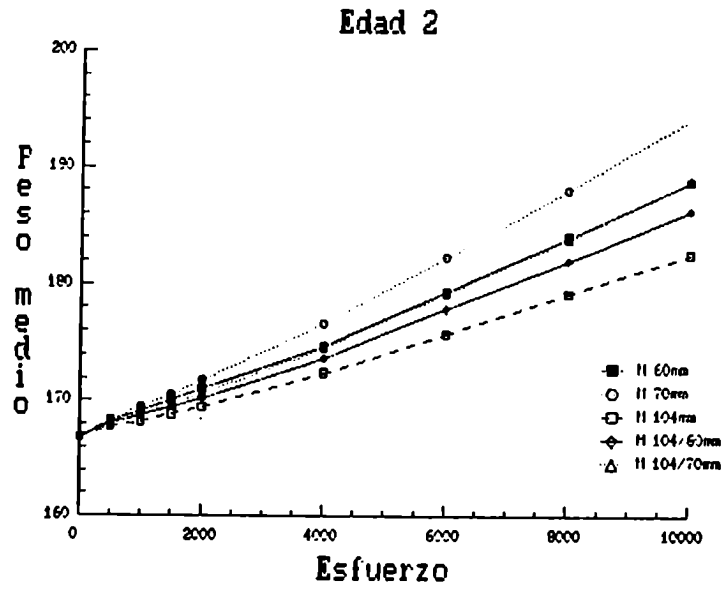


Figura 5.9: Resultados de las simulaciones con pesquería, para distintas mallas. Pesos medios de las clases de edad 2 y 4, en función del esfuerzo aplicado.

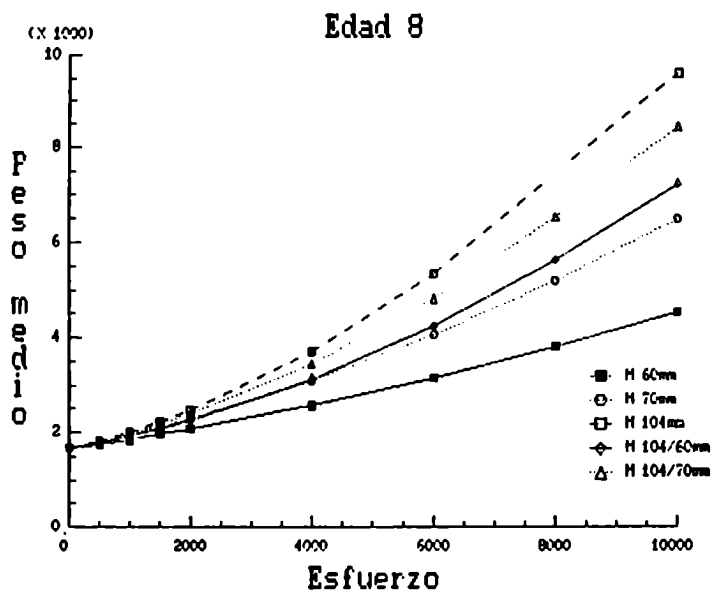
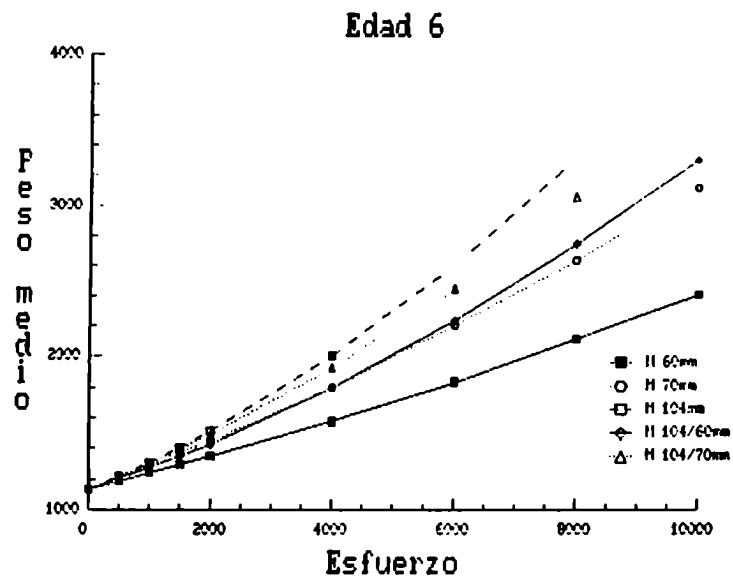


Figura 5.9: Continuación. Pesos medios de las clases de edad 6 y 8, en función del esfuerzo aplicado.

la pesquería captura individuos de las edades mayores y la proporción de éstos dentro de la población disminuye, con lo que cabría esperar que el peso medio poblacional también disminuyera (figura 5.11). En el modelo, el aumento del peso medio de las edades mayores compensa y sobrepasa la pérdida de biomasa por mortalidad.

Para las mallas de 60 y 70 mm el peso medio de la captura disminuye levemente con el esfuerzo. Para la de 104 mm y las combinaciones de ésta con las anteriores, el peso medio de la captura aumenta en un principio para disminuir luego (figura 5.12). Este aumento del peso medio en la captura se puede explicar comparando el intervalo de pesos sobre los que se construyó la curva de capturabilidad (figura 5.6) con los pesos medios que alcanzan las clases de edades mayores a partir del aumento del esfuerzo pesquero (figura 5.9). Para el ajuste se consideraron pesos medios de hasta 1800 g, pero las curvas normales teóricas ajustadas implican que para los tamaños mayores que ese peso existiría una probabilidad de captura, con lo que resultarían todavía accesibles a la pesquería, aumentando el peso medio de la captura.

En el caso que la relación entre el rendimiento (Y) y el esfuerzo (f) fuera descrito por una parábola:

$$Y = a f - b f^2$$

la captura por unidad de esfuerzo (Y/f) y el esfuerzo tendrían una relación lineal negativa:

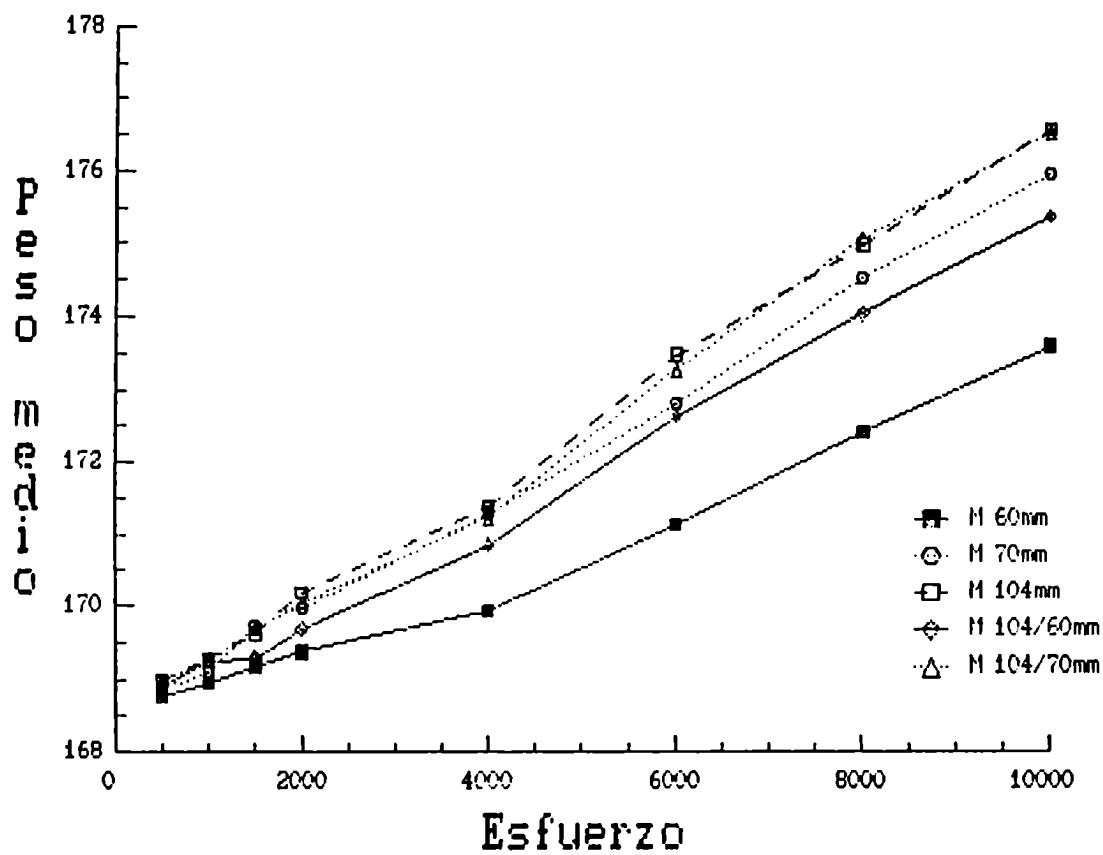


Figura 5.10: Resultados de las simulaciones con pesquería, para distintas mallas. Peso medio poblacional (en gramos), en función del esfuerzo aplicado.

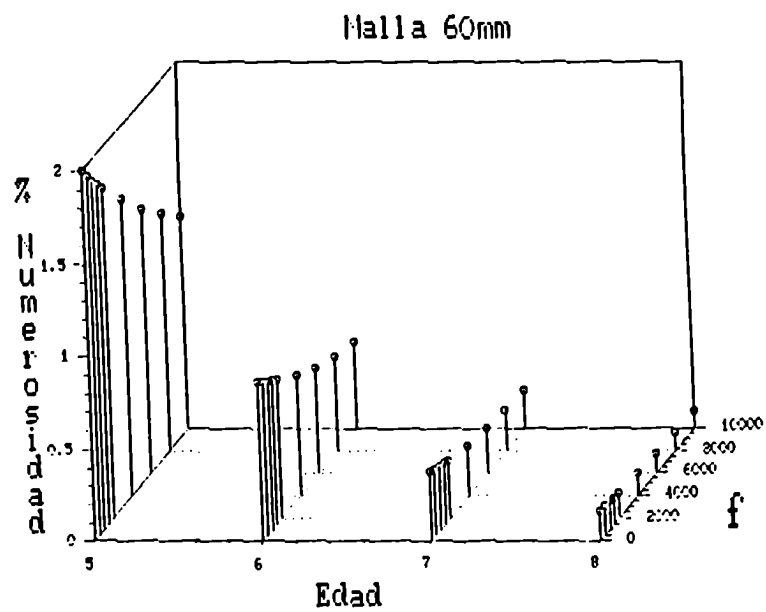
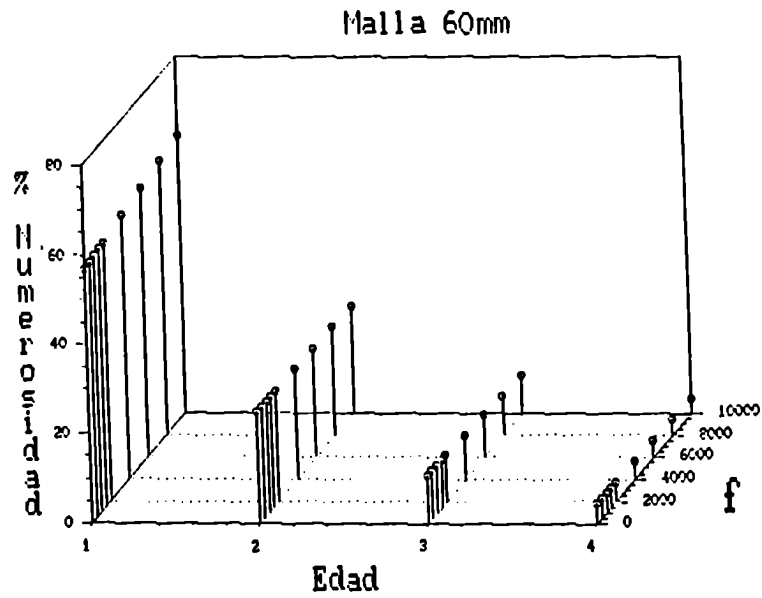


Figura 5.11: Resultados de las simulaciones con pesquería, para distintas mallas. Porcentaje de la población total que representa cada clase de edad, en función del esfuerzo aplicado (f), para la malla de 60 mm.

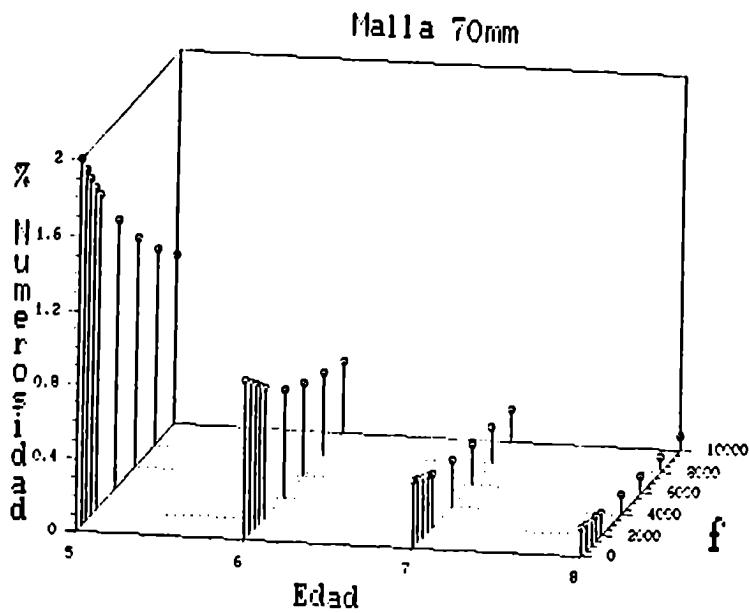
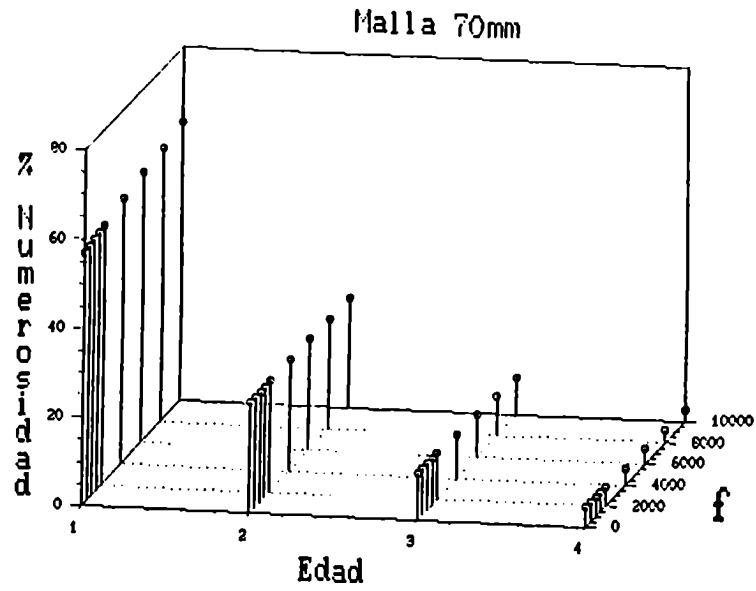


Figura 5.11: Continuación. Porcentaje de la población total que representa cada clase de edad, en función del esfuerzo aplicado (f), para la malla de 70 mm.

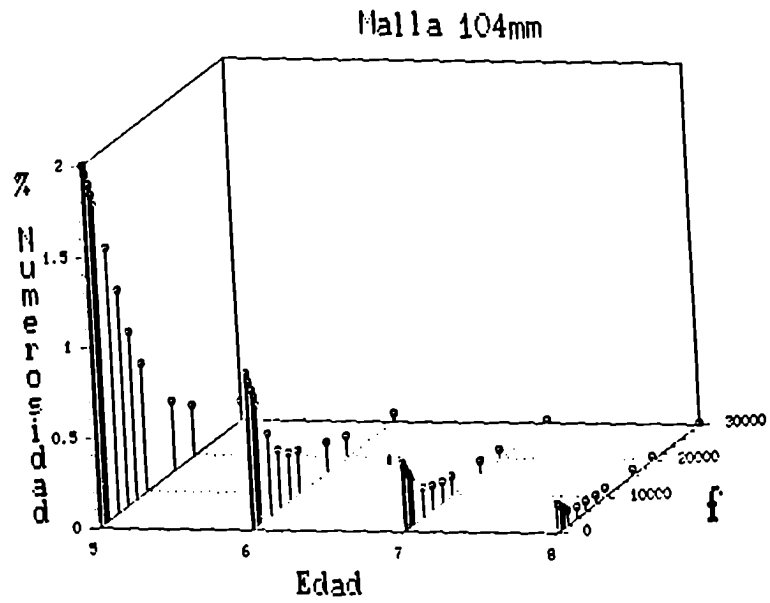
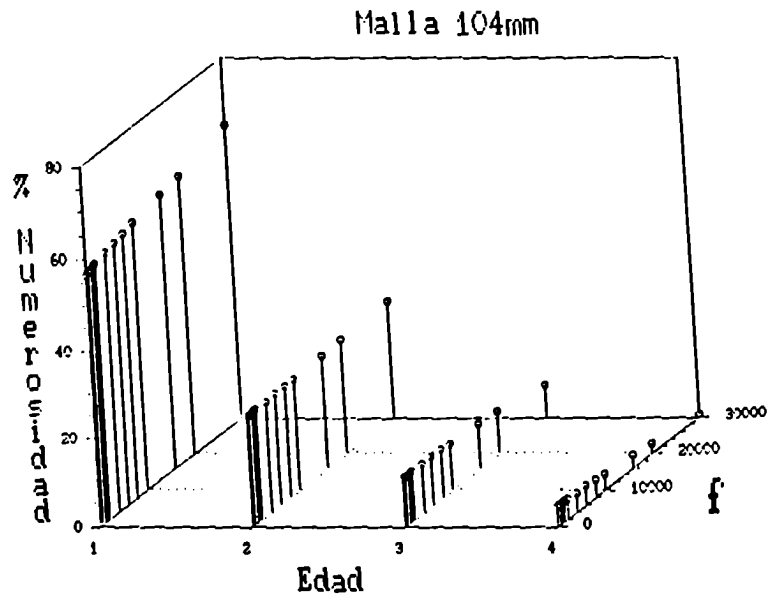


Figura 5.11: Continuación. Porcentaje de la población total que representa cada clase de edad, en función del esfuerzo aplicado (f), para la malla de 104 mm.

$$Y/f = a - b f$$

Si se analiza esta relación a partir de las simulaciones, se ve que resulta negativa para las mallas de 60 y 70 mm, para los valores de esfuerzo simulado. Para la malla 104 mm y las combinaciones, Y/f aumenta al principio y luego disminuye, por lo que la relación parece no ser lineal (figura 5.13). El aumento observado en el principio, estaría ligado al fenómeno de la incorporación, hasta un cierto momento, de individuos de pesos mayores que 1800 g.

Para comprobar si se podía poner al modelo en una situación de sobrepesca y si la relación entre Y/f y esfuerzo se acercaba más o se alejaba de la linealidad, se hicieron simulaciones con esfuerzos de hasta 30000 unidades anuales, con la malla de 104 mm. La relación entre el rendimiento y f se alejaba de la forma de una parábola o de una curva cóncava hacia abajo e Y/f se relacionaba en forma no lineal con el esfuerzo (figuras 5.14 y 5.15). La tendencia al aumento de peso con el esfuerzo se mantuvo (figura 5.16). Así, el modelo fue incapaz de simular una situación de sobrepesca, a pesar de que el rendimiento obtenido en la simulación con 30000 unidades de esfuerzo con la malla de 104 mm, estaría por encima de lo que sería el MSY esperado para esta población.

Esta desviación del modelo respecto del comportamiento esperado se debe al efecto que tiene la disminución de la numerosidad sobre el peso medio. Es de esperar un aumento en la tasa de crecimiento en poblaciones ligeramente explotadas, ya que es conocida la relación negativa entre el crecimiento y la

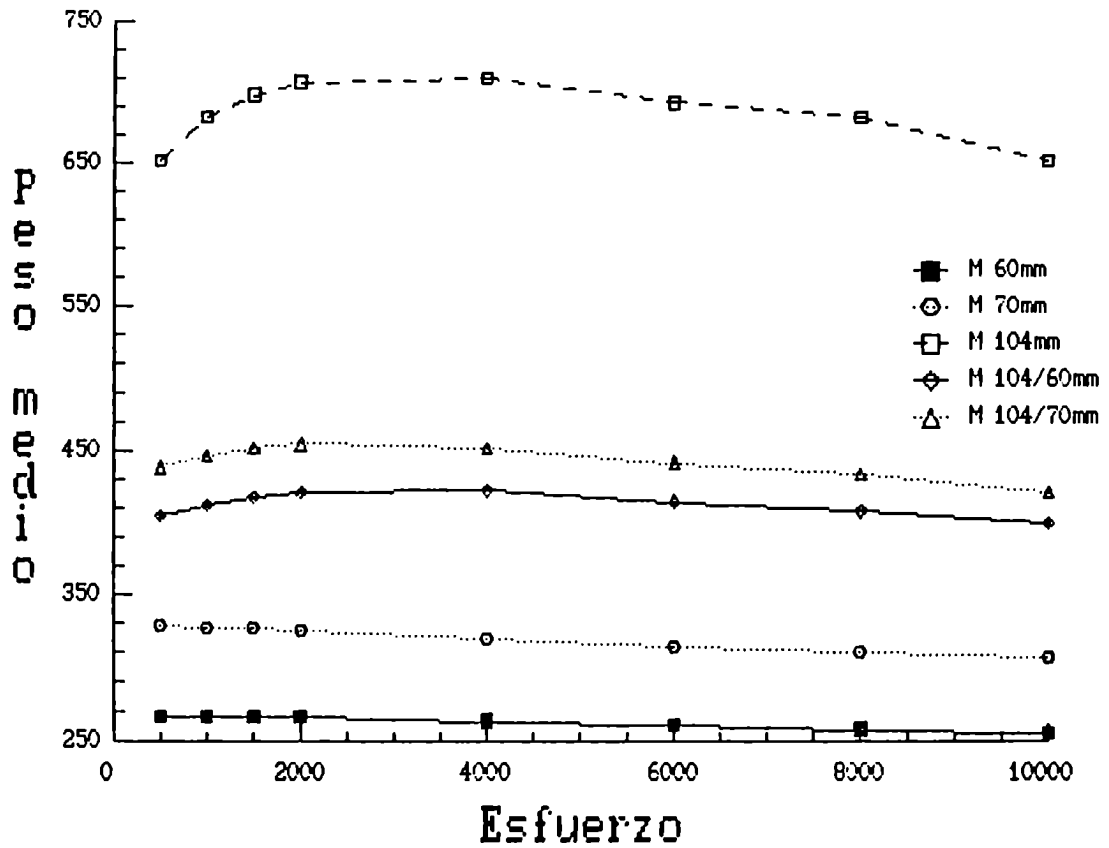


Figura 5.12: Resultados de las simulaciones con pesquería, para distintas mallas. Peso medio de la captura (en gramos), en función del esfuerzo aplicado.

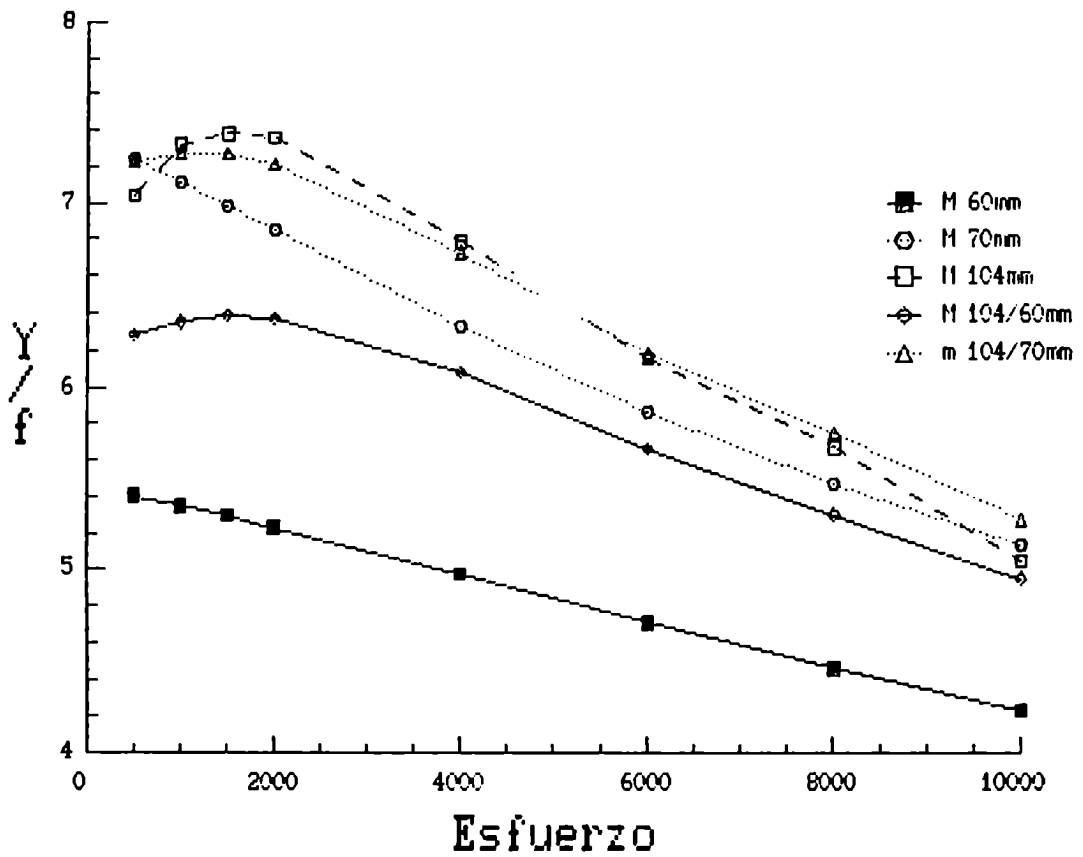


Figura 5.13r Resultados de las simulaciones con pesquería, para distintas mallas. Captura por unidad de esfuerzo (Y/f), en kilogramos / unidad de esfuerzo, en función del esfuerzo aplicado.

numerosidad (Havey, 1980, Donald y Anderson, 1992, Henderson, 1985). La oferta de alimento es constante y disminuye la competencia intraespecífica por el aumento de la mortalidad. El modelo no considera la competencia interespecífica, por lo tanto, la porción que le corresponde a cada individuo aumenta y con los valores actuales de los parámetros, no habría límites fisiológicos al crecimiento. En las simulaciones los individuos de pesos muy elevados están fuera del intervalo capturable por las redes.

Este aumento de peso de los individuos de edades mayores también influye sobre la fecundidad de la población. Si bien, como era de esperar, la fecundidad total de la población disminuye con el esfuerzo (figura 5.17), la proporción con la que contribuyen las edades mayores a la fecundidad total aumenta (figura 5.18) con el esfuerzo, aún cuando su numerosidad relativa dentro de la población disminuye (figura 5.11). Estos aumentos en la proporción con la que contribuye cada clase de edad a la fecundidad total, estarían relacionados con el peso que alcanzan. Así la mortalidad por pesca se ve en cierta forma compensada por un aumento de la fecundidad relativa.

Si el peso tuviera límites fisiológicos, dejando a los ejemplares de edades mayores accesibles al arte, el efecto sobre la fecundidad no alcanzaría a compensar la mortalidad, entonces el modelo tendría un comportamiento distinto, llegando a situaciones de sobrepesca.

Los resultados de las simulaciones permiten, hasta cierto grado, evaluar el efecto que tendría el uso de la malla de 70 mm

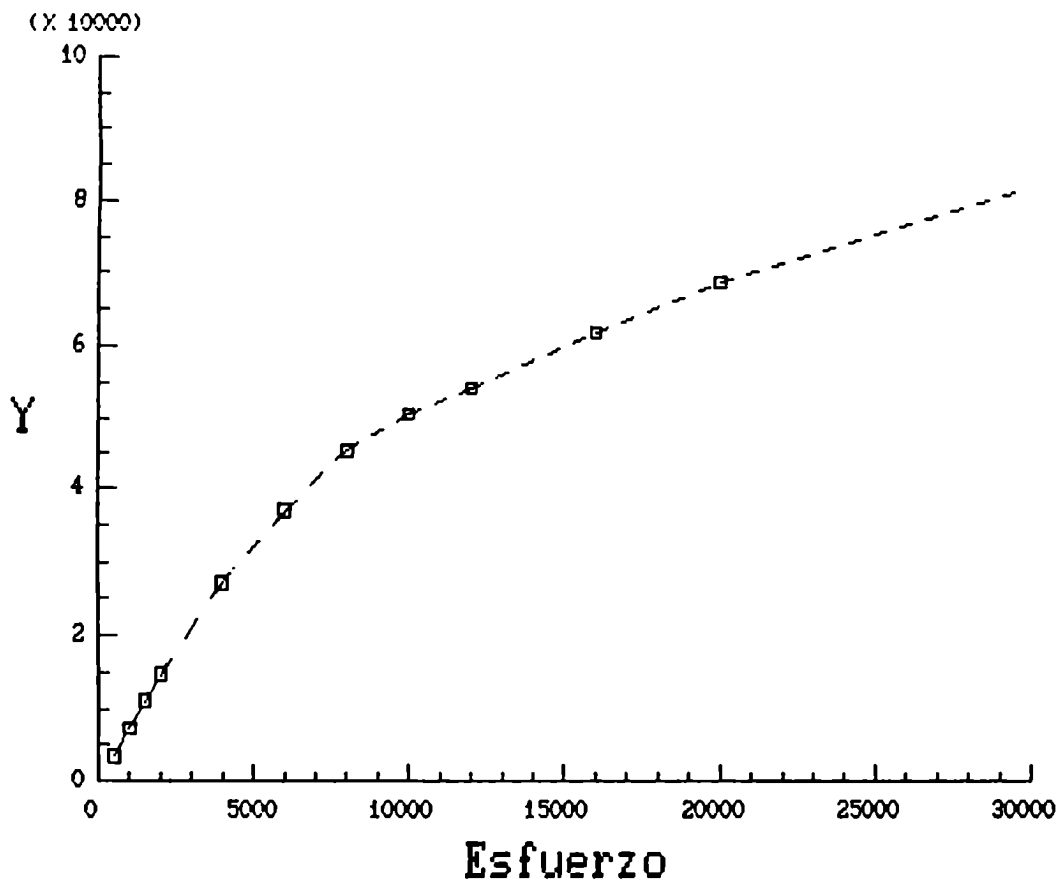


Figura 5.14: Resultados de las simulaciones con pesquería, para la malla 104 mm, con esfuerzo de hasta 30000 unidades. Rendimiento anual (Y), en kilogramos, en función del esfuerzo aplicado.

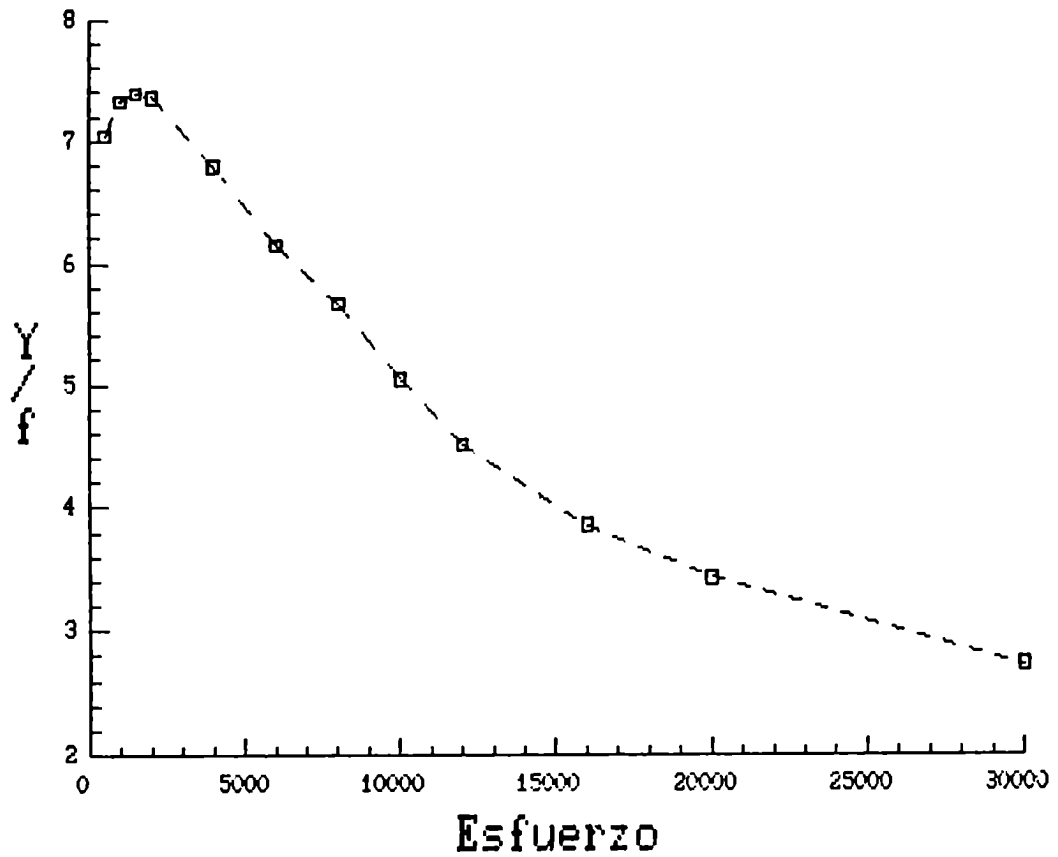


Figura 5.15: Resultados de las simulaciones con pesquería, para la malla 104 mm, con esfuerzo de hasta 30000 unidades. Captura por unidad de esfuerzo (Y/f), en kilogramos / unidad de esfuerzo, en función del esfuerzo aplicado.

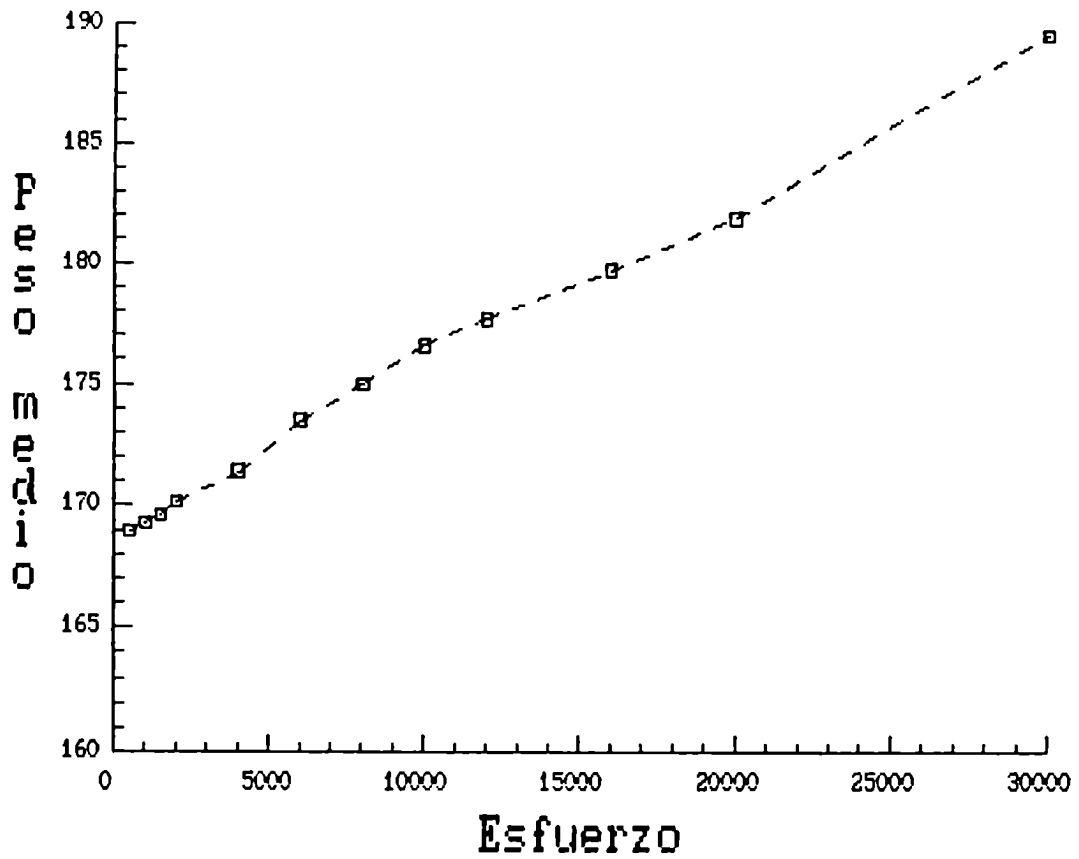


Figura 5.16.a: Resultados de las simulaciones con pesquería, para la malla de 104 mm, con esfuerzo de hasta 30000 unidades. Peso medio poblacional (en gramos), en función del esfuerzo aplicado

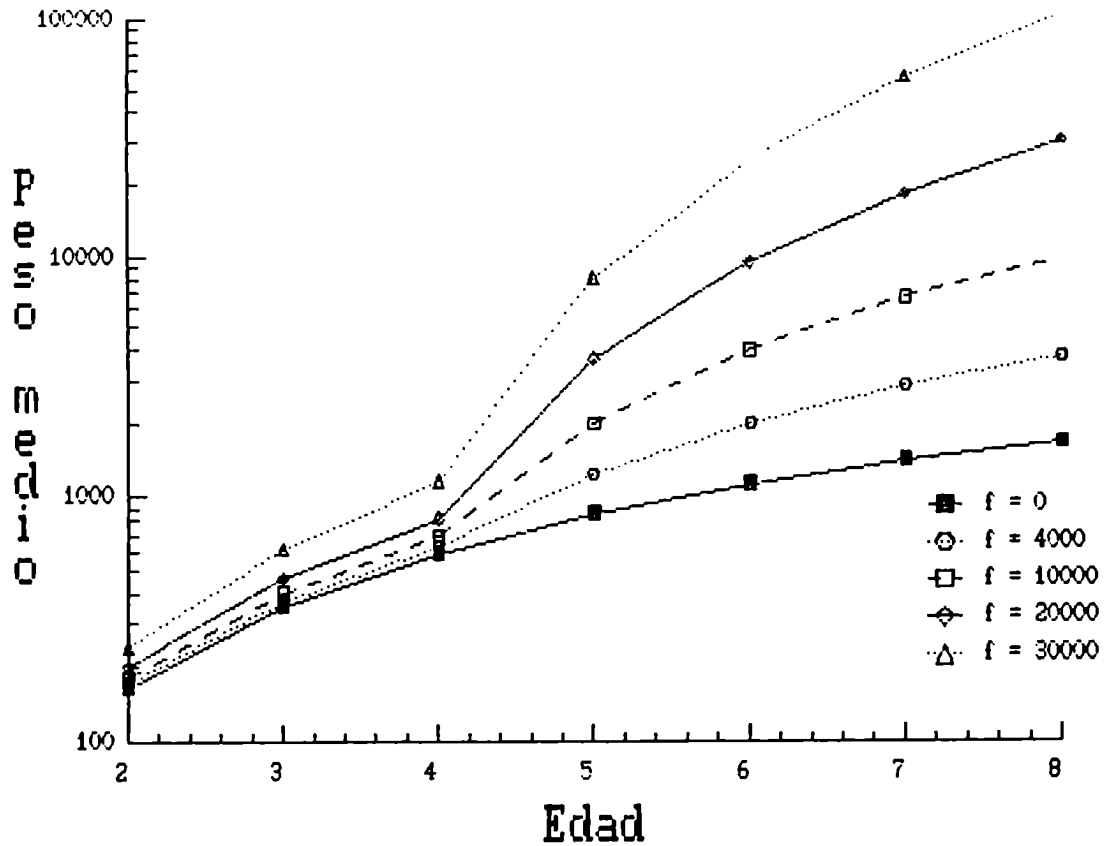


Figura 5.16.b: Resultados de las simulaciones con pesquería, para la malla 104 mm, con esfuerzo de hasta 30000 unidades. Peso medio por clase de edad (en gramos), para distintos niveles de esfuerzo aplicado.

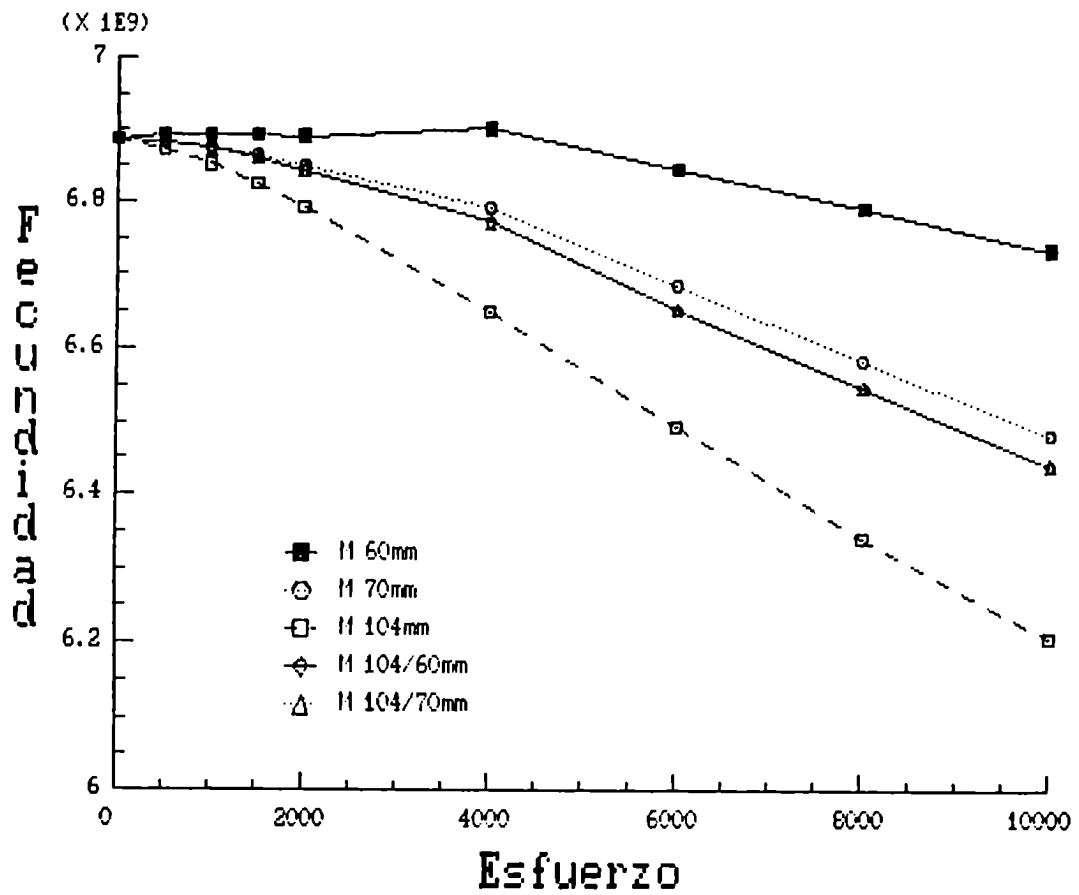


Figura 5.17: Resultados de las simulaciones con pesquería, para distintas mallas. Fecundidad total de la población, en número de ovocitos, en función del esfuerzo aplicado.

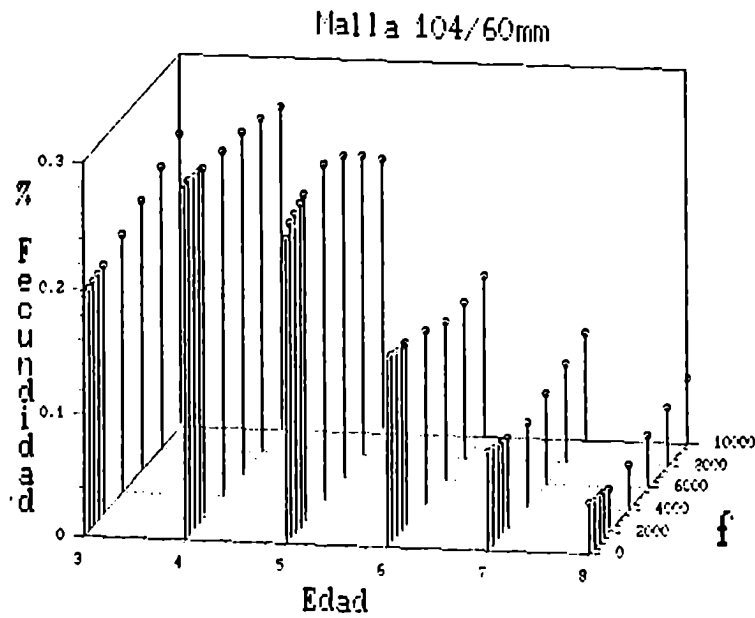
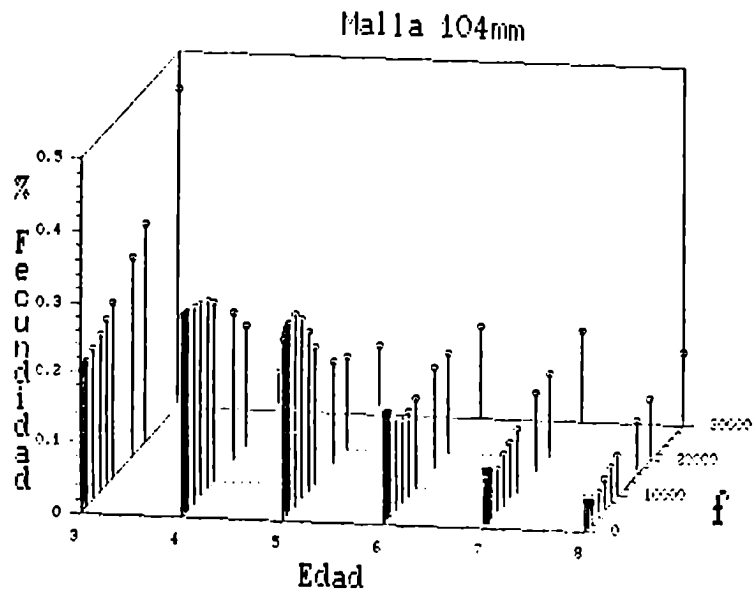


Figura 5.18: Continuación. Fracción que aporta cada clase de edad a la fecundidad total, en función del esfuerzo aplicado (f), para la malla de 104 mm y la combinación 104/60 mm.

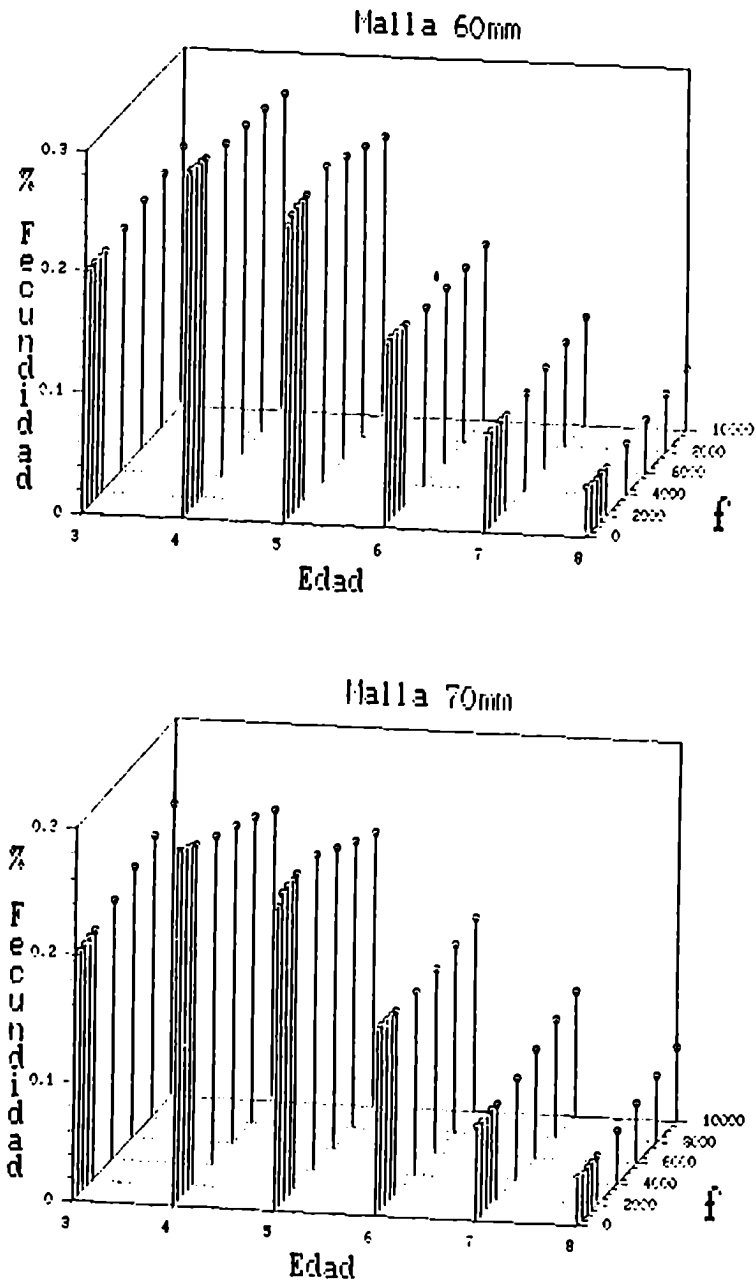


Figura 5.18: Resultados de las simulaciones con pesquería, para distintas mallas. Fracción que aporta cada clase de edad a la fecundidad total, en función del esfuerzo aplicado (f), para las mallas de 60 y 70 mm.

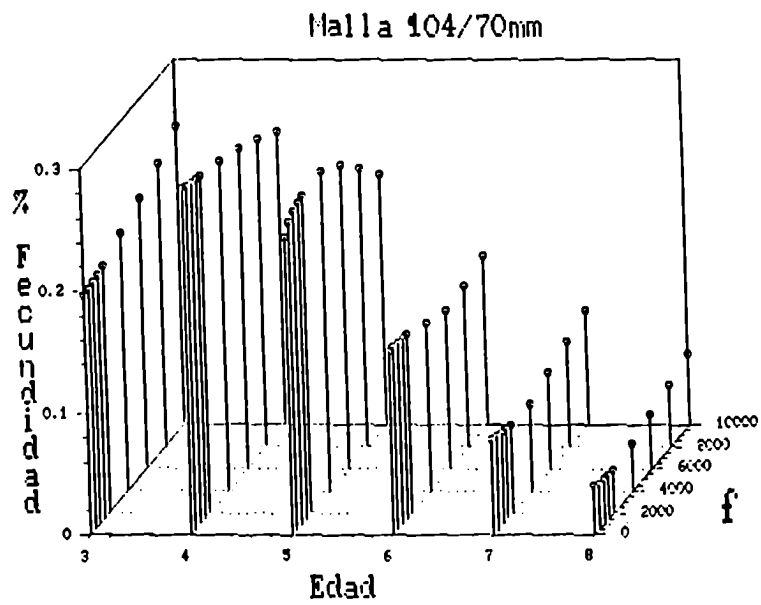


Figura 5.18: Continuación. Fracción que aporta cada clase de edad a la fecundidad total, en función del esfuerzo aplicado (f), para la combinación 104/77 mm.

en una pesquería comercial. De acuerdo a la distribución que presentó su coeficiente de capturabilidad (figura 5.7) era de esperar que el comportamiento de su captura y el efecto que produciría sobre la población se acercara a la de la malla de 60 mm. Sin embargo, tanto su rendimiento total anual como su captura por unidad de esfuerzo (figuras 5.7 y 5.12), en función del esfuerzo aplicado, se acercaron más a los de la malla de 104 mm. El peso medio poblacional (figura 5.9) es afectado casi de igual manera por las mallas de 70 y 104 mm, y de forma muy distinta por la malla de 60 mm. Como era de esperar, el peso medio de las capturas de las mallas de 60 y 70 mm son muy parecidos. En definitiva, con la malla de 70 mm se podrían obtener rendimientos anuales cercanos a los obtenidos con la malla de 104 mm, pero con individuos de talla menor. Sin embargo, como no se pudo validar el modelo, y los valores de los parámetros parecerían no estar ajustados, estos resultados no podrían ser tomados como concluyentes. El aumento en el peso medio por disminución de la numerosidad afecta mucho el monto de la captura total, si este efecto se viera disminuido, tal vez los comportamientos de las redes de 70 y de 104 mm serían distintos.

5.3.2 Modificaciones propuestas

Si bien el comportamiento del modelo, sobre todo desde el punto de vista cuantitativo, se alejó de lo esperado, el problema no parece estar en defectos estructurales sino más bien en los valores de los parámetros utilizados. Por supuesto, esto es una apreciación, faltando el paso importante de la validación.

Serfa conveniente detallar dentro del modelo los fenómenos asociados con el primer año de vida y el reclutamiento de la población. Miller et al. (1988) destacan la necesidad de encontrar un marco conceptual general en el cual encarar los estudios que globalmente se incluyeron dentro de la búsqueda de las relaciones "stock-reclutamiento", remarcando la importancia que tiene esta etapa de la vida de los peces en la dinámica posterior de las poblaciones. Muchos autores se han dedicado a este aspecto de la dinámica de poblaciones, desde los modelos densodependientes tradicionales de reclutamiento (Beverton y Holt, 1957, Ricker, 1954, 1975) hasta aquellos que buscan encontrar los mecanismos, tanto las influencias bióticas como abióticas, que determinan el reclutamiento (Serns, 1982, Gutreuter y Anderson, 1985, Crecco et al., 1986, Houde 1987, Hume y Parkinson, 1987 Crowder et al., 1987, Armstrong y Shelton 1988). Una buena revision de lo más importante publicado hasta ese momento y una perspectiva de su desarrollo futuro, se puede encontrar en Miller et al. (1988).

Una modificación importante en la estructura, y que fijaría un límite fisiológico para el crecimiento, se podría incorporar en la ecuación de consumo, introduciendo un término relacionado con la repleción estomacal, es decir limitar la cantidad de alimento que un individuo puede consumir en una unidad de tiempo.

Tambien se podría introducir la competencia por el alimento con otras especies de peces.

En este modelo la competencia intraespecifica sólo se da dentro de los grupos de edad 1 a 3 y del de 4 a 8, sin plantear

competencia entre estos dos grupos entre sí, el pasaje de un tipo de alimentación a otro se podría hacer incorporando un interruptor que regularía el pasaje de un régimen de alimentación bentófago a uno ictiófago, determinado por el peso medio. Cambios en el régimen que se podrían hacer graduales, considerando que el alimento de cada grupo de edad tiene una composición variable dependiendo de su peso medio.

El modelo desarrollado en el presente trabajo de Tesis llegó hasta una etapa de calibración, sin alcanzar la de validación, para la cual sería necesario contar con datos de una pesquería controlada, que actuara sobre la población de perca bocona. Las limitaciones iniciales a esta pesquería podrían ser muy bien determinadas en base a los conocimientos que se tienen en este momento. Los datos que se obtendrían de esta pesquería permitirían, además, verificar y en caso de ser necesario, recalibrar todo el modelo, recorriendo, como ya se dijo las etapas de su formulación una y otra vez, hasta llegar a su validación final. En ese caso se contaría con una herramienta importante para el manejo de la pesquería. Así se entraría en un proceso iterativo en que, los datos que aporta la pesquería permitirían verificar la estructura del modelo y los valores de los parámetros, y eventualmente mejorarlos, para ser utilizado en la simulación de políticas de manejo, en la búsqueda de optimizar el rendimiento de la pesquería.

Los cambios estructurales sugeridos no aseguran una mejora en el comportamiento del modelo, porque los aumentos en la complejidad, en general, están asociados a aumentos en el costo

que implica esa mayor complejidad, pero no siempre están asociados a aumentos proporcionales de su exactitud o precisión. A veces un modelo sencillo y más o menos preciso es más útil que uno más complejo. El grado de precisión que se quiera obtener tiene que estar en relación con los fines que se persiguen, que fueron definidos en las primeras fases de la elaboración del modelo. Así el mejor modelo no va a ser el más complejo o el más preciso, sino el más útil a los fines perseguidos (Martínez y Requena, 1986).

5.3.3 Otros usos posibles del modelo

Este modelo, además de servir para el manejo de una pesquería, podría ser usado, sin muchas modificaciones, como un submodelo dentro de otro más general de todo el lago o de sus comunidades bióticas. En este caso, las entradas de alimento que se consideran constantes, podrían ser variables y se podrían plantear interacciones con otras comunidades, tal como el zooplancton, especialmente de las etapas juveniles de los peces.

Tabla 5.2: Resultados del análisis de sensibilidad para el modelo con mortalidad natural solamente.

	Q1(1)		Q1(2)		Q1(3)		Q1(4)		Q1(5)		Q1(6)		Q1(7)		Q1(8)	
	-10%	+10%	-10%	+10%	-10%	+10%	-10%	+10%	-10%	+10%	-10%	+10%	-10%	+10%	-10%	+10%
J1	4.85	6.27	4.73	5.17	4.66	4.29	4.65	4.25	4.94	4.08	5.47	4.66	5.37	8.57	5.15	12.28
J2	1.10	1.10	0.94	1.27	0.79	1.68	0.87	1.32	1.09	-0.81	0.95	-0.91	1.35	1.20	1.89	1.61
K1(1-3)	4.75	5.05	4.55	4.15	4.57	3.46	4.55	3.45	4.82	3.31	5.42	3.75	5.32	6.76	5.12	9.66
K2(1-3)	6.33	30.79	6.10	38.57	5.92	54.19	5.82	15.75	6.09	-4.67	5.98	0.64	5.81	42.32	5.73	73.68
K1(4-8)	0.77	0.53	0.68	0.59	0.57	0.53	0.61	0.51	0.72	0.55	0.66	0.55	0.92	0.72	1.29	0.96
K2(4-8)	3.35	1.39	2.69	3.09	2.71	2.50	3.40	0.82	3.51	0.27	2.26	0.79	3.65	1.97	5.21	4.70
K3	-1.71	-1.73	-1.50	-1.48	-1.34	-1.42	-1.38	-1.25	-1.44	-1.17	-1.59	-1.24	-2.34	-3.42	-2.77	-3.50
K4	-6.99	-5.80	-7.29	-5.61	-6.79	-4.85	-5.37	-4.83	-1.93	-5.94	-5.69	-5.90	-8.40	-6.73	-13.67	-6.60
K5	-37.75	-10.00	-8.54	-9.92	-17.70	-9.96	-25.81	-10.00	-71.31	-10.00	-100.63	-10.00	-77.56	-10.00	0.00	-10.00
K6	-0.07	0.07	-0.70	-0.74	-1.47	-1.51	-3.20	-2.19	-3.59	-2.79	-1.16	-3.33	-2.72	-3.95	-7.91	-4.52
K7	0.14	0.14	0.13	0.13	0.12	0.12	0.11	0.11	0.12	0.12	0.12	0.12	0.16	0.21	0.21	0.21
K8	0.55	0.47	0.50	0.41	0.46	0.35	0.45	0.39	0.48	0.44	0.46	0.43	0.59	0.57	0.79	0.79
K10	0.63	0.55	0.67	0.60	0.64	0.53	0.59	0.45	0.57	0.48	0.62	0.56	0.58	0.54	0.76	0.73

	G2(2)		G2(3)		G2(4)		G2(5)		G2(6)		G2(7)		G2(8)	
	-10%	+10%	-10%	+10%	-10%	+10%	-10%	+10%	-10%	+10%	-10%	+10%	-10%	+10%
J1	2.46	1.52	3.53	2.58	4.12	3.40	-3.62	-1.43	-12.23	-4.15	-19.98	-5.95	-25.65	-6.92
J2	-0.50	-0.78	-0.77	-1.08	-0.98	-1.04	0.98	2.21	2.15	4.29	2.81	4.73	3.24	4.97
K1(1-3)	2.22	1.30	3.22	2.18	3.77	2.65	-3.71	-1.19	-11.93	-3.59	-19.15	-5.26	-24.51	-6.23
K2(1-3)	7.94	-5.88	9.11	-6.61	9.48	22.16	2.45	24.18	-12.24	-0.96	-30.71	-9.18	-49.37	-9.72
K1(4-8)	-0.36	-0.29	-0.54	-0.44	-0.67	-0.53	0.69	0.52	1.51	1.24	1.99	1.73	2.32	2.09
K2(4-8)	-1.87	-1.25	-3.20	-1.59	-4.15	-1.59	4.98	0.56	7.28	5.62	8.04	13.34	8.40	22.18
K3	-0.32	-0.36	-0.51	-0.59	-0.64	-0.80	0.32	0.29	1.03	1.43	1.64	3.25	2.02	4.36
K4	-0.26	-1.20	-1.12	-1.99	-2.22	-2.46	-1.01	4.29	1.59	10.62	3.70	16.27	4.95	19.38
K5	-3.35	-8.02	-9.83	-9.12	-19.94	-10.00	5.17	-10.00	9.43	-10.00	9.89	-10.00	-1.20	-10.00
K6	0.57	0.63	0.95	0.97	1.07	1.19	2.12	3.45	2.10	5.22	2.54	6.76	3.43	8.10
K7	-0.07	-0.07	-0.10	-0.10	-0.12	-0.12	-0.14	-0.13	-0.15	-0.15	-0.18	-0.17	-0.20	-0.19
K8	-0.27	-0.20	-0.41	-0.31	-0.50	-0.38	-0.55	-0.45	-0.60	-0.51	-0.69	-0.60	-0.78	-0.57
K10	-0.37	-0.29	-0.55	-0.42	-0.67	-0.50	-0.66	-0.51	-0.72	-0.57	-0.78	-0.63	-0.88	-0.72

Tabla No 5.3: Resultados de las descomposiciones de modas de las distribuciones de los coeficientes de capturabilidad (Q) respecto del peso medio de la cohorte, para las mallas de 60, 70 y 104 mm.

M O D A 1			
Malla	Media	Desv. Std.	N
104	867,49	271,705	0,035133
70	426,20	162,253	0,012419
60	334,87	173,017	0,010344

M O D A 2			
Malla	Media	Desv. Std.	N
104	1681,88	399,349	0,104047
70	1095,03	514,636	0,027216
60	1167,48	375,935	0,017360

Tabla 5.4: Resultados del análisis de sensibilidad para el modelo con la pesquería incorporada.

	G1(1)		G1(2)		G1(3)		G1(4)		G1(5)		G1(6)		G1(7)		G1(8)	
	-10%	+10%	-10%	+10%	-10%	+10%	-10%	+10%	-10%	+10%	-10%	+10%	-10%	+10%	-10%	+10%
J1	5.21	6.35	5.04	5.93	4.85	5.50	3.83	4.10	2.58	4.09	2.29	-0.06	2.09	0.45	2.27	0.85
J2	1.24	1.27	1.22	1.15	1.42	1.33	2.28	2.35	2.53	2.81	3.08	3.04	3.17	3.49	2.95	3.47
K1(1-3)	5.12	5.14	4.57	4.75	4.79	4.48	3.82	3.55	2.56	3.10	2.36	0.12	2.17	0.73	2.37	0.85
K2(1-3)	6.22	42.52	5.88	37.12	5.54	46.33	4.41	5.33	0.61	6.63	1.82	1.92	1.67	118.28	0.76	279.46
K1(4-8)	0.95	0.83	0.94	0.75	1.14	0.89	1.83	1.57	2.00	1.93	2.38	1.97	2.45	2.22	2.29	2.20
K2(4-8)	3.76	3.51	3.59	4.22	3.75	5.43	5.68	5.11	5.68	1.42	5.29	5.38	6.44	8.84	7.93	8.83
K3	-1.82	-1.53	-1.66	-1.64	-1.63	-1.47	-1.56	-1.51	-1.64	-1.69	-0.92	-0.54	-1.20	-1.04	-1.20	-2.71
K4	-7.44	-6.17	-6.92	-5.99	-6.73	-5.26	-6.10	-4.67	-6.28	-3.99	-3.25	-3.75	-4.21	-4.99	-4.42	-4.86
K5	-53.66	-10.00	-44.89	-9.93	-34.22	-9.85	-5.95	-10.00	-22.48	-10.00	-23.83	-10.00	-68.38	-10.00	-370.66	-10.00
K6	-0.15	-0.19	-1.04	-1.05	-2.02	-1.89	-4.04	-3.14	-6.39	-3.45	-1.73	-2.25	-2.05	-2.81	-3.04	-3.80
K7	0.13	0.13	0.11	0.11	0.11	0.11	0.20	0.20	0.23	0.29	0.02	0.01	0.03	0.03	0.09	0.05
K8	0.66	0.51	0.63	0.57	0.66	0.59	1.11	1.04	1.39	1.54	0.17	0.05	0.15	0.10	0.44	0.23
K10	0.75	0.74	0.81	-0.74	0.80	0.70	1.23	1.14	1.55	1.86	0.28	0.06	0.10	-0.04	0.42	0.21

	G2(2)		G2(3)		G2(4)		G2(5)		G2(6)		G2(7)		G2(8)	
	-10%	+10%	-10%	+10%	-10%	+10%	-10%	+10%	-10%	+10%	-10%	+10%	-10%	+10%
J1	2.60	1.37	3.72	2.03	4.35	2.43	0.03	-0.71	-3.28	-1.99	-5.53	-2.89	-6.85	-3.76
J2	-0.81	-0.64	-1.25	-0.99	-1.57	-1.21	0.18	-0.08	1.08	0.68	1.58	1.08	1.94	1.25
K1(1-3)	2.38	1.19	3.43	1.75	4.04	2.11	-0.12	-0.52	-3.37	-1.56	-5.56	-2.40	-6.85	-3.25
K2(1-3)	8.09	-4.62	9.22	-4.13	9.55	38.94	5.13	7.95	-0.81	-6.25	-6.03	-9.55	-5.85	-3.89
K1(4-8)	-0.63	-0.44	-0.98	-0.68	-1.21	-0.84	0.16	-0.04	0.85	0.48	1.21	0.76	1.47	0.30
K2(4-8)	-2.73	-2.02	-4.42	-2.71	-5.76	-2.79	6.20	-1.43	8.43	3.67	9.13	7.95	9.44	15.11
K3	-0.28	-0.36	-0.39	-0.49	-0.45	-0.56	0.14	0.28	0.36	0.44	0.59	0.76	0.80	1.45
K4	-0.66	-1.17	-1.14	-2.01	-1.55	-2.59	0.46	0.24	1.09	2.39	1.63	3.90	2.32	4.59
K5	2.16	-8.17	-3.03	-9.22	-21.59	-10.00	-6.22	-10.00	-2.59	-10.00	7.66	-10.00	9.70	-10.00
K6	0.72	0.83	1.06	1.26	1.29	1.55	2.72	3.40	3.47	4.74	3.90	5.84	4.17	5.53
K7	-0.07	-0.06	-0.10	-0.10	-0.12	-0.12	-0.15	-0.15	-0.16	-0.16	-0.18	-0.17	-0.20	-0.19
K8	-0.37	-0.31	-0.57	-0.48	-0.72	-0.59	-0.87	-0.71	-0.94	-0.75	-1.02	-0.81	-1.09	-0.85
K10	-0.46	-0.37	-0.69	-0.56	-0.86	-0.69	-0.98	-0.82	-1.15	-0.93	-1.23	-0.96	-1.29	-0.98

CAPITULO 6

CONCLUSIONES GENERALES

6. CONCLUSIONES GENERALES

Los resultados de crecimiento obtenidos permiten concluir que la escama es una estructura apropiada para la determinación de la edad en la perca bocona. Si bien para las edades mayores a cinco años la definición de las marcas no es muy clara, esto es un problema común de la lectura de edades en escamas.

El análisis de las frecuencias de distancias de aparición de marcas resulta una forma más objetiva, que la simple enumeración, de interpretar la información que brindan las estructuras de crecimiento. Además, el seguimiento del desarrollo del borde de la escama permitió comprobar la periodicidad anual de la aparición de marcas de crecimiento.

Los resultados de las descomposiciones de las distribuciones de tallas de las capturas confirmaron el crecimiento observado según la escama, brindando una validación por un método independiente de la estructura. Esta coincidencia de resultados permite, también, concluir que la corrección por selectividad planteada es correcta. Las distribuciones polimodales de los coeficientes de retención, adjudicables a distintos tipos de captura por las redes, se vieron confirmadas por las observaciones en el campo.

La perca bocona tiene una fecundidad relativamente alta, alcanzando la madurez sexual entre los tres y los cuatro años. La corrección de volúmenes ocupados por ovocitos en una probeta, permite reducir los errores debidos al método. Se recomienda tenerlo en cuenta para planificar las determinaciones de

fecundidad, eligiendo el tamaño de las probetas y de las cámaras de recuento, en función del tamaño de los ovocitos. Sería conveniente tratar de mantener la relación entre el radio de la probeta y el de los ovocitos dentro de la región ($R/r > 20$) donde el factor de corrección varíe dentro de un intervalo estrecho, para minimizar los errores.

Las estimaciones del rendimiento pesquero potencial del embalse sugieren que sería factible el establecimiento de una pesquería de tipo comercial. Habría que tener en cuenta que más de un tercio de la captura en biomasa estaría representada por especies de alto valor económico como son los salmónidos.

En el caso del establecimiento de una pesquería, el modelo propuesto para la perca bocona podría ayudar al manejo de la misma. Habría que considerar la posibilidad de desarrollar un modelo más general, incluyendo las otras especies. Una primera aproximación a este modelo se podría realizar a corto plazo, ya que el mismo tipo de información a partir de la cual se obtuvo el modelo de la perca bocona, está disponible para las otras especies.

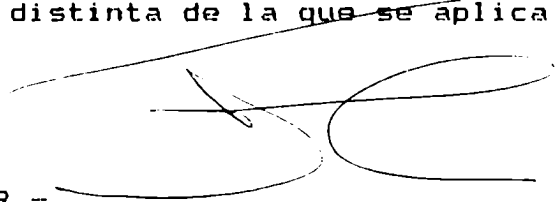
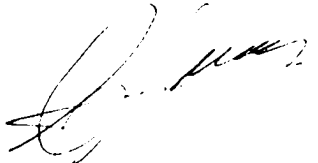
A partir de los datos que se obtendrían de la eventual pesquería, se validarían los valores de los parámetros obtenidos, que servirían, llegado el caso, para calibrar nuevamente el modelo.

6.1 PERSPECTIVAS DE INVESTIGACION FUTURAS

A partir de los resultados alcanzados en esta Tesis se pueden identificar aquellos aspectos del estudio de la biología de esta especie, que merecerían una mayor profundización.

La captura de las edades menores presentó una marcada estacionalidad, desapareciendo o estando muy poco representada esta fracción de la población durante una parte del año. Las limitaciones del arte de pesca empleado no permiten establecer claramente si este efecto que se refleja en las capturas está asociado con usos diferenciales del hábitat por parte de las distintas clases de edad o es un efecto del tipo de arte usado. Por ser un arte pasivo, la captura de las agalleras depende del nivel de actividad de los peces, la disminución de las capturas también podría estar asociada a una disminución de la actividad por efecto de la temperatura, ya que coincide con los meses más fríos del año. Esta posibilidad plantearía también la necesidad de tomar en cuenta el nivel de actividad de los peces, en función de la temperatura, para el cálculo de la selectividad de las redes agalleras. Una de las formas de estudiar este fenómeno, para establecer las causas de la estacionalidad de las capturas de agalleras, sería usar artes de pesca no pasivas y comparar las capturas de ambos tipos de redes.

Un aspecto de la biología de esta especie que no fue tratado con suficiente profundidad es aquel relacionado con el primer año de vida y los fenómenos de reclutamiento. Como ya se dijo anteriormente, durante este período de la vida de los peces se producen cambios en número y peso de varios órdenes de magnitud, que son, desde el punto de vista comparativo, mucho mayores que los que ocurren durante el resto de su vida. Ésto hace que la escala espacio-temporal que hay que considerar para el estudio de ese período del ciclo de vida sea distinta de la que se aplica para los preadultos y adultos.



BIBLIOGRAFIA

- Akamine, T., 1982. A BASIC program to analyse the polymodal frequency distribution into normal distributions. Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Lab., 33: 163-166.
- Allen, K.R., 1966. A method of fitting growth curves of the Von Bertalanffy type to observed data. J. Fish. Res. Board Can., 23(2): 163-179.
- Armstrong, M.J. y P.A. Shelton, 1988. Bias in estimation of stock-recruit function parameters caused by nonrandom environmental variability. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 45: 554-557.
- Bagenal, T.B., 1978. Aspects of fish fecundity. En: S.D. Gerking (ed.), pp 75-101. Ecology of freshwater fish production. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 520 pp.
- Bagenal, T.B. y E. Braum, 1978. Eggs and early life history. En: T.B. Bagenal (ed.), pp 165-201. Methods for assessment of fish production in fresh waters. 3ra Edicion. IBP Handbook No. 3. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 365 pp.
- Bagenal, T.B. y F.W. Tesch, 1978. Age and growth. En: T.B. Bagenal (ed.), pp 101-136. Methods for assessment of fish production in fresh waters. 3ra Edicion. IBP Handbook No. 3. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 365 pp.
- Bertalanffy, L.V., 1938. A quantitative theory of organic growth. Hum. Biol., 10: 181-243.
- Bertalanffy, L.V., 1957. Quantitative laws in metabolism and growth. Quart. Rev. Biol., 32(3): 217-231.
- Bertalanffy, L.V., 1964. Basic concepts in quantitative biology of metabolism. Helgolaender Wiss. Meeresuntersuch., 9: 5-37.
- Bertalanffy, L.V., 1968. General system theory, foundations, development, applications. (Versión traducida Fondo de Cultura Económica, México, 1976)
- Beverton, R.J.H. y S.J. Holt, 1957. On the dynamics of exploited fish populations. Fish. Invest., London, Ser. 2, 19: 533 pp.
- Bilton, H.T., 1974. Effects of starvation and feeding on circulus formation on scales of young sockeye salmon of four racial origins, and of one race of kokanee, coho and chinook salmon. En: T.B. Bagenal (ed.), pp 40-70. Ageing of fish. Unwin Brothers, Old Woking. 234 pp.

- Boschi, E.E. y M.L. Fuster de Plaza, 1957. Algunos resultados sobre el mantenimiento de "percas" o truchas criollas en cautividad. Ventajas de su introducción en nuevos ambientes. *Ciencia Investigación*, 13(10): 446-450.
- Bosnia, A.S. y F.J. Kaisin, 1987. El zoobentos del embalse Ezequiel Ramos Mexía. En: Plan de Estudios Ecológicos. Informe Final Tercera Etapa. Mimeografiado.
- Brett, J.R., 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *J. Fish. Res. Board Can.*, 21: 1183-1226.
- Brett, J.R., 1965. The relation of size to rate of oxygen consumption and sustained swimming speed of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *J. Fish. Res. Board Can.*, 22: 1491-1501.
- Burrough, R.J. y C.R. Kennedy, 1978. Observations on the brown trout and perch of Malham Tarn. *Field Studies*, 4: 631-643.
- Cadwallader, P.L. y P.L. Rogan, 1977. The Macquarie perch *Macquaria australasica* (Pisces: *Percichthyidae*), of Lake Eildon, Victoria. *Austral. J. Ecol.*, 2: 409-418.
- Campbell, R.N., 1971. The growth of brown trout *Salmo trutta* L. in northern Scottish lochs with special reference to the improvement of fisheries. *J. Fish Biol.*, 3: 1-28.
- Campbell, R.N., 1979. Ferox trout, *Salmo trutta* L., and charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in Scottish lochs. *J. Fish Biol.*, 14: 1-29.
- Cassie, R.M., 1954. Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distributions. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, 5: 513-522.
- Coble, D.W., 1966. Dependence of total annual growth in yellow perch on temperature. *J. Fish. Res. Board Can.*, 23(1): 15-20.
- Cone, R.S., K. Barbour, M. Russell y S.K. Simonet, 1986. The effects of flooding on the growth rates of fishes in Lake Texoma. *Proceed. Oklahoma Acad. Sci.*, 66: 21-25.
- Craig, J.F., 1980. Growth and production of the 1955 to 1972 cohorts of perch, *Perca fluviatilis* L., in Windermere. *J. Anim. Ecol.*, 49: 291-315.
- Crecco, V., T. Savoy y W. Withworth, 1986. Effects of density-dependent and climatic factors on American shad, *Alosa sapidissima*, recruitment: A predictive approach. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 457-463.

- Crowder, L.B., M.E. McDonald y J.A. Rice, 1987. Understanding recruitment of Lake Michigan fishes: the importance of size-biased interactions between fish and zooplankton. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44 (Suppl. 2): 141-147.
- Cryer, M., G. Feirson y C.R. Townsend, 1986. Reciprocal interactions between roach Rutilus rutilus, and zooplankton in a small lake - prey dynamics and fish growth and recruitment. *Limnol. Oceanogr.*, 31(5): 1022-1038.
- Chapman, D.W., 1978. Production in fish populations. En: S.D. Gerking (ed.), pp 5-25. *Ecology of freshwater fish production*. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 520 pp.
- Dahl, 1909. The assessment of age and growth in fish. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, 2: 758-769.
- De Lury, D.B., 1947. On the estimation of biological populations. *Biometrics*, 3(4): 145-167
- De Lury, D.B., 1951. On the planning of experiments for the estimation of fish populations. *J. Fish. Res. Board Can.*, 8(4): 281-307
- Diana, J.S., 1984. The growth of largemouth bass, Micropterus salmoides, under constant and fluctuating temperatures. *J. Fish Biol.*, 24(2):165-172.
- Donald, D.B. y R.S. Anderson, 1982. Importance of environment and stocking density for growth of rainbow trout in mountain lakes. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 111: 675-680.
- Donald, D.B., R.S. Anderson y D.W. Mayhood, 1980. Correlations between brook trout growth and environmental variables for mountain lakes in Alberta. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 109: 603-610.
- Ferriz, R.A., 1985. Relaciones tróficas de los peces del lago Ezequiel Ramos Mexía. En: *Plan de Estudios Ecológicos. Informe de avance del grupo Peces*. 1-17.
- Ferriz, R.A., en prensa. Alimentación de Percichthys colhuapiensis Mac Donagh, 1955 y de Percichthys trucha Berg, 1954 (Osteichthyes, Percichthyidae), en el embalse Ramos Mexía, Provincia de Neuquén, Argentina. *Iheringia*.
- Fraser, C.M.L., 1916. Growth of the spring salmon. *Trans. Pacif. Fish. Soc.* (1915) : 29-39.
- Freyre, L.R. y J.M. Iwaszkiw, 1982. Importancia de la distribución espacial de ovocitos en ovarios de peces, para determinaciones de fecundidad. *Limnobiós*, 2(5): 305-310.

- Freyre, L.R. y E.D. Sendra, 1987. Un método para la interpretación de las marcas de crecimiento en peces. *Limnobiós*, 2(9): 677-684.
- Fry, F.E.J., 1943. A method for the calculation of the growth of fishes from scale measurements. *Univ. Toronto Stud. Biol. Ser.*, 51: 7-18.
- Fuster de Plaza, N.L. y J.C. Plaza, 1955. Nuevos ensayos para obtener la reproducción artificial de las percas o truchas criollas (*Percichthys* sp.). *Publ. Misc. Min. Agric. Ganad.*, 407: 1-48
- Gerking, S.D., 1988. Fishery biology: Past, present and future. *Fisheries*, 13(1): 13-17.
- Godbout, L. y R.H. Peters, 1988. Potential determinants of stable catch in the brook trout (*Salvelinus fontinalis*) sport fishery in Quebec. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45: 1771-1778.
- Graham, M., 1929. Studies of age determination in fish. Part II. A survey of the literature. *Fishery Invest. Lond.*, Ser. II, 11(2): 50 pp. Citado en: Bagenal, T.B. y F.W. Tesch, 1978. Age and growth. En: T.B. Bagenal (ed.), pp 101-136. *Methods for assessment of fish production in fresh waters*. 3ra Edición. IBF Handbook No. 3. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 365 pp.
- Guerrero, C.A., 1984. Edad y crecimiento en la perca criolla bocona "*Percichthys colhuapiensis*" Mac Donagh, 1955 (*Osteichthyes, Percichthyidae*). *Coms. Mus. Arg. Cs. Nat.*, Zool., 4(12): 95-108.
- Guerrero, C.A., 1987. Crecimiento de la perca de boca chica (*Percichthys trucha*) en cuatro ambientes lénticos patagónicos (Argentina). En: Trabajos presentados al Taller Latinoamericano "Enfoques integrados para el estudio de lagos y reservorios, como base para su gestión". En prensa.
- Guerrero, C.A. y G.A. Bisbal, Ms. Fecundidad de *Percichthys colhuapiensis* (Perciformes, *Percichthyidae*) del embalse Ezequiel Ramos Mexía, Provincias de Neuquén y Río Negro, Argentina. *Physis*, en prensa.
- Guerrero, C.A. y A. Tablado, 1985. Programa BASIC para la descomposición de distribuciones polimodales. *Eol. Asoc. Cs. Nat. Litoral*, 5(3): 45-52.
- Gulland, J.A., 1968. The concept of the marginal yield from exploited fish stocks. *J. Cons. Int. Expl. Mer.*, 32: 256-261.

- Gulland, J.A., 1970. The fish resources of the oceans. FAO Fish. Tech. Pap., 97: 425 pp.
- Gulland, J.A., 1971. Manual de métodos para la evaluación de las poblaciones de peces. Acribia FAO, Zaragoza: 164 pp.
- Gulland, J.A., 1978. Assessment of a fishery. En: T.B. Baependi (ed.), pp 274-288. Methods for assessment of fish production in fresh waters. 3ra Edición. IBP Handbook No. 3. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 365 pp.
- Gulland, J.A. y L.K. Boerema, 1973. Scientific advice on catch levels. Fish. Bull., 71: 325-335.
- Gutreuter, S.J. y R.O. Anderson, 1985. Importance of body size to the recruitment process in largemouth bass populations. Trans. Am. Fish. Soc., 114: 317-327.
- Hamley, J.M., 1975. Review of gillnet selectivity. J. Fish. Res. Board Can., 32(11): 1943-1969.
- Hamley, J.M. y H.A. Regier, 1973. Direct estimates of gillnet selectivity to walleye (Stizostedion vitreum vitreum). J. Fish. Res. Board Can., 30: 817-830.
- Hanson, J.M. y W.C. Leggett, 1982. Empirical prediction of fish biomass and yield. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 39: 257-263.
- Harris, J.H., 1986. Reproduction of the Australian bass Macquaria novemaculeata (Perciformes: Percichthyidae) in the Sydney Basin. Aust. J. Mar. Freshw. Res., 37(2): 209-235.
- Havey, K.A., 1980. Stocking rate and the growth and yield of landlocked Atlantic salmon at Long Pond, Maine. Trans. Am. Fish. Soc., 109(5): 502-510.
- Hayes, F.R., 1957. On the variation in bottom fauna and fish yield in relation to trophic level and lake dimensions. J. Fish. Res. Board Can., 14: 1-32.
- Henderson, B.A., 1985. Factors affecting growth and recruitment of yellow perch, Perca flavescens Mitchill in South Bay, Lake Huron. J. Fish Biol., 26(4): 449-458.
- Henderson, H.E. y R.L. Welcomme, 1974. The relationships of yield to morphoedaphic index and numbers of fishermen in African inland fisheries. CIFA (Committee for Inland Fisheries of Africa) Occasional Paper 1, FAO, Roma, Italia.
- Hepher, B., 1978. Ecological aspects of warm-water fishpond management. En: S.D. Gerking (ed.), pp 417-468. Ecology of freshwater fish production. Blackwell Scientific

Publications. Oxford. 520 pp.

- Hile, R., 1970. Body-scale relation and calculation of growth in fishes. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 99(3): 468-474.
- Houde, E.D., 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. *Am. Fish. Soc. Symp.*, 2: 17-29.
- Hume, J.H.B. y E.A. Parkinson, 1987. Effect of stocking density on the survival, growth and dispersal of steelhead trout fry (Salmo gairdneri). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44(2): 271-281.
- Ivlev, V.S., 1966. The biological productivity of waters. *J. Fish. Res. Board Can.*, 23: 1727-1759.
- Iwazkiw, J.M. y L.R. Freyre, 1980. Fecundidad del pejerrey Basilichthys bonariensis bonariensis (Pisces, Atherinidae) del embalse Río III, Córdoba. *Limnobiós*, 2(1): 36-49.
- Jenkins, R.M., 1982. The morphoedaaphic index and reservoir fish production. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 111: 133-140.
- Jobling, M., 1985. Physiological and social constraints on growth of fish with special reference to Arctic charr, Salvelinus alpinus. *Aquaculture*, 44(2): 83-90.
- Jobling, M. y T.G. Reinsnes, 1986. Physiological and social constraints of Arctic charr, Salvelinus alpinus L.: an investigation of factors leading to stunting. *J. Fish Biol.*, 28: 379-384.
- Jolicœur, P. y J.E. Mosiman, 1968. Intervalles de confiance pour la pente de l'axe majeur d'une distribution normale bidimensionnelle. *Biom.-Fraxim.*, 9: 121-140.
- Jones, J.R. y M.V. Hoyer, 1982. Sportfish harvest predicted by summer chlorophyll a concentration in midwestern lakes and reservoirs. *Trans Am. Fish. Soc.*, 111: 176-180.
- Kerr, S.R., 1971a. Analysis of laboratory experiments on growth efficiency of fishes. *J. Fish. Res. Board Can.*, 28: 801-808.
- Kerr, S.R., 1971b. Prediction of fish growth efficiency in nature. *J. Fish. Res. Board Can.*, 28: 809-814.
- Kerr, S.R., 1971c. A simulation model of lake trout growth. *J. Fish. Res. Board Can.*, 28: 815-819.
- Lagler, K.F., 1978. Capture, sampling and examination of fishes. En: T.B. Ragenal (ed.), pp 7-17. *Methods for assessment of fish production in fresh waters*. 3ra Edición. IEP

- Handbook No. 3. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 365 pp.
- Land de Castello, H., 1981. Algunos aspectos limnológicos abióticos de las cuencas de los ríos Limay y Neuquén, con especial referencia al embalse Ramos Mexía. *Ecosur*, 8(16): 1-27.
- Le Cren, E.D., 1958. Observations on the growth of perch (Perca fluviatilis, L.) over twenty-two years with special reference to the effects of temperature and changes in population density. *J. Anim. Ecol.*, 27: 287-334.
- Leach, J.H., L.M. Dickie, B.J. Shuter, U. Borgmann, J. Hyman y W. Lysack, 1987. A review of methods for prediction of potential fish production with application to the Great Lakes and Lake Winnipeg. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44(Suppl. 2): 471-485.
- Lee, R.M., 1920. A review of the methods of age and growth determination by means of scales. *Fish. Invest. Ser. II*, 4(2): 1-32.
- Leslie, F.H. y D.H.S. Davis, 1939. An attempt to determine the absolute number of rats on a given area. *J. Anim. Ecol.*, 8: 94-113.
- López, H.L., R.C. Menni y R.A. Ringuélet, 1981. Bibliografía de los peces de agua dulce de Argentina y Uruguay (1967-1981). *Biología Acuática*, 1: 100 pp.
- López, H.L., R.C. Menni y R.A. Ringuélet, 1982. Bibliografía de los peces de agua dulce de Argentina y Uruguay. Suplemento 1982. *Biología Acuática*, 3: 26 pp.
- López, H.L., R.C. Menni y R.A. Ringuélet, 1987. Bibliografía de los peces de agua dulce de Argentina y Uruguay. Suplemento 1986. *Biología Acuática*, 9: 61 pp.
- Mac Donagh, E.J., 1950. Las razas de percas o truchas criollas (Percichthys) y su valor para la repoblación pesquera. *Rev. Mus. La Plata (N.S.), Zool.*, 6: 71-170.
- Mac Donagh, E.J., 1955. Las truchas criollas (Percichthys) del lago Colhué Huapi (Comodoro Rivadavia) y el problema de la especie. *Rev. Mus. La Plata (N.S.), Zool.*, 6(45): 297-349.
- Mac Donagh, E.J. y A.L. Thormahlen, 1945. Observaciones sobre las especies de truchas criollas. *Rev. Mus. La Plata (N.S.), Zool.*, 4(27): 139-193.
- Mann, K.H., 1978. Estimating the food consumption of fish in nature. En: S.D. Gerking (ed.), pp 250-273. *Ecology of*

- freshwater fish production. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 520 pp.
- Marf, A. y R. Quirós, 1987 (Ms.). El rendimiento pesquero y su relación con el esfuerzo de pesca y factores morfoedáficos en embalses de Cuba.
- Martínez, S. y A. Requena, 1986. Dinámica de sistemas. 1. Simulación por ordenador. Alianza editorial, Madrid. 185 pp.
- Mastrarrigo, V., 1948. Reproducción artificial de la perca o trucha criolla (Percichthys sp.). Almanaque Min. Agric. Ganad. (Buenos Aires): 427-433.
- Matuszek, J.E., 1978. Empirical predictions of fish yields of large North American lakes. Trans. Am. Fish. Soc., 107: 385-394.
- Miller, T.J., L.B. Crowder, J.A. Rice y E.A. Marschall, 1988. Larval size and recruitment mechanisms in fishes: Toward a conceptual framework. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 45: 1657-1670.
- Moyle, J.B., 1956. Relationship between the chemistry of Minnesota surface waters and wildlife management. J. Wildl. Manage., 20: 303-319.
- Muller, R. y H.J. Meng, 1986. Factors governing the growth rate of roach Rutilus rutilus (L.) in pre-alpine lake Sarnen. Schweiz. Z. Hydrol-Swiss. J. Hydr., 48(2): 135-144.
- Nikolsky, G.V., 1978. The ecology of fishes. T.F.H. Publications, Neptune N.J.. 352 pp.
- Northcote, I.G. y P.A. Larkin, 1956. Indices of productivity in British Columbia lakes. J. Fish. Res. Board Can., 13: 515-540.
- Odum, H.T., 1972. An energy circuit language for ecological and social systems: Its physical basis. En: B.C. Patten (ed.), pp: 139-211. Systems analysis and simulation in ecology. Vol. II. Academic Press, New York. 592 pp.
- Oglesby, R.T., 1977. Relationships of fish yield to lake phytoplankton standing crop, production, and morphoedaphic factors. J. Fish. Res. Board Can., 34: 2271-2279.
- Oglesby, R.T., J.H. Leach y J. Forney, 1987. Potential Stizostedion yield as a function of chlorophyll concentration with special reference to Lake Erie. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 44(Suppl. 2): 166-170.

- Paloheimo, J.E. y L.M. Dickie, 1965. Food and growth of fishes. I. A growth curve derived from experimental data. *J. Fish. Res. Board Can.*, 22: 521-542.
- Paloheimo, J.E. y L.M. Dickie, 1966a. Food and growth of fishes. II. Effects of food and temperature on the relation between metabolism and body size. *J. Fish. Res. Board Can.*, 23: 869-908.
- Paloheimo, J.E. y L.M. Dickie, 1966b. Food and growth of fishes. III. Relations among food, body size and growth efficiency. *J. Fish. Res. Board Can.*, 23: 1209-1248.
- Fella, J.J. y P.K. Tomlinson, 1969. A generalized stock production model. *Bull. Inter-Am. Trop. Tuna Comm.*, 13: 421-458.
- Pivnicka, K., 1983. Growth capacity of some fish species in different environmental conditions. *Vest. cs. Spolec. zool.*, 47: 272-287.
- Plan de Estudios Ecológicos de la Cuenca del Río Negro, 1981. Capítulo Peces. Informe Final Segunda Etapa. Mimeografiado.
- Platt, T., K.H. Mann y R.E. Ulanowicz, 1981. *Mathematical models in biological oceanography*. The Unesco Press, Paris. 156 pp.
- Quirós, R., 1980. Rendimiento pesquero potencial del embalse de Salto Grande. *Ser. Contrib. Inst. Nac. Inv. Des. Pesq.*, 395: 18 pp.
- Quirós, R., en prensa. Predictors of relative fish biomass in lakes and reservoirs of Argentina. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*
- Quirós, R. y E. Drago, 1985. Relaciones entre variables físicas, morfométricas y climáticas en lagos patagónicos. *Rev. Asoc. Cs. Nat. Litoral*, 16(2): 181-199.
- Quirós, R., C.R.M. Baigún, S. Cuch, R. Delfino, A. De Nichilo, C.A. Guerrero, M.C. Marinone, S. Menu Narque y M.C. Scapini., 1988. Evaluación del rendimiento pesquero potencial de la República Argentina: I. Datos 1. *Inf. Téc. Depto. Ag. Cont.*, 7: 55 pp.
- Rawson, D.S., 1952. Mean depth and the fish production of large lakes. *Ecology*, 33: 513-521.
- Reckahn, J.A., 1986. Long-term cyclical trends in growth of lake whitefish in South Bay, Lake Huron. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 115(6): 787-804.
- Regier, H.A. y D.S. Robson, 1966. Selectivity of gill nets,

- especially to lake whitefish. J. Fish. Res. Board Can., 23: 423-454.
- Ricker, W.E., 1949. Mortality rates in some little exploited populations of fresh-water fishes. Trans. Am. Fish. Soc., 77: 114-128.
- Ricker, W.E., 1954. Stock and recruitment. J. Fish. Res. Board Can., 11: 559-623.
- Ricker, W.E., 1973. Linear regressions in fishery research. J. Fish. Res. Board Can., 30(3): 409-434.
- Ricker, W.E., 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Board Can., 191: 382 pp.
- Ringuelet, R.A., R.H. Arámburu y A. Alonso de Arámburu, 1967. Los peces de agua dulce. Com. Inv. Cient. Prov. Buenos Aires, La Plata. 602 pp.
- Robson, D.S. y G.R. Spangler, 1978. Estimation of population abundance and survival. En: S.D. Gerking (ed.), pp 26-51. Ecology of freshwater fish production. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 520 pp.
- Rounsefell, G.H., 1946. Fish production in lakes as a guide for estimating production in proposed reservoirs. Copeia, 1: 29-40.
- Rudstam, L.G., J.J. Magnuson y W.M. Tonn, 1984. Size selectivity of passive fishing gear: a correction for encounter probability applied to gill nets. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 41: 1252-1255.
- Ryan, P.M. y H.H. Harvey, 1977. Growth of the rock bass, Ambloplites rupestris, in relation to the morphoedaphic index as an indicator of environmental stress. J. Fish. Res. Board Can., 34: 2079-2088.
- Ryder, R.A., 1965. A method for estimating the potential fish production of North-temperate lakes. Trans. Am. Fish. Soc., 94: 214-218.
- Ryder, R.A., 1978. Fish yield assessment of large lakes and reservoirs. A prelude to management. En: S.D. Gerking (ed.), pp 403-423. Ecology of freshwater fish production. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 520 pp.
- Ryder, R.A., 1982. The morphoedaphic index. Use, abuse, and fundamental concepts. Trans. Am. Fish. Soc., 111: 154-164.
- Ryder, R.A. y H.F. Henderson, 1975. Estimates of potencial fish

- yield for the Nasser Reservoir, Arab Republic of Egypt. J. Fish. Res. Board Can., 32: 2137-2151.
- Schaefer, H.B., 1954. Some aspects of the dynamics of populations important to the management of the commercial marine fisheries. Bull. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., 1: 27-56.
- Schaefer, H.B., 1957. A study of the dynamics of fishery for yellowfin tuna in the Eastern tropical Pacific Ocean. Bull. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., 2: 247-285.
- Schlesinger, D.A. y H.A. Regier, 1982. Climatic and morphoedaphic indices of fish yields from natural lakes. Trans. Am. Fish. Soc., 111: 141-150.
- Schnute, J., 1982. A manual for easy nonlinear parameter estimation in fishery research with interactive microcomputer programs. Can. Techn. Rep. Fish. Aquat. Sci., 1140: xvi+115 p.
- Serns, S.L., 1982. Relation of temperature and population density to first-year recruitment and growth of smallmouth bass in a Wisconsin lake. Trans. Am. Fish. Soc., 111: 570-574.
- Shafi, M. y P.S. Maitland, 1971. The age and growth of perch (Perca fluviatilis L.) in two Scottish Lochs. J. Fish Biol., 3(1): 39-57.
- Simkiss, K., 1974. Calcium metabolism of fish in relation to ageing. En: T.B. Bagenal (ed.), pp 1-12. Ageing of fish. Unwin Brothers, Old Woking. 234 pp.
- Sloane, N.J.A., 1984. Empaquetamiento de esferas. Investigación y Ciencia, Barcelona, 79: 88-99.
- Stewart, D.J. D. Weininger, D.V. Rottiers y T.A. Edsall, 1983. An energetics model for lake trout, Salvelinus namaycush: Application to the Lake Michigan population. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 40: 681-698.
- Sule, M.J., 1981. First-year growth and feeding of largemouth bass in a heated reservoir. Bull. Nat. Hist. Surv. Illinois, 32(4): 520-535.
- Waters, T.F., 1977. Secondary productions in inland waters. En: Advances in ecological research, Vol. 10. MacFayden A. (ed.). Academic Press, 91-164.
- Weatherley, A.H., 1972. Growth and ecology of fish populations. Academic Press. London. 293 pp.
- Weatherley, A.H., 1976. Factors affecting maximization of fish growth. J. Fish. Res. Board Can., 33: 1046-1058.

- Weatherley, A.H. y S.C. Rogers, 1978. Some aspects of age and growth. En: S.D. Gerking (ed.), pp 52-74. Ecology of freshwater fish production. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 520 pp.
- Winberg, G.G., 1956. Rate of metabolism and food requirements of fishes. (Traducido del ruso por Fish. Res. Bd. Can. Transl. Serv. No 194)
- Windell, J.T., 1978. Digestion and the daily ration of fishes. En: S.D. Gerking (ed.), pp 159-183. Ecology of freshwater fish production. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 520 pp.