

UCH-FC.
MAG-B
B275
c. 1

MECANISMOS DE REGULACION EN LA POBLACION DE SARDINOPS
SAGAX MUSICA (Girard) DEL NORTE DE CHILE

Tesis

entregada a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado de

Magister en Ciencias con Mención en Ecología

Facultad de Ciencias

por

Patricio Lautaro Barría Martínez

Noviembre, 1989

Prof. Patrocinante: Nivaldo Bahamonde N.

Director de Tesis : Alejandro Zuleta V.



Facultad de Ciencias

Universidad de Chile

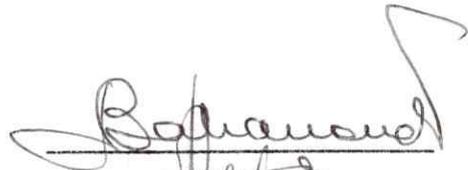
I N F O R M E D E A P R O B A C I O N
T E S I S D E M A G I S T E R

Se informa a la Escuela de Post Grado de la Facultad
de Ciencias que la Tesis de Magister presentada por
el Candidato

Patricio Lautaro Barría Martínez

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como
requisito de tesis para el grado de Magister en Ciencias con
Mención en Ecología, en el Examen de Defensa de Tesis rendido
el día de Noviembre de 1989.

Patrocinante de Tesis
Prof. Nivaldo Bahamonde N.

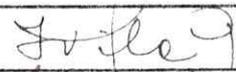


Director de Tesis
M.Sc. Alejandro Zuleta V.

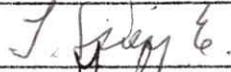


Comisión Informante de Tesis

M.Sc. Irma Vila P.



Dr. Italo Serey E.



Dr. Patricio Ojeda R.



A mi señora Rosita e hija Camila Paz
A mis padres y hermanos



AGRADECIMIENTOS

Al efectuar un recuento sobre mi formación universitaria, es preponderante el apoyo brindado por varias instituciones, entre ellas la Universidad de Concepción, donde obtuve la formación en Biología Marina. La Universidad de Chile en su Facultad de Ciencias, por su ayuda a través de las becas de Post-Grado, sin la cual no hubiera sido posible este perfeccionamiento en el Departamento de Ecología. Y el Instituto de Fomento Pesquero (IFOP), por la ayuda financiera, las facilidades laborales y el uso de su infraestructura que me fueron otorgadas para terminar esta tesis.

Agradezco también al Profesor Nivaldo Bahamonde N., quién durante varios años, apoyó e incentivó permanentemente el desarrollo de esta tesis y compartió como formador variados temas de las Ciencias del Mar de nuestro país. En igual forma, agradezco a Alejandro Zuleta V., por compartir y transmitir múltiples ideas para abordar mejor esta investigación e intercambiar inquietudes en variados ámbitos del conocimiento.

Finalmente agradezco a los profesores revisores de esta tesis, Profesores Irma Vila P., Italo Serey E. y Patricio Ojeda R., por sus críticas constructivas y a las personas que anónima e indirectamente, con su esfuerzo colaboraron desinteresadamente por hacer posible este trabajo.



INDICE DE MATERIAS

	Página
A. PAGINAS PRELIMINARES	
AGRADECIMIENTOS	iii
INDICE DE MATERIAS	iv
LISTA DE TABLAS	vii
LISTA DE FIGURAS	ix
RESUMEN	xiii
B. PAGINAS DEL TEXTO	
INTRODUCCION	1
1. Antecedentes: regulación y densodependencia	1
2. La complejidad del mecanismo de densodependencia	4
3. Regulación, equilibrio y determinación del tamaño de la población	5
4. Formulación del problema	8
5. Definición del problema	12
6. Formulación de las hipótesis	12
MATERIAL Y METODOS	15
1. Enfoque metodológico	15
1.1 Análisis lógico de la densodependencia	17
1.1.1 Dinámica de la cohorte	17
1.1.2 Dinámica del stock	20
2. Area de estudio	29
3. Definición del sistema	29
4. Estimación de parámetros	29
5. Aplicación del análisis de población virtual (APV)	31
6. Modelo de reclutamiento de sardina (RECSARD)	36

7. Modelo de producción de sardina (PRODSARD)	41
8. Pruebas de densodependencia	44
RESULTADOS	46
1. Pruebas de presencia de densodependencia	46
1.1 En el excedente de producción por unidad de biomasa (EP/\bar{B}), hipótesis H1 - 1	46
1.2 En el reclutamiento por unidad de biomasa (R/\bar{B}), hipótesis H1 - 2	50
1.3 En la tasa de producción por unidad de biomasa (P/\bar{B}), hipótesis H1 - 3	53
1.4 En la tasa de crecimiento (G), hipótesis H1 - 4	55
1.5 En la tasa de reclutamiento (R/B), hipótesis H1 - 5	57
1.6 En el reclutamiento (R), hipótesis H1 - 6	60
1.7 En las tasas de mortalidad intercohortes de los prerreclutas (K_t, k_0, k_1, k_2), hipótesis H1 - 7	60
1.8 En la producción anual de huevos (PAH), hipótesis H1 - 8	67
1.9 En la producción de huevos por recluta (HPR), hipótesis H1 - 9	68
1.10 En la longitud promedio del grupo de edad V, L(V), hipótesis H1 - 10	71
1.11 En la tasa discreta de cambio en biomasa (DB/\bar{B}), hipótesis H1 - 11	71
1.12 En la tasa de mortalidad por pesca $F(III+)$, hipótesis H1 -12	76
1.13 En el coeficiente de capturabilidad (q), hipótesis H1 - 13	76
2. Mecanismo de regulación, en la población de <u>Sardinops</u> <u>sagax musica</u>	80
DISCUSION	84
CONCLUSIONES	94

C. MATERIAL DE REFERENCIA

BIBLIOGRAFIA	96
Anexo 1	114
1. Antecedentes del ciclo de vital de sardina	114
Anexo 2	116
1. Descripción del sistema de muestreo del desembarque en la pesquería pelágica del norte del país	116
Anexo 3	118
1. Características de la pesquería y del stock	118
1.1 Desarrollo de la pesquería pelágica	118
1.2 Característica de la flota cerquera	121
1.3 Rendimientos	121
1.4 Análisis de las capturas mensuales	124
1.5 Estructura por edades de las capturas	124
1.6 Relación entre la tasa de mortalidad por pesca y el esfuerzo total estandarizado	128
1.7 Abundancia	128
1.8 Biomasa	132
1.9 Tasa de mortalidad total	132
1.10 Longitudes promedios en las capturas	138
1.11 Fecundidades potenciales	138
1.12 Madurez sexual	143
1.13 Producción anual de huevos	143
1.14 Peso promedio a inicio de año	148
1.15 Tasa de crecimiento en peso	148
1.16 Producción somática	152
1.17 Producción neta	158
1.18 Tasa de renovación	161
1.19 Tiempo de reemplazo	161
2. Análisis de los componentes del excedente de producción	166
3. Análisis del componente clave del reclutamiento	166
ANEXO 4	173
1. Métodos para probar la densodependencia	173

LISTA DE TABLAS

- I. Niveles de análisis en relación con los mecanismos de regulación que potencialmente pueden actuar en la población de sardina en la Zona Norte de Chile
- II. Estructura demográfica y niveles conceptuales, donde se puede estudiar la regulación del tamaño de la población de sardina en la Zona Norte de Chile
- III. Abundancia en número a inicio de año por grupo de edad (en miles), de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974 - 1987)
- IV. Biomasa a inicio de año por grupo de edad (t), de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974 - 1987)
- V. Tasa de mortalidad total por grupo de edad, de la población sardina en la Zona Norte de Chile (1974 - 1987)
- VI. Longitud promedio por grupo de edad (cm), de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974 - 1987)
- VII. Fecundidad potencial por grupo de edad, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974 - 1987)
- VIII. Porcentaje de madurez sexual por grupo de edad, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
- IX. Producción anual de huevos por grupo de edad (en miles de millones), de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974 - 1987)
- X. Pesos promedio a inicio de año por grupo de edad (g), de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
- XI. Tasa de crecimiento en peso (G) por grupos de edad, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974 - 1987)
- XII. Producción somática (PS) por grupo de edad (t), de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974 - 1987)

- XIII. Producción neta (PN) por grupo de edad (t), de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974 - 1987)
- XIV. Tasa de reemplazo (P/B) por grupo de edad, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974 - 1987)
- XV. Tiempo de reemplazo (Tr) por grupo de edad (años), de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974 - 1987)
- XVI. Análisis de los componentes del excedente de la producción (t), de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974 - 1987)
- XVII. Análisis del componente clave del reclutamiento, de las clases anuales de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974 - 1984)
- XVIII. Matriz resumen de datos para el análisis de pruebas de densodependencia, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974 - 1987)
- XIX. Resumen de las pruebas de las hipótesis H1 - 1, H1 - 4, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974 - 1987)
- XX. Resumen de las pruebas de las hipótesis H1 - 5, H1 - 10, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974 - 1987)
- XXI. Resumen de la prueba de las hipótesis H1 - 11, H1 - 13, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974 - 1987)
- XXII. Resumen cronológico de evidencias de densodependencia en las variables demográficas (1974 - 1987)

LISTA DE FIGURAS

1. Situación hipotética de regulación de la población de sardina
2. Gráfico real e hipotético de la abundancia de la población de sardina en la Zona Norte de Chile
3. Diagrama metodológico, para la determinar la existencia de un mecanismo de regulación en la población de sardina
4. Diagrama del análisis lógico utilizado para evidenciar densodependencia, en la población de sardina de la Zona Norte de Chile
5. Area de estudio con la localización de las diferentes zonas de pesca
6. Desarrollo histórico del desembarque de especies pelágicas en la Zona Norte de Chile (1955-1987)
7. Características de la flota cerquera industrial, que captura sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
8. Captura, esfuerzo total estandarizado y rendimiento en la pesquería industrial de la sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
9. Capturas mensuales de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
10. Índice de tendencia estacional de las capturas de sardina en la Zona Norte de Chile, entre (1974-1982) y (1983-1987)
11. Estructura por edades de las capturas de sardina, en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
12. Relación entre la tasa de mortalidad por pesca del grupo de edad VI y el esfuerzo total estandarizado en la pesquería de la sardina (1974-1986)
13. Abundancia en número a inicio de año de los grupos de edad, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
14. Biomasa a inicio de año de los grupos de edad III, IV y V, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
15. Biomasa a inicio de año de los grupos de edad VI, VII, VIII y IX, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

16. Tasas de mortalidad total por grupo de edad, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
17. Longitudes promedios por grupo de edad, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
18. Fecundidad potencial por grupo de edad, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
19. Porcentaje de madurez sexual por grupo de edad, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
20. Producción anual de huevos de los grupos de edad III, IV y V de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
21. Producción anual de huevos de los grupos de edad VI, VII, VIII y IX, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
22. Pesos promedio a inicio de año por grupo de edad, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
23. Tasa de crecimiento en peso (G) de los grupos de edad III, IV y V, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
24. Tasa de crecimiento en peso (G) de los grupos de edad VI, VII, VIII y IX de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
25. Producción (P) por grupo de edad de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
26. Producción neta (PN) por grupo de edad de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
27. Tasas de reemplazo (P/B), por grupo de edad de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
28. Tiempo de reemplazo (Tr), por grupo de edad de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
29. Tasa y tiempo de reemplazo, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
30. Análisis de los componentes de la producción, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
31. Análisis del componente clave del reclutamiento de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

32. Relación entre el excedente de producción por unidad de biomasa (EP/\bar{B}) y la abundancia de la población de sardina ($\text{Log } (Bt)$), en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
33. Relación entre el reclutamiento por unidad de biomasa (R/\bar{B}) y la abundancia de la población de sardina ($\text{Log } (Bt)$), en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
34. Relación entre la producción por unidad de biomasa (P/\bar{B}) y la abundancia de la población de sardina ($\text{Log } (Bt)$), en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
35. Relación entre la tasa de crecimiento (G) y la abundancia de la población de sardina ($\text{Log } (Bt)$), en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
36. Relación entre la tasa de reclutamiento (R/B) y la biomasa desovante de la población de sardina, en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
37. Relación entre el reclutamiento (R) y la abundancia de la población de sardina ($\text{Log } (Bt)$), en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
38. Relación entre la tasa de mortalidad total inter-cohortes de los prerreclutas (Kt) y la producción anual de huevos (PAH), en la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
39. Relación entre la tasa de mortalidad parcial inter-cohortes de los prerreclutas (k_0) y la producción anual de huevos (PAH), de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
40. Relación entre la tasa de mortalidad inter-cohortes del grupo de edad III (k_1) y la producción anual de huevos (PAH), de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
41. Relación entre la tasa de mortalidad inter-cohortes del grupo de edad IV (k_2) y la producción anual de huevos (PAH), de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
42. Relación entre la producción anual de huevos (PAH) y la abundancia en número de la población de sardina (Nt), en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
43. Relación densodependiente entre la producción de huevos por reclutas (HPR), y la abundancia en número de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

44. Relación densodependiente entre la longitud promedio del grupo de edad V y la abundancia de su respectiva clase anual, en la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
45. Relación entre la tasa discreta de cambio en biomasa (DB/\bar{B}) y la abundancia de la población de sardina ($\text{Log } (B_t)$), en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
46. Relación entre la tasa de mortalidad por pesca $F(\text{III}+)$ y la abundancia de la población de sardina ($\text{Log } (B_t)$), en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
47. Relación entre el coeficiente de capturabilidad (q) y la abundancia de la población de sardina ($\text{Log } (B_t)$), en la Zona Norte de Chile (1974-1987)
48. Mecanismo de regulación inferido para la población de sardina, en la Zona Norte de Chile

RESUMEN

En el Norte de Chile, se ha desarrollado una actividad económica importante, en relación con la explotación de peces pelágicos. Entre ellos, Sardinops sagax musica (Girard), ha sustentado las capturas por más de una década. En este Clupeoídeo, en el lapso de quince años, se observaron incrementos en su distribución geográfica y en su abundancia. Estos aumentos de densidad poblacional produjeron respuestas de tipo compensatorio en distintas escalas de tiempo y en algunos estadios de su ciclo vital.

La literatura sobre Clupeoídeos contienen pocas evidencias de este mecanismo y las escasas referencias que se pueden citar, provienen en su mayoría de stocks de peces del Hemisferio Norte.

En décadas pasadas el tema de regulación del tamaño de las poblaciones ha provocado controversia entre destacados ecólogos. Lo mismo ha ocurrido entre biólogos pesqueros ocupados en explicar los cambios de la abundancia en recursos de pesquerías importantes.

La síntesis moderna sobre la regulación de las poblaciones ha mostrado que gran parte de las discrepancias obedecían a la confusión conceptual entre determinación y regulación del tamaño poblacional.

Hoy es difícil, sino imposible, concebir que el tamaño de una población no esté limitado finalmente por procesos dependientes de la densidad. Menos claro aún es la función que estos mecanismos tienen dentro del rango de variación de la abundancia, lo cual es de enorme importancia teórica y práctica. Sin embargo, poco se puede generalizar al respecto, dado que el significado de estos mecanismos varían mucho entre especies y poblaciones. Por esta razón, será aún necesario realizar investigaciones que aporten evidencias sobre estos fenómenos. Estudios más

analíticos de los factores y procesos involucrados, tanto en la regulación como en la determinación del tamaño de poblaciones naturales, deben ser parte fundamental de estas investigaciones.

Esta tesis es un esfuerzo por buscar evidencias de mecanismos densodependientes, y por lo tanto de regulación, en poblaciones naturales de peces. Se hizo para ello un análisis observacional (no experimental), basado principalmente en la información biológica-pesquera del desembarque de la sardina, recopilada por el Instituto de Fomento Pesquero (IFOP), entre 1974 y 1987.

La investigación se inicia formulando el problema y las hipótesis que permiten evidenciar densodependencia en la población de sardina del Norte de Chile. Se desarrolla un método que permite determinar esta densodependencia, en distintos procesos dinámicos de la población y a niveles demográficos diferentes. Este método se aplica a series de datos referentes a composición etaria de la captura, longitudes, pesos y fecundidades.

El método involucra primero la aplicación del Análisis de la Población Virtual (APV), segundo un modelo de producción que permite desagregar tasas similares a los factores claves de uso frecuente en dinámica de poblaciones de insectos, tercero un modelo que cuantifica las variaciones del reclutamiento, y finalmente una prueba estadística de la relación densodependiente.

Los resultados muestran respuestas densodependientes en las tasas de: producción por unidad de biomasa, crecimiento, reclutamiento, mortalidad de los prerrecluta, en la producción anual de huevos, en la de huevos por recluta, en las longitudes promedio, en la tasa discreta de incremento en biomasa, en la tasa de mortalidad por pesca y en el coeficiente de capturabilidad.

Como conclusión se plantea un mecanismo de regulación para la población de sardina. Este mecanismo opera con diferente intensidad según la variable demográfica y el nivel de densidad. Se constató además la existencia de retardos temporales importantes que a veces enmascaran la manifestación del proceso densodependiente.

INTRODUCCION

1. Antecedentes: regulación y densodependencia

Regulación es la propiedad que poseen las poblaciones de aumentar su abundancia, cuando se encuentran bajo cierto tamaño poblacional y de disminuirla cuando se hallan sobre este nivel, así logran mantener un equilibrio dinámico.

Esta propiedad, ha sido materia de estudio y de controversia por parte de numerosos ecólogos como lo demuestran las revisiones de Pielou (1974), Begon & Mortimer (1981), Pianka (1982) y otros. En la actualidad es posible distinguir dos tendencias para explicar cambios en la abundancia de las poblaciones.

Nicholson (1933, 1954, 1957, 1958), Solomon (1949), Mac Arthur (1958), Mac Arthur & Connell (1966), postulan que las poblaciones naturales se regulan por procesos que son densodependientes, que operan modificando las tasas de natalidad o de mortalidad de la población. En cambio Andrewartha & Birch (1960), consideran que los procesos densodependientes tienen importancia secundaria y que la abundancia de las poblaciones naturales está controlada básicamente, por procesos extrínsecos a la población.

Esta controversia se manifiesta claramente en los trabajos de Clark y Marr (1955), al analizar la dinámica de la población de la sardina de California Sardinops sagax caerulea (Girard). Mientras Clark (en Clark y Marr, 1955) postula que el reclutamiento en esta especie pelágica es densodependiente, Marr (op. cit.) piensa que es densoindependiente.

También en otros casos en que se han utilizado modelos de stock-reclutamiento, se han definido parámetros densodependientes y densoindependientes que regulan las poblaciones de peces. La

manifestación más clara de la importancia de los procesos densodependientes en la explicación de la dinámica de poblaciones explotadas, es su incorporación en los modelos de producción como un elemento incluido en la tasa de cambio global y en los modelos de reclutamiento. En este último tipo de modelos es donde se ha puesto más énfasis hasta ahora en la consideración de la densodependencia. Así Ricker (1954), formuló un modelo de reclutamiento considerando que el proceso de densodependencia se manifiesta en la depredación de huevos y juveniles (canibalismo), lo cual produce una mortalidad compensatoria que tiende a regular el tamaño poblacional de las futuras generaciones.

Más tarde Beverton & Holt (1957), establecieron un modelo de stock-reclutamiento, en el cual el proceso de mortalidad compensatoria se expresa en el ciclo de vida de la especie por la competencia intraespecífica de las larvas, cuyo resultado es fundamental para lograr un determinado nivel poblacional.

Los modelos de stock - reclutamiento propuestos posteriormente ya sea como modificaciones de los modelos básicos de Ricker y Beverton & Holt, o como modelos nuevos contienen parámetros de densodependencia, ver (Paulik, 1973; Bakun y Parrish, 1980; Csirke, 1980; Mac Call 1980a; Ware, 1980; Ware y Tsukayama, 1981).

En la literatura ecológica de peces (Larkin, 1978; Pitcher & Hard, 1982), en general se da escasa importancia al mecanismo densodependiente y se destaca que los stock de peces Clupeoideos no poseen mecanismos de regulación poderosos (Ware, 1980; Mac Call, 1980 a, b; Blaxter & Hunter, 1982). Este hecho se reflejaría en la extraordinaria variabilidad natural del reclutamiento y de los tamaños poblacionales. En otros términos estos stock de peces tendrían menor capacidad para estabilizarse, en un determinado nivel de abundancia poblacional dentro de su ecosistema, y en consecuencia serían ellos los que recibirían el mayor impacto por la pesca excesiva y la variabilidad natural del ambiente.

Al revisar la bibliografía en busca de información sobre mecanismos de regulación en Clupeoideos se obtiene una perspectiva completamente diferente. Desde luego, se constatan evidencias empíricas de la

importancia de factores densodependientes, lo cual se refleja en las tasas de crecimiento, fecundidad, mortalidad y en la estructura poblacional.

Johan Hjort descubrió en 1914, evidencias de densodependencia en los stock de arenque, las que se expresan en cambios en el crecimiento. Hjort (1914), estableció que el tamaño y el crecimiento de Clupea harengus harengus L. estaban correlacionado negativamente con la fuerza (magnitud de la abundancia) de las clases anuales, e infirió que ello podría ser resultado de una competencia intraespecífica por el alimento. A consecuencia de una mayor tasa de crecimiento en los ejemplares juveniles, los arenques se reclutaron a los tres años de edad, en lugar de cuatro (Cushing & Burd, 1957; Cushing, 1962; 1966). Iles (1968), confirmó estas evidencias de densodependencia al correlacionar la longitud de los individuos del primer año de vida con respecto a la fuerza de sus clases anuales.

Anthony (1971), encontró situaciones similares para el arenque del Atlántico (Clupea harengus var. membras L.) en el Golfo de Maine. Lett & Kohler (1976), obtuvieron idénticos resultados al estudiar la longitud al primer año del arenque de St. Lawrence. Adicionalmente constataron que su crecimiento dependía de sus relaciones interespecíficas con la "caballa del Atlántico" (Scomber scombrus L.) y ocupaba temporalmente el mismo nivel trófico. Burd & Hulme (1984), Rechlin (1984) y Saville et al. (1984), han obtenido para el arenque resultados similares en distintos lugares de su área de distribución geográfica.

También en otros Clupeoideos se han determinado efectos de densodependencia. Así Motoda & Hirano (1963), comprobaron un aumento de la longitud del arenque japonés (Clupea pallasi Valenciennes), a medida que la población disminuía en abundancia y su pesquería colapsaba.

En otras poblaciones de peces se han observado efectos de densodependencia en los primeros estadios de su ciclo de vida, como es el caso de Salmo trutta L. en un distrito de un lago inglés (Elliot, 1984 a, b).

La densodependencia se expresa también por cambios en las fecundidades. En el arenque del Mar del Norte, Nikolsky (1969), observó que el número de ovocitos era considerablemente más bajo, cuando la población presentaba mayor abundancia. Begenal (1973), muestra patrones similares para diversas especies de peces.

Evidencias empíricas de densodependencia, relacionadas con tasas de mortalidad se conocen para Engraulis mordax, pero aún son limitadas (Hunter & Kimbell, 1980; Mac Call, 1980 a).

Cambios en la estructura de la población por densodependencia han sido documentados en Clupea harengus L. por Cushing & Burd (1957); Cushing (1962), estableciéndose que es la porción de peces más longevos la que experimenta cambios más drásticos (Ulltang, 1984).

El único registro conocido para el Hemisferio Sur, se puede inferir del gráfico publicado por Tsukayama & Alvarez (1980) para Engraulis ringens, donde se observa densodependencia en la proporción de anchovetas desovantes para años cálidos.

El mecanismo de densodependencia se ha incorporado en modelos de crecimiento poblacional. Verhulst (1938), incluyó la densodependencia en el modelo logístico y lo expresó en la tasa instantánea de crecimiento poblacional. El modelo supone que la población está constituida por individuos genéticamente homogéneos y en ambientes estables.

A partir del modelo logístico se desarrolló, años más tarde, el concepto de "Rendimiento Máximo Sostenido" y se derivó un gran número de modelos de producción pesquera, que se usan en el manejo de las pesquerías. En los últimos años se han estado aplicando estos mismos conceptos a modelos formulados para ambientes inestables (Southwood, 1976; Beddington & May, 1977; May et al., 1978; Pim, 1982).

2. La complejidad del mecanismo de densodependencia

El mecanismo natural de regulación se expresa, según Begon y Mortimer (1981), mediante densodependencia en procesos como: competencia intraespecífica e interespecífica, depredación y parasitismo. Estos procesos son consecuencia de diversos factores, por ejemplo: recursos

limitantes, o cambios en la distribución y concentración de los recursos ocasionados por procesos físicos como turbulencias, fenómenos de transporte de masas de aguas, y otros (Lasker, 1975).

Una vez que estos procesos interactivos se han manifestado, es posible cuantificar sus efectos, pues ellos se expresan en variaciones de las tasas demográficas y/o individuales, según el nivel de enfoque del estudio. En la Tabla I y II estos conceptos se aplican a la población de sardina.

3. Regulación, equilibrio y determinación del tamaño de la población

Para los propósitos de este estudio densodependencia y regulación, son conceptos equivalentes por lo tanto; la detección de densodependencia implica necesariamente la presencia de un mecanismo de regulación. Por otra parte, regulación involucra también la existencia de niveles potenciales de equilibrio.

Sin embargo, este estudio no analiza la presencia de niveles de equilibrio como evidencia de ésta. Los niveles de equilibrio en la sardina son dinámicos y es improbable que la población se estabilice en el período del estudio. Debe considerarse, que el stock se encuentra en un sistema de surgencias físicamente altamente variable (Bakun y Parrish, 1982; Bernal et al., 1982; Kelly y Blanco, 1983), en el que se manifiesta en forma aperiódica el fenómeno "El Niño Oscilación del Sur" (ENOS), perturbación ambiental que desencadena respuestas instantáneas y a largo plazo, modifica factores físicos y químicos que inician procesos densodependientes que a veces se expresan con retardo. Adicionalmente, la pesca es otra perturbación variable que acentúa la inestabilidad de la población.

Hay varios factores densodependientes que pueden actuar simultáneamente y son parte del mecanismo de regulación de una población. Algunos factores pueden ser incapaces de regular la población en forma aislada y sólo son operativos en condiciones ambientales y demográficas muy particulares.

Tabla I

Niveles de análisis en relación a los mecanismos de regulación que potencialmente pueden actuar en la población de sardina en la Zona Norte de Chile

Mecanismos de regulación		
Procesos	Factores	Efectos
Competencia intraespecífica	Recursos limitantes	Crecimiento en longitud;
Competencia interespecífica	Alimentación	Crecimiento en peso;
Depredación	Áreas de desove	Índice gonadosomático;
y otros	y otros	Longitud de primera madurez;
		Tasa intrínseca de crecimiento en peso;
		Tasa intrínseca de crecimiento en número;
		Tasa instantánea de natalidad;
		Tasa instantánea de mortalidad;
		y otros.

Tabla II

Estructura demográfica y niveles conceptuales, donde se puede estudiar la regulación del tamaño de la población de sardina en la Zona Norte de Chile

Estructura demográfica	Niveles conceptuales
Individuos	Efectos densodependientes
Cohortes (puestas)	Efectos, factores y procesos densodependientes
Clases anuales	Efectos, factores, procesos y mecanismos de regulación

Como se mencionó, regulación implica cambios de la tasa de crecimiento de la población, en sentido opuesto a la variación de la abundancia. Esto significa que la regulación está relacionada esencialmente con la variación per cápita negativa de la abundancia en función de la misma. Frecuentemente este efecto, cuando se refiere a un factor ambiental al cual se adjudica el cambio, se confunde con la importancia o contribución de ésta a la tasa de cambio de la población. A este tipo de contribución es conveniente distinguirla y denominarla determinación del tamaño de la población. En lo sucesivo este estudio distingue entre factores que determinan el tamaño de la población y los que la regulan (Southwood, 1966; Podoler y Rogers, 1975). Para analizar los del primer grupo se utiliza el análisis de factores claves (Varley & Gradwell, 1960), y para el segundo caso se cuantifican tasas demográficas e individuales susceptibles de ser modificadas por cambios en la densidad.

4. Formulación del problema

En la Zona Norte de Chile entre 18°00' y 24°00'S, hay una comunidad de peces pelágicos que es objeto de fuerte explotación. Allí se han alternado la dominancia en las capturas dos clupeoideos, la anchoveta (Engraulis ringens Jenyns) y la sardina española (Sardinops sagax musica (Girard)), cuyas áreas de distribución geográfica se sobreponen en gran medida.

Los registros de captura han permitido establecer que Engraulis ringens fue dominante hasta 1976. En 1972, este recurso experimentó una fuerte declinación en sus capturas (Serra et al., 1979; Serra & Zuleta, 1982 a, b; Serra, 1983; Drago, 1984; Salazar et al., 1984) observándose en 1977, su reemplazo en la pesquería (Daan, 1980), por Sardinops sagax musica.

Después del fenómeno ENOS, 1972-73, se produjo un incremento en abundancia de las poblaciones de Sardinops, en toda la cuenca del Pacífico (Kawasaki, 1983). En Chile, a partir de este evento la sardina experimentó un crecimiento demográfico explosivo y simultá-

neamente se constató una expansión de su área de distribución geográfica (Rojas & Mujica, 1981), culminando su crecimiento demográfico en 1980.

Tanto el ENOS 1982-83 como el crecimiento exponencial del esfuerzo pesquero en los años siguientes, desestabilizaron la estructura demográfica de la sardina, iniciándose un dramático proceso de declinación de su abundancia.

Este fue en realidad un experimento ecológico natural que brinda una excelente oportunidad para estudiar mecanismos de regulación en la población de sardina.

Para explicar el crecimiento y declinación de la abundancia poblacional de la sardina entre 1974 y 1987, se pueden postular un gran número de hipótesis.

En primer lugar surge la disyuntiva si fue la pesca o algún mecanismo intrínseco a la población el que explica el patrón observado. Si consideramos que durante la fase de crecimiento poblacional la pesca no detuvo el incremento poblacional, entonces ¿Existe algún mecanismo de regulación natural en la población de sardina?

Podemos suponer la siguiente conducta de las tasas demográficas, que se expresan con detalle en la Figura 1. Esta situación produce un patrón de abundancia, lo cual semeja a lo observado para esta especie en la Zona Norte del país (Figura 2A y 2B).

Para enfocar adecuadamente el problema de regulación demográfica en sardina, se pretende medir los efectos de cambios en la densidad, tanto a nivel poblacional como de las clases anuales (Tabla II).

Este estudio pretende establecer si hay o no mecanismos de regulación densodependientes que se expresen a nivel poblacional y/o de cohortes por sus efectos, e identificar cuáles, dónde y cómo se manifiestan en la población de sardina.

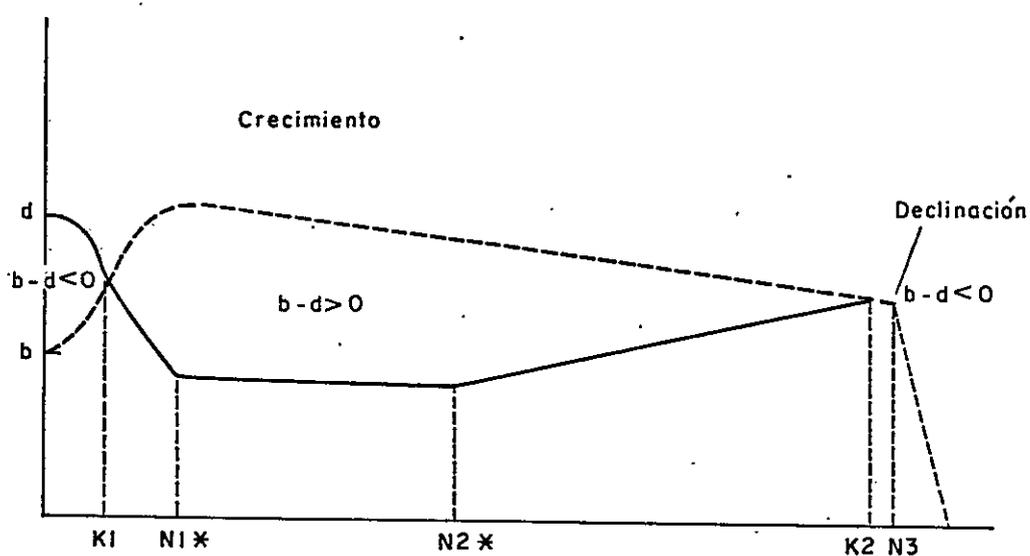


Figura 1 Situación hipotética de regulación de la población de sardina. Donde b = tasa instantánea de natalidad densodependiente, d = tasa de mortalidad densoindependiente en las densidades (N_1^* , N_2^*), K_1 = nivel de equilibrio estable del tamaño de la población, N_1^* = densidad umbral inferior para d densoindependiente, N_2^* = densidad umbral superior para d densodependiente, K_2 = nivel de equilibrio inestable y N_3^* = densidad umbral superior para b densodependiente inversa

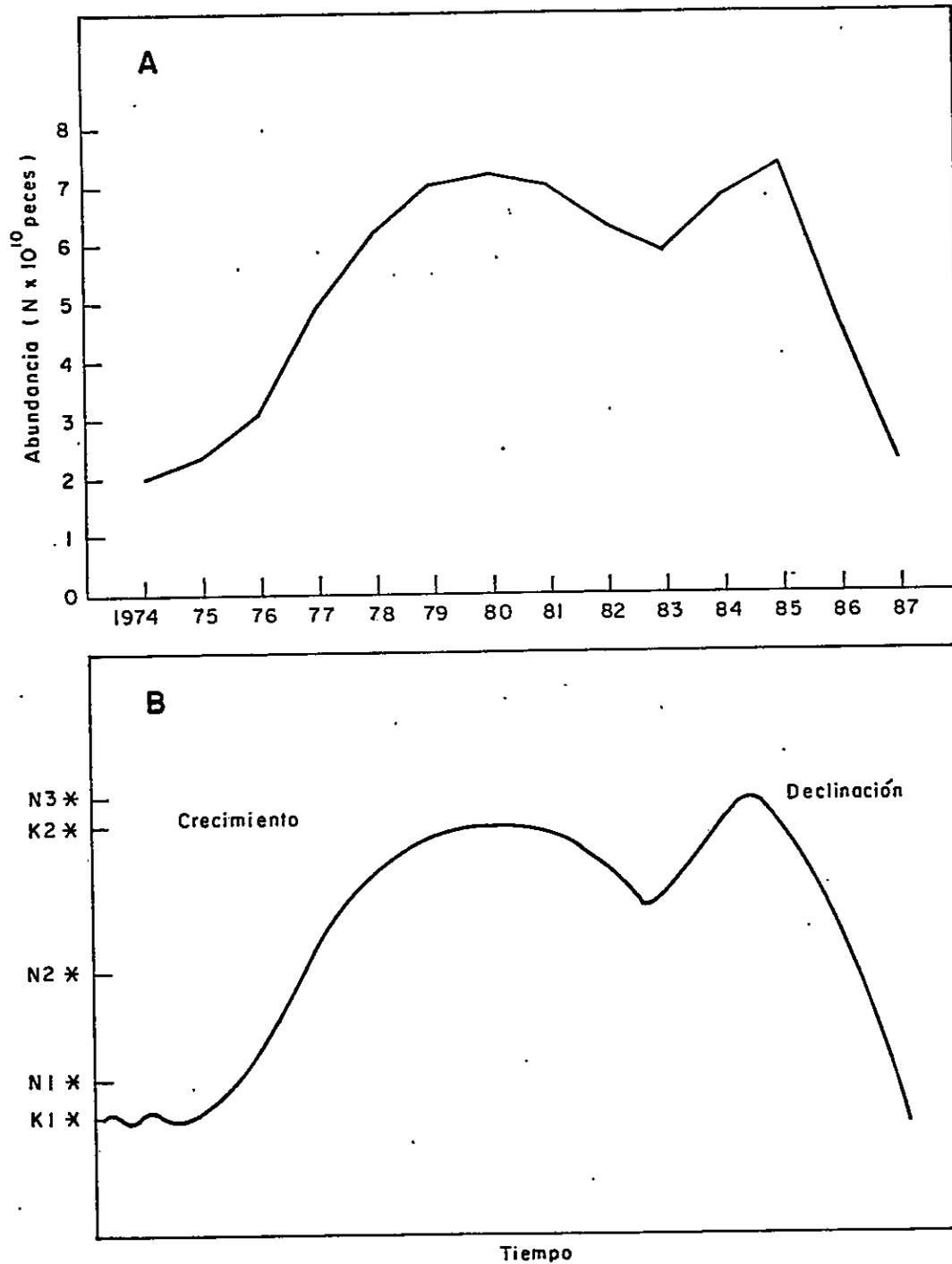


Figura 2A Gráfico real de la abundancia de la población de sardina de la Zona Norte de Chile. 2B Gráfico hipotético de la abundancia de la población de sardina de la Zona Norte de Chile

5. Definición del problema

¿Existen mecanismos densodependientes o de regulación en la población de Sardinops sagax musica del Norte de Chile, entre 1974 y 1987?

6. Formulación de las hipótesis

Se entenderá por mecanismo un tipo de determinación de efectos por ciertas causas, en la cual los efectos se producen tanto por factores endógenos como por factores exógenos de la población, pudiendo estos últimos actuar de modo independiente o a través de interacciones con variables internas de la población. Por ejemplo: su abundancia.

Se formula la siguiente hipótesis nula general:

H_0 = No hay mecanismo densodependiente o de regulación en la población de sardina de la Zona Norte de Chile, entre 1974 y 1987.

Siendo una hipótesis alternativa la siguiente expresión:

H_1 = Hay por lo menos un mecanismo densodependiente o de regulación en la población de sardina de la Zona Norte de Chile, entre 1974 y 1987.

Dado que el mecanismo no se puede probar sino que obtener evidencias a través de sus efectos, éstos a su vez pueden ser de diversa índole, la H_0 se debe formular en términos de un conjunto de hipótesis nulas específicas con sus respectivas hipótesis alternativas. Este conjunto se busca que sea lo más exhaustivo posible, para ello se parte con un modelo de balance que considera todos los factores que determinan el cambio de la población, con excepción solamente de la migración; es decir se trata como una población cerrada. Sin embargo, en el momento de plantear las hipótesis específicas se han formulado, sólo aquellas para las cuales hay información disponible.

Se ha elegido el excedente de producción de la población como una variable adecuada que resume, en su expresión cuantitativa varios procesos demográficos y organísmicos.

Aún más, ha sido posible descomponer analíticamente el excedente de producción con el propósito de buscar en sus componentes los efectos de la densidad. Más detalles se encuentran en el análisis lógico de la densodependencia.

Las hipótesis se refieren a las posibles formas como se pueden expresar los mecanismos, procesos y factores a través de efectos medibles en las tasas relativas de crecimiento de la población y sobre las tasas parciales de cada uno de los procesos de la dinámica de la población que contribuyen a ella.

De esta manera se pueden formular las siguientes subhipótesis no excluyentes entre si, alternativas de H_0 .

- H1-1 = Cambios de abundancia en la población de sardina en la Zona Norte de Chile, están relacionados con la variación de la tasa anual del excedente de producción por unidad de biomasa.
- H1-2 = Cambios de abundancia en la población de sardina en la Zona Norte de Chile, están relacionados con la variación de la tasa anual de reclutamiento por unidad de biomasa.
- H1-3 = Cambios de abundancia en la población de sardina en la Zona Norte de Chile, están relacionados con la variación de la tasa anual de la producción por unidad de biomasa.
- H1-4 = Cambios de abundancia en la población de sardina en la Zona Norte de Chile, están relacionados con la variación de la tasa anual de crecimiento en peso.
- H1-5 = Cambios de abundancia en la población de sardina en la Zona Norte de Chile, están relacionados con la variación de la tasa de reclutamiento.
- H1-6 = Cambios de abundancia en la población de sardina en la Zona Norte de Chile, están relacionados con la variación del reclutamiento.

- H1-7 = Cambios de abundancia en la producción anual de huevos de la población de sardina en la Zona Norte de Chile, están relacionados con la variación de la mortalidad de los prerreclutas.
- H1-8 = Cambios de abundancia en la población de sardina de la Zona Norte de Chile, están relacionados con la variación de la producción anual de huevos.
- H1-9 = Cambios de abundancia en la población de sardina en la Zona Norte de Chile, están relacionados con la variación de la producción de huevos por reclutas.
- H1-10 = Cambios de abundancia en las clases anuales de sardina en la Zona Norte de Chile, están relacionados con la variación de las longitudes promedio por grupo de edad.
- H1-11 = Cambios de abundancia en la población de sardina en la Zona Norte de Chile, están relacionados con la variación de la tasa discreta de cambio en biomasa.
- H1-12 = Cambios de abundancia en la población de sardina en la Zona Norte de Chile, están relacionados con la variación de la tasa instantánea de mortalidad por pesca.
- H1-13 = Cambios de abundancia en la población de sardina en la Zona Norte de Chile, están relacionados con la variación del coeficiente de capturabilidad.

MATERIAL Y METODO

1. Enfoque metodológico

Para establecer evidencias de densodependencia, por lo menos en algún nivel de la estructura de la población de sardina. Se adoptó, el enfoque metodológico sistematizado en la figura 3.

Este enfoque consiste en analizar lógicamente, los efectos de densodependencia, empezando por evidenciarlos en los componentes del excedente de producción. Se entiende por excedente de producción, la biomasa susceptible de ser cosechada, sin provocar alteraciones en el nivel de biomasa del stock. Esta biomasa es la producción generada por la población en un lapso determinado y está compuesta por aportes del reclutamiento y de la producción somática. Estos se expresan como tasas, para evitar posibles efectos derivados de cambios en la biomasa. Se desagregan los componentes, para obtener una mejor comprensión del mecanismo de regulación demográfica.

Es necesario definir previamente el sistema de estudio, en espacio y tiempo, lo cual involucra además, una breve descripción del conocimiento actual sobre unidades poblacionales y ciclo de vida de sardina (Anexo 1).

Estos dos últimos elementos son fundamentales, para evaluar procesos básicos de dinámica poblacional.

Se describe el sistema de muestreo empleado en las pesquerías pelágicas (Anexo 2), para conocer las posibles fuentes de error en los parámetros y matrices de entrada al Análisis de la Población Virtual (APV), necesarias para estimar la abundancia de las cohortes en la población, información que se utiliza en los modelos del reclutamiento de la sardina (RECSARD) y el análisis de la producción en sardina (PRODSARD).

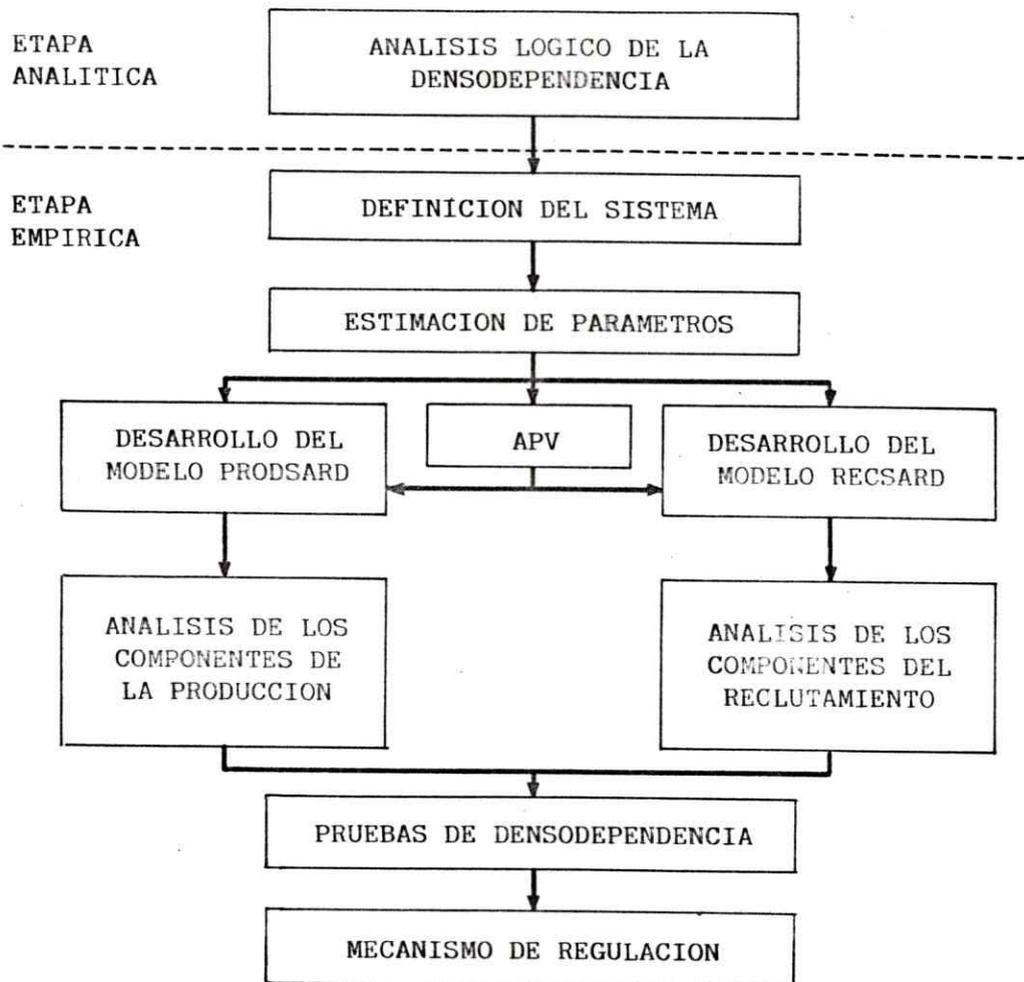


Figura 3 Diagrama metodológico, para determinar la existencia de un mecanismo de regulación en la población de sardina

Se analizan pruebas que se emplean para la determinación de densodependencia, aplicadas a poblaciones terrestres y marinas, para seleccionar la más apropiada a sardina y proceder a la prueba de sus hipótesis.

1.1 Análisis lógico de la densodependencia

Puesto que las poblaciones de peces con sobreposición de generaciones experimentan cambios tanto a nivel de cohortes como del stock, analizaremos lógicamente evidencias de efectos densodependientes en ambos niveles.

1.1.1 Dinámica de la cohorte

El cambio que experimenta la biomasa de una cohorte, se puede expresar en forma diferencial en la expresión (1).

sea:

B_t = biomasa de la cohorte

N_t = número de ejemplares de la cohorte

P'_t = peso promedio de los ejemplares de la cohorte

$$\frac{dB_t}{dt} = \frac{d(N_t \cdot P'_t)}{dt} \quad (1)$$

$$= \frac{d(N_t)}{dt} P'_t + \frac{d(P'_t)}{dt} N_t$$

$$= \left(\frac{dN_t}{N_t dt} + \frac{dP'_t}{P'_t dt} \right) B_t \quad (2)$$

Al representar el período anual se obtiene:

$$\text{Producción neta anual} = \frac{dB_t}{dt} = DB$$

$$DB = \frac{dN_t P'_t}{dt} + \frac{dP'_t N_t}{dt} \quad (3)$$

Considerando funciones exponenciales, para mortalidad y crecimiento de la cohorte:

$$N_t = N_0 e^{-(F + M) t} \quad (4)$$

$$P'_t = P'_0 e^{G t} \quad (5)$$

donde:

N_0 = número de ejemplares en la cohorte a inicio del año $t = 0$

P'_0 = peso promedio de los ejemplares en la cohorte al inicio del año $t = 0$

M = tasa instantánea de mortalidad natural

F = tasa instantánea de mortalidad por pesca

G = tasa instantánea de crecimiento en peso

Derivando las expresiones (4) y (5), obtenemos:

$$\frac{dNt}{dt} = -N_0 (F + M) e^{-(F+M)t} dt \quad (6)$$

$$\frac{dP't}{dt} = P_0 G e^{Gt} dt \quad (7)$$

Reemplazando (6) y (7) en (3), e integrando se obtiene:

$$DB = \frac{BoG (e^{(G-F-M)} - 1)}{(G - F - M)} + \frac{BoM (e^{G-F-M} - 1)}{(G - F - M)} +$$

$$+ \frac{BoF (e^{(G-F-M)} - 1)}{(G - F - M)} \quad (8)$$

Puesto que la biomasa media de una cohorte es:

$$\bar{B} = \frac{Bo (e^{(G-F-M)} - 1)}{(G - F - M)}$$

Se obtiene una versión simplificada de (8)

$$DB = \bar{GB} - \bar{MB} - \bar{FB} \quad (9)$$

La expresión (9) indica que los cambios experimentados por la biomasa de una cohorte, se explican por el incremento debido al crecimiento y a decrementos provenientes de causas naturales y por pesca.

1.1.2 Dinámica del stock

Los cambios que experimenta un stock de peces anualmente, pueden expresarse en la ecuación:

$$B_{t+1} = B_t + R_{tr,t} + G_{x,t} \bar{B}_{x,t} - M \bar{B}_{x,t} - F_{x,t} \bar{B}_{x,t} \quad (10)$$

Reordenando para obtener los cambios anuales de las biomazas, se obtiene la ecuación:

$$DB_t = R_{tr,t} + G_{x,t} \bar{B}_{x,t} - M \bar{B}_{x,t} - F_{x,t} \bar{B}_{x,t} \quad (11)$$

donde:

- B_t = biomasa a inicio de año t
- B_{t+1} = biomasa a inicio de año $t + 1$
- DB_t = diferencias de biomazas del stock, en años sucesivos
- $G_{x,t}$ = tasa de crecimiento de la cohorte x , en el año t
- $\bar{B}_{x,t}$ = biomasa media de la cohorte x , en el año t
- M = mortalidad natural
- $F_{x,t}$ = tasa de mortalidad por pesca de la cohorte x , en el año t
- tr = edad de reclutamiento

La expresión (11), es modificada en:

$$DBt = R_{tr,t} + \frac{\sum_x (G_{x,t} \bar{B}_{x,t}) Bt}{Bt} - M \bar{B}t - \frac{\sum_x (F_{x,t} \bar{B}_{x,t}) Bt}{Bt} \quad (12)$$

$$DBt = R_{tr,t} + G \bar{B}t - M \bar{B}t - Ft \bar{B}t \quad (13)$$

donde:

$$Gt = \sum_x G_{x,t} p_{x,t} \quad \text{tasa de crecimiento promedio del stock}$$

$$Ft = \sum_x F_{x,t} p_{x,t} \quad \text{tasa de mortalidad por pesca promedio del stock}$$

$$p_{x,t} = \frac{B_{x,t}}{Bt} \quad \text{fracción en biomasa de la cohorte } x, \text{ en relación con la biomasa total del stock, en el año } t$$

$$\bar{B}t = \sum_x^9 B_{x,t} \quad \text{biomasa media del stock, en el año } t$$

La expresión (13), indica que los cambios experimentados por la biomasa del stock en un período t , se deben a incrementos por incorporación de reclutas y al crecimiento somático de los peces en el stock. Los decrementos en biomasa se deben a mortalidad natural y el efecto de la pesca.

La expresión (13) se puede reordenar para obtener el excedente de producción (EPT).

$$DBt + Ft \bar{B}t = R_{tr,t} + G \bar{B}t - M \bar{B}t = EPt \quad (14)$$

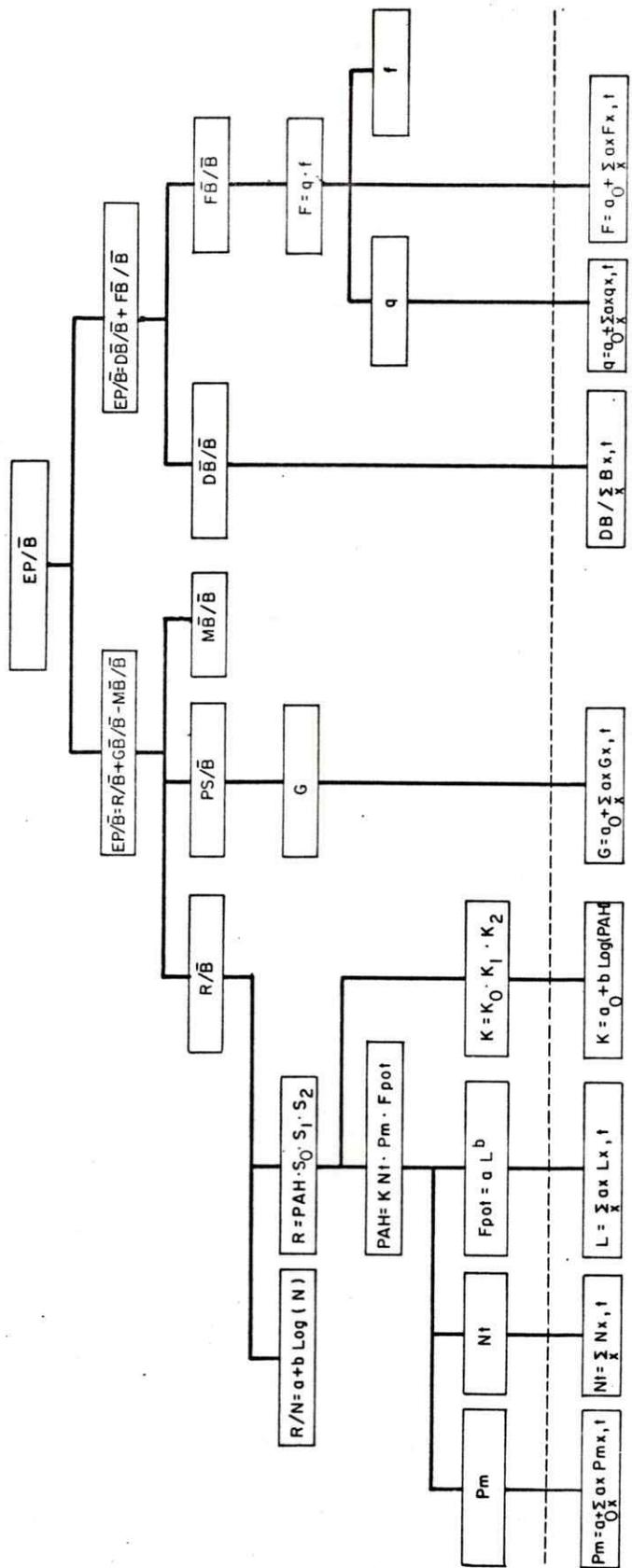
El excedente de producción del stock, corresponde a la fracción del stock que podría ser explotada manteniendo la biomasa en equilibrio. La ecuación (14) se divide por la biomasa media del stock, con el objeto de tener tasas por unidad de biomasa.

$$\frac{EPt}{\bar{B}t} = \frac{R_{tr,t}}{\bar{B}t} + \frac{G \bar{B}t}{\bar{B}t} - \frac{M \bar{B}t}{\bar{B}t} = \frac{DBt}{\bar{B}t} + \frac{Ft \bar{B}t}{\bar{B}t} \quad (15)$$

Las poblaciones en explotación son importantes por su producción. Se analizarán las evidencias de efectos densodependientes en cada componente de producción por unidad de biomasa. Se identificará la o las fuentes de variación de la producción y cuando opera la densodependencia, con el objeto de precisar los componentes claves.

En esta tesis se propone la siguiente nomenclatura para clasificar los factores de los componentes de la producción. Hay factores que pueden definir o ser responsables del tamaño de la población se les denominará "componentes determinantes". Otros pueden ser responsables de la variación del tamaño, a esos se les llamará "componentes claves". No obstante lo anterior, pueden existir "componentes claves y determinantes", los cuales tienen la propiedad de definir tanto el nivel como su variación. Por otra parte fuera de estas propiedades estos factores pueden presentar indistintamente la cualidad de ser densodependientes o densoindependientes.

Pero, como la densodependencia no es condición necesaria, ni suficiente para que un componente determine el nivel o la variación del tamaño de la población, se puede aplicar independientemente a cada uno de ellos. Se propone un diagrama lógico (Figura 4), para descomponer y evidenciar las fuentes de variación y densodependencia en el excedente de producción por unidad de biomasa en la población de peces.



P O B L A C I O N

C O H O R T E

Figura 4 Diagrama del análisis lógico utilizado para evidenciar densodependencia en la población de sardina de la Zona Norte de Chile

El excedente de producción por unidad de biomasa, se puede calcular de dos maneras, ambas expresiones son útiles de considerar, cuando analizamos la densodependencia.

Si analizamos la expresión (15)

$$\frac{E_{Pt}}{\bar{B}_t} = \frac{R_t}{\bar{B}_t} + \frac{G_t \bar{B}_t}{\bar{B}_t} - \frac{M \bar{B}_t}{\bar{B}_t} \quad (15)$$

Los cambios en el excedente de producción por unidad de biomasa se deben a variaciones en el reclutamiento (R_t), en la producción somática, o en la mortalidad natural. Cada uno de estos componentes se analiza en forma independiente.

Si R_t/B_t , es el componente del excedente de producción por unidad de biomasa que determina su variación, centraremos el análisis en el reclutamiento. El reclutamiento se puede abordar considerando su abundancia absoluta, o midiendo las tasas de reclutamiento. El método para estimar las tasas de reclutamiento es equivalente al utilizado para medir tasas de natalidad en poblaciones humanas. Si se prueba que estas tasas son densodependientes, se obtienen expresiones similares al modelo de stock - reclutamiento de Ricker (1954).

Si se opta por realizar un examen más exhaustivo de los componentes determinantes y de los componentes claves del reclutamiento, es posible utilizar la teoría ecológica aplicada a insectos, que originó el concepto de análisis del factor clave. Una generalización de este método fue desarrollado por Southwood (1966), para poblaciones iteróparas, considerando las correcciones de tiempo y siguiendo cohortes, que pasan por procesos similares. Dado que en sardina tenemos una serie de datos de 14 años, es posible analizar su reclutamiento y aplicar la modificación de Southwood.

sea:

$$R_{t+tr} = PAH_t S_0 S_1 Str \quad (16)$$

donde:

R_{t+tr} = reclutamiento al stock del grupo de edad tr , en el año $t+tr$

PAH_t = producción anual de huevos del stock, en el año t

S_0 = sobrevivencia desde huevo, hasta lograr el grupo de edad III

S_1 = sobrevivencia del grupo de edad III

Str = sobrevivencia del grupo de edad IV

Reordenando la expresión (16), obtenemos:

$$\frac{R_{t+tr}}{PAH_t} = S_0 S_1 Str$$

$$\text{Log} \left\{ \frac{R_{t+tr}}{PAH_t} \right\} = \text{Log} (S_0) + \text{Log} (S_1) + \text{Log} (Str) \quad (17)$$

La expresión (17), puede ser reemplazado por las siguientes transformaciones:

$$k_0 = \text{Log} (S_0)$$

$$k_1 = \text{Log} (S_1)$$

$$k_2 = \text{Log} (Str)$$

$$k_T = \text{Log} (R_{t+tr}/PAH_t)$$

$$K_T = k_0 + k_1 + k_2 \quad (18)$$

Esta nueva expresión destaca que las variaciones en el reclutamiento se deben atribuir a cambios en las tasas de mortalidad en las fases de desarrollo. Además, sirve para identificar cual de estos tres componentes determina el nivel de reclutamiento, su variación y densodependencia. Cabe mencionar que la densodependencia en la mortalidad debe analizarse entre cohortes y no en forma poblacional.

Si analizamos la producción anual de huevos, podemos señalar que:

$$PA_{Ht} = k N_t P_{mt} F_{pot} \quad (19)$$

donde:

PA_{Ht} = producción anual de huevos del stock, en el año t

k = constante que incluye el número de desoves parciales y la proporción sexual

N_t = número medio de ejemplares del stock, en el año t

P_{mt} = porcentaje de hembras maduras del stock, en el año t

F_{pot} = fecundidad potencial de las hembras maduras del stock, en el año t

La ecuación (19) expresada en forma logarítmica permite descomponer la variación total de la producción anual de huevos, en sus respectivos componentes.

$$\text{Log} \left\{ \frac{PA_{Ht}}{k} \right\} = \text{Log} (N_t) + \text{Log} (P_{mt}) + \text{Log} (F_{pot}) \quad (20)$$

Así, se pueden evidenciar los factores que más contribuyen a la varianza total en la producción de huevos. Cabe mencionar que el análisis de la variación de la producción anual de huevos es aún más complejo, puesto que debe considerarse la estructura de la

población y en ese caso se obtienen vectores de abundancia, proporción de hembras maduras y fecundidades potenciales, en esta tesis no se analizan con esa profundidad, por su complejidad analítica y las limitaciones de tiempo, además escapa al objetivo propuesto.

En este análisis es posible identificar que la variación en el tamaño poblacional, incide en la producción anual de huevos y que su análisis es un caso particular de la densodependencia.

De la misma manera, la proporción de hembras maduras en el stock, es un parámetro poblacional que se modifica según las tácticas reproductivas de la especie. En este caso es importante considerar sus variaciones con respecto a la densidad y las longitudes promedio por grupo de edad ya que modifican la fecundidad potencial.

Por otra parte, la producción somática, es responsable de la variación del excedente de producción, el análisis de la producción somática por unidad de biomasa, equivale al análisis de la tasa de crecimiento del stock, sí y sólo si la tasa de crecimiento en biomasa es exponencial.

$$\frac{P_{St}}{\bar{B}_t} = \frac{G_t \bar{B}_t}{\bar{B}_t} \quad \text{ó} \quad \frac{P_{St}}{\bar{B}_t} = G_t \quad (21)$$

Realizando una desagregación de las tasas instantáneas de crecimiento en biomasa de las cohortes, presentes en la pesquería en el año t , se puede conocer la clase anual responsable de la variación del stock.

El otro componente que contribuye a la variación del excedente de producción por unidad de biomasa es la mortalidad natural, que se ha considerado constante entre años para los diferentes grupos de edad.

Si consideramos la fórmula (15), para analizar los cambios del excedente de producción por unidad de biomasa, obtenemos:

$$\frac{E_{Pt}}{\bar{B}_t} = \frac{DB_t}{\bar{B}_t} + \frac{F_t \bar{B}_t}{\bar{B}_t} \quad (22)$$

En este caso las variaciones del excedente de producción, pueden ser atribuidas a variaciones en los cambios de biomasa o en la mortalidad por pesca.

Si las variaciones se atribuyen a cambios en la biomasa, su expresión es más compleja y optamos por analizarla en forma global. Es importante señalar que también la expresión (22) puede ser analizada en términos de cambios en biomasa de las cohortes.

Si la tasa de mortalidad por pesca es la responsable de las variaciones del excedente de producción, entonces es importante evidenciar si estos cambios provienen de incrementos del esfuerzo pesquero o del coeficiente de capturabilidad.

Aquí se enfatiza el análisis en el coeficiente de capturabilidad. Esto se resuelve según la ecuación clásica.

$$F_t = q_t f_t \quad (23)$$

donde:

q_t = coeficiente de capturabilidad, en el año t

f_t = esfuerzo pesquero, en el año t

Por otra parte, el coeficiente de capturabilidad se puede analizar a edades específicas, según la expresión:

$$q_t = \sum_x q_{x,t} \quad (24)$$

donde:

$q_{x,t}$ = coeficiente de capturabilidad de la cohorte x , en el año t .

2. Area de estudio

Se analizan datos biológico-pesqueros de la pesquería pelágica del Norte de Chile, entre los 18°21'S y los 24°00'S y las 200 millas náuticas (m.n.) de la costa (Figura 5).

Esta área se ha subdividido en las siguientes zonas de pesca: Arica (18°21'-19°30'S), Iquique (19°30'-21°30'S) y Antofagasta (21°30'-24°00'S). Cada zona de pesca está subdividida en unidades básica de muestreo, que corresponden a una extensión de 10 x 10 m.n.

3. Definición del sistema

El sistema en estudio lo constituye la subpoblación de sardina que ha permanecido en esta área geográfica y ha sido explotada, por más de veinte años en el Norte de Chile.

Para una mejor comprensión del sistema en estudio se dan antecedentes del ciclo de vida de Sardinops sagax musica en el Anexo 1.

4. Estimación de parámetros

Los datos que se analizan corresponden a la información biológica pesquera recopilada por el Instituto de Fomento Pesquero (IFOP), entre 1974 y 1987. Esta información comprende antecedentes sobre la flota cerquera industrial y muestreos biológicos diarios de capturas de especies pelágicas desembarcadas en Arica, Iquique y Mejillones (Ver Anexo 2).

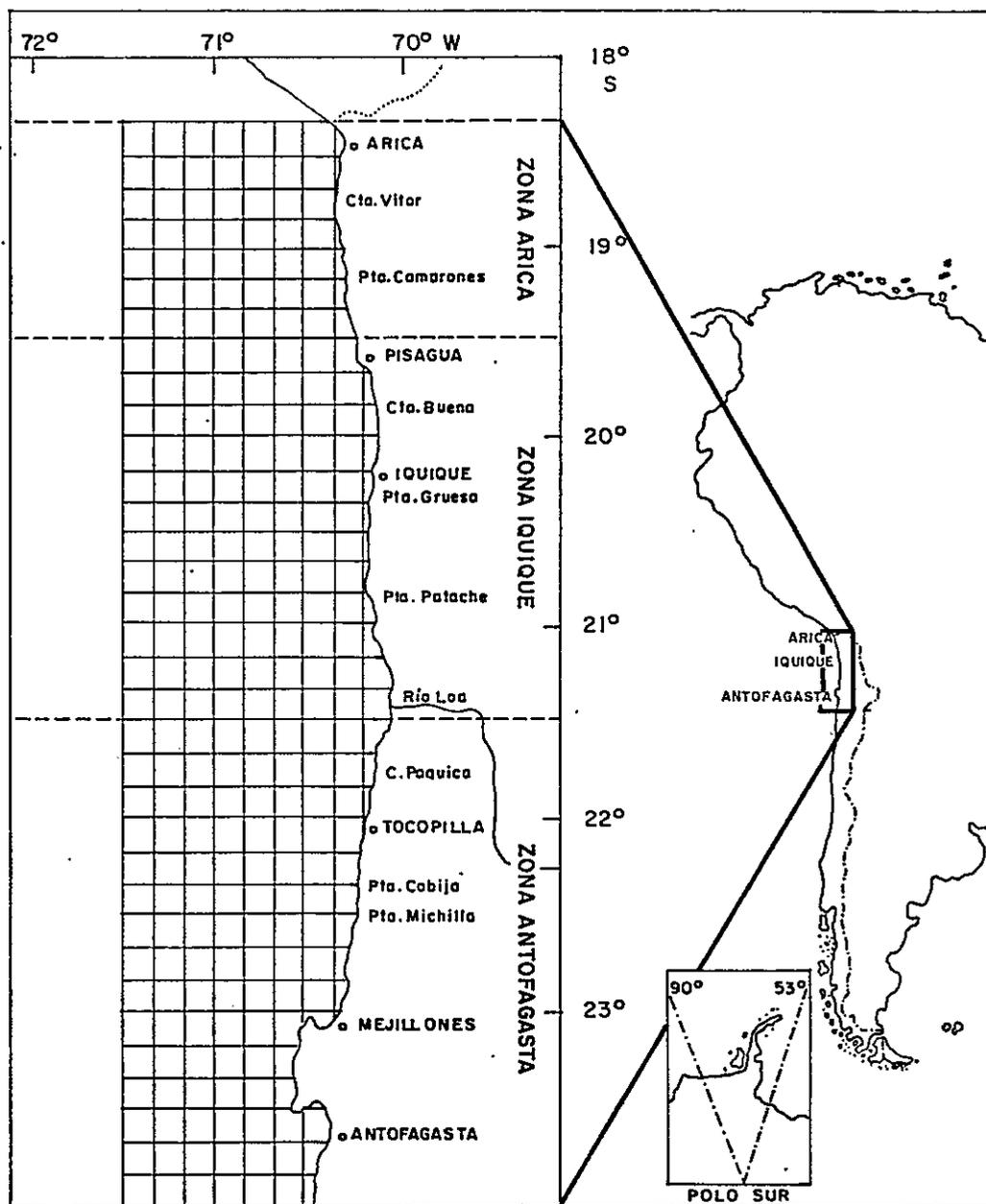


Figura 5 Area de estudio con localización de las diferentes zonas de pesca .

La información de la actividad de la flota está contenida en registros de capturas por especie que incluye el esfuerzo realizado por las unidades de pesca en el área de estudio. En la actualidad hay 187 barcos cerqueros, cuyas capacidades de bodega fluctúan entre los 40 y 730 metros cúbicos.

Antecedentes sobre el sistema de muestreo utilizado en la pesquería pelágica del Norte de Chile se encuentra en el Anexo 2. Esta información es almacenada en archivos computacionales, constituyendo la base de datos biológico-pesqueros del IFOP, que se centraliza en Santiago. En esta central, se efectúan procesos computacionales rutinarios, obteniéndose diversa información del recurso como: índices gonadosomáticos, relaciones predictivas longitud-peso, estructura de longitudes en las capturas, conversiones de peso a número en las capturas y expansiones de claves talla-edad. De la actividad de la flota se obtienen la captura, esfuerzo y rendimiento estandarizado y simple, en diversas escalas de espacio y tiempo.

5. Aplicación del Análisis de Población Virtual (APV)

Se aplicó el APV, desarrollado por Gulland (1965), fide Pope (1972), con el objeto de tener una evaluación del stock, y poder desarrollar dos modelos denominados RECSARD y PRODSARD, necesarios para calcular el excedente de producción por unidad de biomasa. Ambos constituyen por sí mismos un aporte a la dinámica de la población de sardina, ya que son originales.

Antes de aplicar el APV, es necesario estimar parámetros poblacionales y matrices de entrada al programa como son las matrices de capturas $C(x,t)$ y pesos promedios $P(x,t)$, los vectores de mortalidad por pesca del grupo de edad IX , $F(m,t)$ y el patrón de explotación del último año $F(x,tf)$. Donde los subíndices corresponden a: x = grupo de edad, t = año y m = grupo de edad más viejo. Y una estimación de la mortalidad natural M , considerada constante entre años y edades.

La matriz de captura $C(x,t)$ es un estimador anual del número de peces capturados por grupo de edad considerando el período 1974-1987, en la Zona Norte del país. Se calculó con la información anual sobre

la composición en número por grupo de edad en la captura. Esta composición se estimó mediante la conversión de peso a número de las capturas acumuladas durante cada año, por intervalo de clase de tamaños de 0,5 cm y su expansión por medio de claves anuales talla-edad para las zonas de Arica, Iquique y Antofagasta. Las claves talla-edad consisten en distribuciones de probabilidades de edades para cada estrato de longitudes y han sido publicadas por Aguayo (1979); Aguayo y Trautmann (1981) y Aguayo et al. (1983a, b).

La matriz de pesos promedios para las edades específicas $P(x,t)$, fueron calculados de la relación anual longitud-peso en las capturas y sus estimaciones fueron corregidas con el método de Pienaar y Ricker (1968), que incrementa las estimaciones, debido a que la relación potencial predictiva entre la longitud y el peso, tiende a disminuir los pesos medios.

Los vectores de mortalidad por pesca a las edades superiores $F(m,t)$ y el patrón de reclutamiento del último año $R(x,tf)$, se estimaron usando el programa SINAPV5, implementado por Zuleta (1988) que contiene algoritmos de "sintonización" y "calibración" del APV, descritos por Zuleta y Aguayo (1987).

El programa de sintonización requiere como datos de entrada las matrices de captura $C(x,t)$ y pesos promedio $P(x,t)$, además de un patrón de reclutamiento inicial para el último año $R_i(x,tf)$. Este último se estimó considerando un promedio aritmético entre 1974 y 1985. Se eligió el grupo de edad VI, como la mortalidad por pesca de referencia $F(6,t)$ ya que fue el grupo que presentó el menor coeficiente de variación en las capturas.

El resultado de la aplicación de la sintonización, genera los vectores de mortalidad por pesca a edad IX, $F(m,t)$, donde m = grupo de edad IX y el patrón de reclutamiento del último año $R(x,tf)$. El programa de calibración utiliza información adicional de esfuerzo pesquero, esto requiere estandarizar previamente el número total de viajes por estrato de bodega de los barcos cerqueros que constituyen la flota pesquera pelágica de la Zona Norte.

La mortalidad por pesca a la edad de referencia para el último año, se estimó con una relación potencial entre la mortalidad por pesca y el esfuerzo total estandarizado.

Una vez estimado $F(6,tf)$ se reconstruyó el patrón de reclutamiento del último año, considerando el año 1985 como más apropiado, ya que hay evidencias de un incremento de los $R(x,tf)$, en los últimos años para los grupos de edad menores a V.

La mortalidad natural M, se estimó por varios métodos bioanalógicos, entre los que destacan Taylor (1959), Alverson y Carney (1975), Rickter y Efanov (1976), Pauly (1980), Roff (1984) y Hoening (1985). Los resultados de M, fueron contrastados con los obtenidos para otras especies de Sardinops, considerándose apropiada la estimación del método de Pauly (1980), que consiste en una regresión lineal múltiple (25), que considera parámetros biológicos y ambientales.

$$\text{Log (M)} = 0,654 \text{ Log (K)} - 0,280 \text{ Log (Loo)} + 0,463 \text{ Log (T)} \quad (25)$$

donde:

K = constante de crecimiento

Loo = longitud asintótica (cm)

T = temperatura superficial del mar, promedio anual (°C)

En este estudio se aplicaron las estimaciones del crecimiento en sardina obtenidas por Aguayo et al. (1987), estos autores entregan los siguientes parámetros: Loo = 40,26; K = 0,20187 y $t_0 = -0,93399$ ajustados por el método de Allen (1966).

La temperatura superficial del mar, que se consideró fue de 18,0°C, valor que está en el rango de variación (Kelly et al., 1983), y se aplicó el factor de corrección para Clupeoídeos de 0,6. Siendo éste el procedimiento aplicado por Serra et al. (1988).

El APV, es un método analítico y estructural que analiza la contribución de las distintas clases de edad a la biomasa y la abundancia en número de la población. Además genera información sobre: la abundancia media en número, peso, tasas instantáneas de mortalidad y de explotación del stock a las edades específicas.

Fue desarrollado por Gulland (1965) fide Jones (1981). La mortalidad a las edades específicas se estiman según la expresión:

$$Z_{x,t} = -\ln (S_{x,t}) \quad (26)$$

donde:

$S_{x,t}$ = sobrevivencia del grupos de edad x , en el año t

$Z_{x,t}$ = tasa instantánea de mortalidad total del grupo de edad x , en el año t

Por otra parte, $Z_{x,t} = F_{x,t} + M$

donde:

$F_{x,t}$ = mortalidad por pesca del grupo de edad x , en el año t

La fórmula general para reconstruir la abundancia de la cohorte mediante el APV, es la siguiente:

$$\frac{N_{x+1,t+1}}{C_{x,t}} = \frac{(F_{x,t} + M) e^{-(F_{x,t} + M)}}{F_{x,t} (1 - e^{-(F_{x,t} + M)})} \quad (27)$$

donde:

- $N_{x+1,t+1}$ = abundancia de peces presentes en el mar, pertenecientes a la clase de edad $x+1$, en el año $t+1$
- $C_{x,t}$ = número de peces capturados de la clase de edad x , en el año t
- $F_{x,t}$ = tasa instantánea de mortalidad por pesca de la clase de edad x , en el año t
- M = tasa instantánea de mortalidad natural

El procedimiento consiste en estimar $F_{x,t}$ mediante un proceso iterativo de la ecuación (27), a partir de valores conocidos de $N_{x+1,t+1}$, $C_{x,t}$ y M . Una vez calculado $F_{x,t}$ se procede a estimar $N_{x,t}$ de la expresión:

$$N_{x+1,t+1} = N_{x,t} e^{-(F_{x,t}+M)} \quad (28)$$

Estos cálculos se realizaron con un programa en Basic, utilizando un computador personal Olivetti 3M de 640 KB de capacidad de memoria. Se obtuvieron las siguientes matrices de salida: Abundancia y biomasa al 1° de enero de cada año, número y abundancia media, tasas instantáneas de mortalidad total, por pesca, de explotación y pesos a inicio de año a las edades específicas.

Las matrices resultantes del APV se utilizaron para estimar las fluctuaciones del tamaño poblacional de la sardina, para tal efecto se desarrolló un modelo (RECSARD) que permite cuantificar el reclutamiento. Por otra parte se generó otro modelo (PRODSARD), que permite analizar la producción del stock de sardina.

El modelo RECSARD, utiliza los parámetros biológicos más importantes en la producción anual de huevos del stock desovante y factores de mortalidad densodependiente e densoindependiente.

RECSARD entrega una visión integrada de los procesos demográficos básicos de mortalidad y reproducción que determinan cambios en la abundancia de la población de sardina.

6. Modelo de reclutamiento de sardina (RECSARD)

Para determinar las causas intrínsecas que determinan las variaciones del reclutamiento en sardina, se formuló el modelo RECSARD.

El modelo permite estimar matrices de: fecundidad potencial a edades específicas, tamaño del stock desovante y producción anual de huevos. Además, utilizando información del APV, sobre la abundancia en número a edades específicas, hace posible cuantificar las tasas de mortalidad total de los prerreclutas y por ende facilita el análisis del componente clave del reclutamiento en sardina.

Se desarrolló, siguiendo el enfoque de Mott (1967) fide Pielou (1974), para analizar tablas de vida en insectos, que poseen generaciones discretas y para descubrir las causas de mortalidad de las cohortes que determinan variaciones en la abundancia de estas poblaciones. Los peces pelágicos, igual que los insectos muestran grandes variaciones en sus tamaños poblacionales, que han sido atribuidas principalmente a cambios en su reclutamiento (Mac Call, 1980 a; Blaxter & Hunter, 1982). Este enfoque se modificó aquí para ser aplicado en biología pesquera, particularmente a poblaciones de peces pelágicos, que son organismos iteróparos, cuyas poblaciones poseen generaciones continuas. En particular los peces Clupeoideos (Blaxter & Hunter, 1982), tienen más de una época de desove al año y algunas especies como sardina tienen desoves fraccionados durante su época reproductiva (Hunter y Goldberg, 1980, Hunter y Macewicz, 1980).

Denominaremos $R_{x,t+tr}$, al número de peces en edad de reclutamiento, estos individuos son sobrevivientes de la producción anual de huevos del año t , PAH_t . El stock desovante está constituido por hembras maduras que han superado la longitud de inicio de primera madurez sexual, en forma explícita:

$$St = \sum_x Nx,t Psex,t Pmx,t \quad (29)$$

donde:

- St = abundancia en número del stock desovante, en el año t
 Nx,t = número medio de ejemplares de edad x, en el año t
 Psex,t = proporción sexual del stock, en el año t
 Pmx,t = porcentajes de hembras maduras por grupo de edad x, en el año t

De acuerdo con las expresiones anteriores, el número de huevos generados en el año t, proviene del aporte de las hembras grávidas pertenecientes a los distintos grupos de edad que conforman el stock desovante, ponderados por su respectiva fecundidad potencial anual a las edades específicas.

La fecundidad potencial anual de los diferentes grupos de edad se calculó multiplicando el tamaño de la puesta $F_{px,t}$, por el número de desoves parciales $D_{x,t}$. Considerando esta información se estimó la producción anual de huevos, en el año t, usando la siguiente fórmula:

$$PAHt = D_{x,t} Psex,t (N_{3,t} Pm_{3,t} Fp_{3,t} + N_{4,t} Pm_{4,t} Fp_{4,t} + \dots + N_{9,t} Pm_{9,t} Fp_{9,t})$$

Esto es equivalente a:

$$PAHt = D_{x,t} Psex,t \left\{ \sum_x Nx,t Pmx,t Fpx,t \right\} \quad (30)$$

La producción anual de huevos disminuye en abundancia a través del tiempo debido a la mortalidad, por lo que el reclutamiento puede expresarse como un producto de la producción anual de huevos por las sobrevivencias correspondientes a cada estadio del ciclo vital, ésto se expresa:

$$R_{x,t+tr} = PAHt \cdot Sh \cdot Sl \cdot Sj \quad (31)$$

donde:

tr = edad de reclutamiento

De esta manera, la tasa de mortalidad natural se considera separadamente en cada fase del ciclo de vida. Las causas de mortalidad pueden ser a su vez densodependientes o densodependientes (Jones, 1985; Mac Call, 1980 a; Sharp, 1980), entre estas últimas se incluyen los factores abióticos como son la temperatura del mar, transporte Eckman, turbulencias, etc.). Si se incorporan estos parámetros en la ecuación se obtiene la expresión (32):

$$R_{x,t+tr} = PAHt e^{-(ah_{th}+al_{tl}+aj_{tj})} e^{-(bh_{nh}+bl_{nl}+bj_{nj})} \quad (32)$$

donde:

th = tiempo de desarrollo de los huevos

tl = tiempo de desarrollo de crías, prelarvas, larvas y postlarvas

tj = tiempo de desarrollo de juveniles

nh = abundancia de huevos

nl = abundancias de larvas

nj = abundancia de juveniles

ai = tasa de mortalidad densodependientes, $\forall i = h, l, j$

bj = tasas de mortalidad densoindependientes, $\forall j = h, l, j$

Esta expresión es una de las más apropiadas para el estudio del reclutamiento, debido a que considera las densidades de huevos, larvas y juveniles por cada cohorte. Tiene la ventaja que permite evaluar a partir de este modelo procesos densodependientes como competencia, depredación, parasitismo y otras interacciones, como causa de mortalidad en cada fase de desarrollo de la sardina.

Además es factible de incorporar distribuciones espaciales donde sean más importantes ciertas causas que otras. Sin embargo, es necesario restringir este análisis en este caso por falta de datos y el precario desarrollo que aún tiene la oceanografía biológica en el país, lo cual impide por el momento el seguimiento de cohortes de sardinas in situ.

Se realizó la siguiente simplificación, se asignó una mortalidad total $M_t = a + bN$, se obtuvo lo siguiente:

$$R_{x,t+tr} = D_{x,t} P_{sex,t} \left\{ \sum_X \frac{N_{x,t}}{N_t} P_{mx,t} F_{px,t} \right\} e^{-a N_t} e^{-bN} \quad (33)$$

Esta expresión es similar a la ecuación desarrollada por Ricker (1954), donde:

$$R_{x,t+tr} = a N_t e^{-bNt}$$

Nuestro modelo general (33), debe ser simplificado para aplicarlo a sardina. Como hay un vacío de información y desconocimiento de los procesos en esas fases de desarrollo de esta especie, ha sido necesario considerar, una tasa instantánea de mortalidad total.

Así obtenemos:

$$R_{x,t+tr} = D_{x,t} P_{sex,t} \left\{ \sum_X N_{x,t} P_{mx,t} F_{px,t} \right\} e^{-M_t t} \quad (35)$$

Como el RECSARD Y APV generan estimaciones de estos parámetros es posible estimar la tasa instantánea de mortalidad natural de prerreclutas.

$$M = \left(\frac{-1}{tr} \right) \text{Ln} \left\{ \frac{Rx, tr}{Dx, t Psex, t \left\{ \sum_x Nx, t Pmx, t Fpx, t \right\}} \right\} \quad (36)$$

La estimación de los parámetros del modelo, se consideró $Dx, t = 2,5$, constante entre años y edades, este valor se calculó por análisis de sensibilidad, una expresión de la tasa neta de reemplazo de la población ($R=1$), es decir la tasa intrínseca de crecimiento de sardina ($r=0$), y un patrón de sobrevivencias obtenidos del APV, para la cohorte 1976 y las fecundidades potenciales generadas de la ecuación de Retamales y González (1983). La proporción sexual $Psex, t$ mantiene un patrón anual característico en las capturas, especialmente en los meses de desove, detectándose en el área un incremento en el número de machos durante esos meses, lo cual sugiere cambios estacionales de comportamiento reproductivo, se consideró $Psex, t = 0,5$. Por desconocimiento de la conducta reproductiva entre edades de los cardúmenes, se utilizó la proporción sexual de las capturas acumuladas en ese año.

El número medio Nx, t , por grupo de edad se obtuvo de la aplicación del APV. Para conocer los porcentajes de hembras maduras Pmx, t , se utilizó la información biológica anual generada en los meses del desove principal de la sardina y la metodología utilizada por Coello y Arriaga (1984), quienes definen el porcentaje de madurez, como el número de sardinas que presentan los estadios de: maduro, en desove y envacuados, sobre el total de sardinas presentes en cada estrato de longitud.

La fecundidad potencial Fpx, t se calculó según Retamales y González (1983), quienes estimaron el tamaño de la puesta en sardina, utilizando la técnica de Hunter y Goldberg (1980). Estos autores determinaron ecuaciones predictivas que relacionan la fecundidad potencial con la longitud y peso eviscerado de la sardina, información que se utilizó en el modelo RECSARD.

Estas relaciones se utilizaron para calcular la matriz de fecundidades potenciales anuales a las edades específicas, a través de longitudes promedio por grupo de edad entre los años 1974-1987.

A partir de la matriz de producción anual de huevos PAH(x,t) a edades específicas, es posible estimar la producción anual de huevos generados por cada clase anual durante su paso por la pesquería y normalizar su producción respecto a la fortaleza de su respectivo reclutamiento. De esta manera surge el concepto de "huevos por recluta", que denotamos como HPRT, donde t indica el año de reclutamiento, y es una estimación de la fecundidad media de una cohorte.

$$\text{HPRT} = (N_{3,t} P_{\text{sex}3,t} P_{m3,t} F_{p3,t} D_{3,t} + N_{4,t} P_{\text{sex}4,t} P_{m4,t} F_{p4,t} D_{4,t} + \dots + N_{9,t} P_{\text{sex}9,t} P_{m9,t} F_{p9,t} D_{9,t}) / N_{3,t}$$

$$\text{HPRT} = \sum_{x=3}^9 (N_{x,t-x-3} P_{\text{sex}x,t-x-3} P_{mx,t-x-3} F_{px,t-x-3}) / N_{3,t} \quad (37)$$

7. Modelo de producción de sardina (PRODSARD)

Por la necesidad de conocer los componentes de la producción del stock de sardina, se formuló e implementó el modelo PRODSARD que permite estimar las tasas de crecimiento en biomasa (G), la producción (P), la tasa de renovación (P/B), tiempo de reemplazo (Tr), y el excedente de producción (EP). Además de las capturas en peso, diferencias de las biomásas iniciales a edades específicas y del stock. Este modelo se implementó en una planilla electrónica LOTUS. Este programa utiliza matrices de información generadas por el APV, como son: la abundancia a inicio de año $N_{x,t}$, el número medio $N_{x,t}$, las biomásas a inicio de año $B_{x,t}$, las biomásas medias $\bar{B}_{x,t}$; los pesos iniciales $P_{ix,t}$, los pesos promedios $P'_{ix,t}$ y la matriz de captura en número $C_{x,t}$.

Este programa genera de su proceso, las siguientes salidas:

$G_{x,t}$	=	tasas de crecimiento en peso a edades específicas, en el año t
$Z_{x,t}$	=	tasas de mortalidad total a edades específicas, en el año t
$F_{x,t}$	=	tasas de mortalidad por pesca a edades específicas, en el año t
$P_{x,t}$	=	producción a edades específicas, en el año t
$P_{x,t} / B_{x,t}$	=	tasas de reemplazo a edades específicas, en el año t
$B_{x,t} / P_{x,t}$	=	tiempo de reemplazo a edades específicas, en el año t
$CP'_{x,t}$	=	capturas en peso a edades específicas, en el año t
$DB_{x,t}$	=	diferencias de biomazas iniciales de la cohorte a edades específicas, en el año t
$PS_{x,t}$	=	producción somática a edades específicas, en el año t
E_{Pt}	=	excedente de producción del stock, en el año t

Finalmente sintetiza en una matriz los componentes que integran la producción del stock de sardina.

Las tasas instantáneas de crecimiento en peso, $G_{x,t}$, se obtuvieron de la siguiente expresión:

$$G_{x,t} = \text{Ln} (P'_{x+1,t+1} / P'_{x,t}) \quad (38)$$

donde:

$P'_{x+1,t+1}$ y $P'_{x,t}$ = son los pesos promedio a las edades específicas x y $x+1$, al 1° de enero de los años t y $t+1$, respectivamente (Ricker, 1975).

Por su parte las tasas instantáneas de mortalidad total (Z), se calcularon con la expresión:

$$Z_{x,t} = -\text{Ln} (N_{x+1,t+1} / N_{x,t}) \quad (39)$$

donde:

$N_{x+1,t+1}$ y $N_{x,t}$ = son las abundancias de las clases anuales a las edades específicas en los años t y $t+1$.

Consecuentemente, las tasas de mortalidad por pesca se obtuvieron de la ecuación:

$$F_{x,t} = Z_{x,t} - M \quad (40)$$

La mortalidad natural utilizada en este procedimiento es considerada constante entre edades y años ($M = 0,3$).

La producción de las cohortes de sardina, se obtienen mediante la fórmula:

$$P_{x,t} = G_{x,t} \bar{B}_{x,t} \quad (41)$$

La tasa de renovación del stock (P/B), se obtiene de la razón entre la producción a las edades específicas y su biomasa inicial (Allen, 1971).

El tiempo de reemplazo es una estimación del lapso que se requiere para que cada clase anual o el stock, renueve su nivel actual de biomasa y es inverso a la tasa de renovación.

Por su parte la captura expresada en peso se obtiene al multiplicar, la captura en número por los pesos promedios a las edades específicas.

$$CP_{x,t} = C_{x,t} P'_{x,t} \quad (42)$$

La producción neta (PN), se estimó como diferencias de las tasas instantáneas de crecimiento en peso y mortalidad natural, ponderados por la biomasa media de la clase anual correspondiente.

$$PN_{x,t} = (G_{x,t} - M_{x,t}) \bar{B}_{x,t} \quad (43)$$

Finalmente el excedente de producción se calculó mediante la siguiente igualdad:

$$E_{Pt} = R_t + PN_{x,t} \quad (44)$$

8. Pruebas de densodependencia

El problema de la regulación de las poblaciones ha sido abordada en forma analítica, considerando para ello su repercusión entre generaciones (Roughgarden, 1971; Stearn, 1977; Stubbs, 1977), y se han determinado dificultades prácticas en su cuantificación, lo cual varía dependiendo del sistema en estudio (Peterman, 1978; Peterman & Bradford, 1987). Además de lo anterior, se han descrito algunas limitaciones metodológicas que dificultan su establecimiento (Maelzer, 1970; St. Amant, 1970; Eberhartt, 1984).

Los métodos que se han desarrollado para probar densodependencia, tratan de medir si la tasa neta de cambio de una población es modificada por la densidad.

Analizaremos la densodependencia en función de la abundancia de la población expresada en peso, debido a que su expresión en número es un caso particular. Se aplicó el método de Varley y Gradwell (1970), para probar las hipótesis a nivel poblacional.

En la literatura no se señalan métodos para probar la densodependencia expresada en biomasa, ésto significó plantear y utilizar el siguiente criterio:

Se expresan en lo posible los componentes del excedente de producción en tasas, tratando que sean adimensionales. Se calculó una regresión lineal simple entre el respectivo componente y la biomasa a inicio de año. Se analizó estadísticamente el coeficiente de regresión lineal para aceptar o rechazar la hipótesis alternativas complementarias.

$H1-i = b \neq 0$ (indica densodependencia)

$i = 1, 2, \dots, 13$

En general cuando se analizan tasas, la densodependencia se prueba al constatar, si la pendiente de regresión es significativamente distinta de 0. En cambio si se analizan las magnitudes de cualquiera variable poblacional, la densodependencia se evidencia cuando los valores del coeficiente de regresión es estadísticamente distintos de un valor z . Este valor z , frecuentemente se desconoce para las poblaciones, por lo cual es engorroso probar de esta manera la densodependencia. Sólo en el caso particular que las variables de la regresión son la abundancia de la población en tiempos sucesivos, $z = 1$.

El nivel de significancia para aceptar o rechazar las 13 hipótesis alternativas es $\alpha = 0,10$.

RESULTADOS

1. Pruebas de presencia de densodependencia

Los datos utilizados para efectuar las pruebas de las hipótesis se encuentran resumidas cronológicamente en la Tabla XVIII, y el análisis de los resultados obtenidos de los modelos RECSARD y PRODSARD, se encuentran en el Anexo 3.

1.1 En el excedente de producción por unidad de biomasa (EP/\bar{B}), hipótesis H1 - 1.

Para probar la hipótesis alternativa complementaria H1 - 1, se consideraron las diversas fases de desarrollo de la pesquería (Figura 32 y Tabla XIX).

Para el período 1974-1978, el excedente de producción por unidad de biomasa fue densoindependiente. Se estimó un modelo de regresión lineal $EP/\bar{B} = 0,7113 - 0,0618 \text{ Log}(Bt)$, cuyo coeficiente de determinación explicó el 7,9% de la varianza total.

El coeficiente de regresión lineal $b = -0,0618$, señaló una tendencia negativa con el incremento de la abundancia del stock. El coeficiente de regresión lineal no fue significativamente distinto de 0, de manera que se aceptó la hipótesis nula.

En el lapso 1979-1982, para los valores más altos de densidad del stock de sardina, se obtuvo el siguiente modelo de regresión lineal $EP/\bar{B} = 23,3445 - 3,3348 \text{ Log}(Bt)$. Se constató que el excedente de producción por unidad de biomasa fue densoindependiente, no obstante, a medida que se incrementó la abundancia del stock, declinó el excedente de producción por unidad de biomasa.

Tabla XVIII

Matriz resumen de datos para el análisis de pruebas de densodependencia, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

VAR	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987
NI(II+)	2073492	24471948	31876714	49350982	62795982	70565198	72448447	70424870	62718111	59103411	68654495	74964153	47110774	23500447
Ma(III+)	17576684	20913511	27075608	41733120	53004862	57676326	59018308	57600823	50378184	43252673	53183210	56468367	33295366	14852631
F0I(II+)	112694	373414	479832	657878	101692	451916	522023	559143	265148	56076	170898	487493	259235	25322
B1(II+)	2449378	3173684	4013573	6141989	7081244	8265574	9308381	9360644	9207357	7292114	7051581	7388739	5843512	3626123
E0(III+)	2498448	3330567	4141530	6324060	7013404	8637795	9318386	9075116	8105397	5346231	6510717	6393141	4798371	2554396
G(III+)	0,4104	0,3747	0,4085	0,3326	0,3805	0,4437	0,3492	0,2949	0,1285	0,3201	0,3950	0,3647	0,3079	
Z(III+)	0,3371	0,3220	0,3339	0,3410	0,3639	0,3957	0,4140	0,4082	0,4358	0,4084	0,4922	0,3758	0,7007	0,8641
F(III+)	0,0371	0,0320	0,0339	0,0410	0,0439	0,0957	0,1160	0,1082	0,1358	0,1358	0,1922	0,2758	0,4087	0,6641
F(III+)	1025473	1255526	1691740	2102657	2668413	4005022	3440054	2676303	1041793	1711278	2566594	2345382	1477604	
P/B(III+)	0,419	0,396	0,422	0,343	0,377	0,485	0,370	0,285	0,113	0,235	0,355	0,317	0,253	
C(III+)	672441	467914	941236	1783325	2473332	5079357	6895881	6388457	7149462	14042886	10746896	15880629	13744957	10083784
C	169459	133967	280283	557662	623308	1420087	1606050	1425499	1663254	2420732	2289105	2407114	2223921	1782418
f	13904	11933	17283	25840	21060	26655	32140	27728	25943	44079	46659	47415	45262	49286
q	0,0000267	0,0000184	0,0000196	0,0000159	0,0000208	0,0000359	0,0000355	0,0000350	0,0000323	0,0000709	0,0000412	0,0000582	0,0000583	0,00001347
CB	15000	16250	18100	17700	19704	21054	23779	31664	31729	35344	39395	43900	45877	48515
EP(III+)	899563	897988	1196113	2094710	1923964	2490896	1848263	949921	37284	844245	3040446	233179	555555	
D P10	113288	117460	200692	-391148	-60852	-185180	-906156	-1534084	-291623	-2535292	-1515251	-194232	-2216321	
F SCRA	281293	248788	473686	167086	593541	1245814	619276	-107318	1324673	-154835	745087	472770	147550	
KECUTRAS	617270	611020	725427	1927704	1330423	1245182	1228987	1097239	1361957	1001180	2294759	1855407	400005	10132
Pa(IV+)	3659626	6454467	8658199	9742852	12218712	17793466	20610398	22096483	22148184	17415107	10019940	8731007	11220590	12013996
Pa(IV+)	80949	1702998	245444	286270	3108572	3730955	4547316	4766630	4488492	2823243	2035173	1583641	1971724	2088374
DEPa(III)	0,0471	0,0370	0,0500	-0,0437	-0,0086	-0,0224	-0,1059	-0,1636	-0,3168	-0,3477	-0,2149	-0,2645	-0,3794	
E1/Pa(III)	0,3596	0,2566	0,2688	0,3312	0,2743	0,2984	0,1983	0,1047	0,0046	0,1579	0,4670	0,3636	0,1158	
F 5/Ea(II)	0,1226	0,0742	0,1144	0,0264	0,0846	0,1442	0,0645	-0,0118	-0,1634	-0,0293	0,1146	0,0739	0,1089	
F:Pa(III+)	0,1471	0,1824	0,1744	0,3048	0,1897	0,1442	0,1319	0,1165	0,1680	0,1873	0,3525	0,2897	0,0850	0,0040
R1/3/Pa(IV)	2,4058	0,7212	0,5059	0,4293	0,3401	0,3650	0,2202	0,4814	0,4127	0,1445	0,0050			
R1(III)	951794	9686033	34156620	26559290	27784740	26215720	25161460	22419150	16006480	18667120	34574340	33013940	4987835	123369
R1/3/Ra(IV)	7,2374	4,3047	3,0285	2,5826	1,8512	0,8996	0,9057	1,4551	1,4906	0,2853	0,0123			

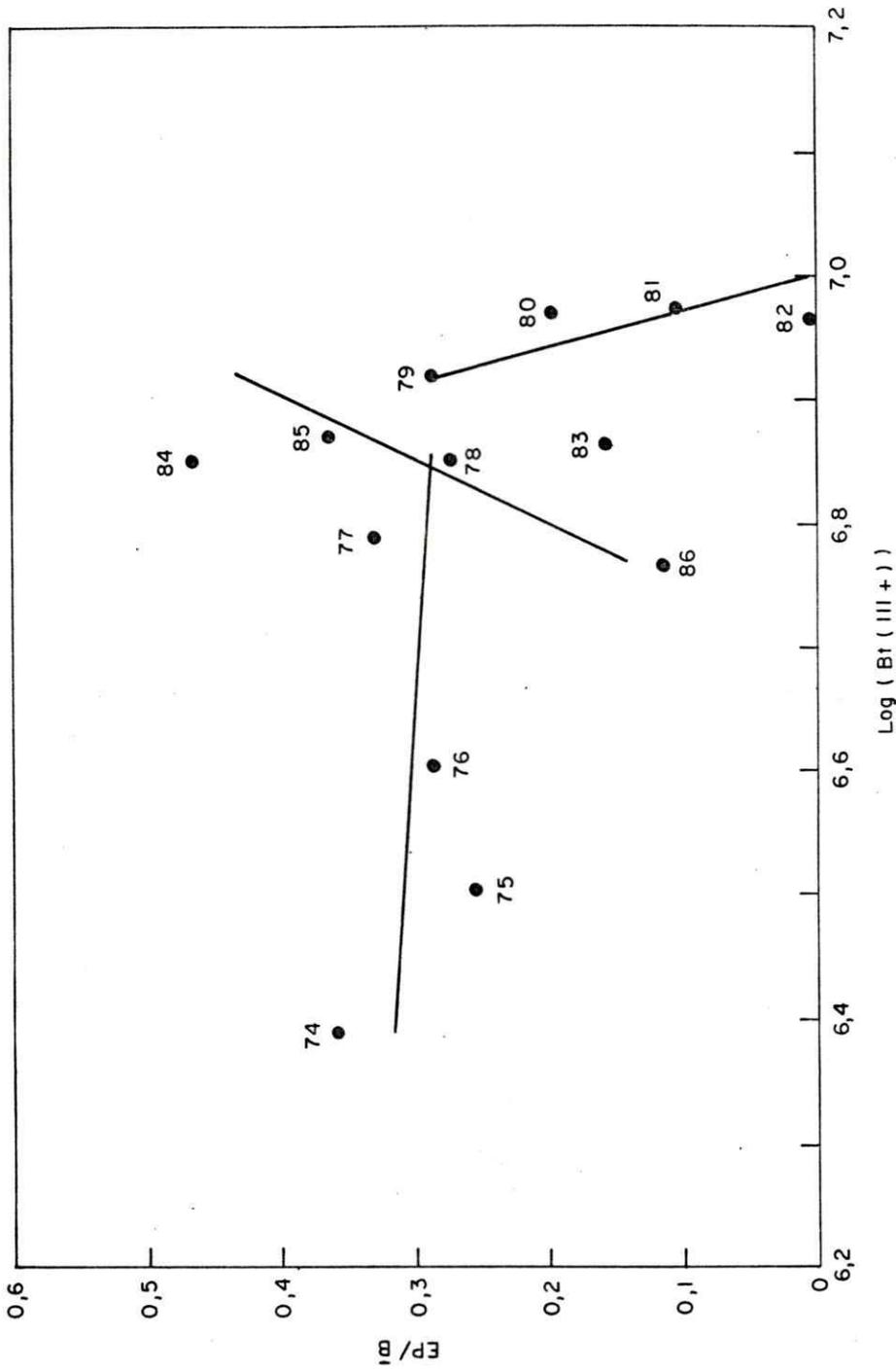


Figura 32 Relación entre el excedente de producción por unidad de biomasa (EP/\bar{B}) y la abundancia de la población de sardina ($\text{Log} (Bt)$) en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

Tabla XIX

Resumen de las pruebas de las hipótesis H1 - 1, H1 - 4, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

HIPÓTESIS ALTERNATIVA COMPLEMENTARIA	PERIODO	MODELO	N	COEF DE DETERMINACION	COEF DE REGRESION	COEF DE CORRELACION	GRADOS DE LIBERTAD	t _c	SIGNIFICACION DEL COEF DE REGRESION	PRUEBA DE LA HIPÓTESIS
H1 - 1	1974 - 1978	$EP/\bar{E} = 0,7113 - 0,0618 \text{ Log}(Et)$	5	0,0790	-0,0618	-0,28	3	-0,50	F(0,50) N.S.	DENSOINDEFINIENTE
	1979 - 1982	$EP/\bar{E} = 23,3445 - 3,3348 \text{ Log}(Et)$	4	0,4968	-3,3348	-0,70	2	-1,40	P(0,30) N.S.	DENSOINDEFINIENTE
	1983 - 1986	$EP/\bar{E} = -13,0444 + 1,9484 \text{ Log}(Et)$	4	0,3058	1,9484	0,55	2	0,93	P(0,50) N.S.	DENSOINDEFINIENTE
H1 - 2	1974 - 1982	$R/\bar{E} = 1,0893 - 0,1336 \text{ Log}(Et)$	9	0,2514	-0,1336	-0,50	7	-1,53	F(0,20) N.S.	DENSOINDEFINIENTE
	1983 - 1986	$R/\bar{E} = -12,2978 + 1,8323 \text{ Log}(Et)$	4	0,5473	1,8323	0,74	2	1,55	F(0,30) N.S.	DENSOINDEFINIENTE
H1 - 3	1974 - 1976	$P/\bar{E} = 0,0865 + 0,0021 \text{ Log}(Et)$	3	0,0001	0,0021	0,01	1	0,01	P(0,50) N.S.	DENSOINDEFINIENTE
	1977 - 1979	$P/\bar{E} = -6,1721 + 0,9132 \text{ Log}(Et)$	3	0,0014	0,9132	0,04	1	57,10	P(0,02) **	DENSOINDEFINIENTE
	1979 - 1982	$P/\bar{E} = 21,7457 - 3,1251 \text{ Log}(Et)$	4	0,3766	-3,1251	-0,61	2	-1,09	P(0,30) N.S.	DENSOINDEFINIENTE
1983 - 1986	$P/\bar{E} = -0,7467 + 0,1162 \text{ Log}(Et)$	4	0,0080	0,1162	0,09	2	0,13	P(0,50) N.S.	DENSOINDEFINIENTE	
H1 - 4	1974 - 1976	$G = 0,4925 - 0,0146 \text{ Log}(Et)$	3	0,0061	-0,0146	-0,08	1	-0,08	P(0,50) N.S.	DENSOINDEFINIENTE
	1977 - 1979	$G = -6,5908 + 1,0191 \text{ Log}(Et)$	3	0,9830	1,0191	0,99	1	7,61	F(0,10) *	DENSOINDEFINIENTE
	1979 - 1982	$G = 24,3733 - 3,4590 \text{ Log}(Et)$	4	0,3966	-3,4590	-0,63	2	-1,14	F(0,40) N.S.	DENSOINDEFINIENTE
	1983 - 1986	$G = -2,7987 + 0,4558 \text{ Log}(Et)$	4	0,3509	0,4558	0,59	2	1,04	P(0,50) N.S.	DENSOINDEFINIENTE

N.S. = No significativo, * = Significativo, ** = Muy significativo, *** = Altamente significativo

El coeficiente de regresión estimado no fue significativo para el nivel de probabilidad $P (<0,10)$, previamente definido para la aceptación de la hipótesis.

Durante el período de declinación de la población de sardina, 1983-1986, el excedente de producción por unidad de biomasa fue densoindependiente.

El modelo de regresión estimado $EP/\bar{B} = -13,0444 + 1,9484 \text{ Log}(Bt)$. El coeficiente de regresión lineal $b = 1,9484$ fue positivo debido a la declinación de la abundancia, de manera que las trayectorias deben considerarse en la interpretación de los niveles de abundancia de la población.

El coeficiente de regresión no fue estadísticamente significativo, lo que implicó la aceptación de la hipótesis nula.

El rango de valores del EP/\bar{B} , fluctuó entre 0,0046 y 0,4670 en 1982 y 1984, respectivamente, y los valores de abundancia entre 6,96 y 6,84 unidades logarítmicas de biomasa. En estos años existieron cambios considerables en las magnitudes de la biomasa.

Durante el ENOS 1982-83, la población de sardina no tuvo excedente de producción para ser sometida a explotación, precisamente en ese año se capturaron 2,4 millones de toneladas.

La dispersión de los valores en el gráfico, señala que la población de sardina a bajas densidades tuvo poca variabilidad. Sin embargo, a niveles mayores de abundancia poblacional se incrementó notablemente la variabilidad de los datos observados. Este hecho coincide con la disminución del crecimiento poblacional de sardina, que limitó su crecimiento por decremento de ciertos parámetros poblacionales que se analizan en esta tesis.

1.2 En el reclutamiento por unidad de biomasa (R/\bar{B}), hipótesis H1-2.

La prueba de la hipótesis H1-2, consiste en verificar si los cambios de la variación de la abundancia influyen en el reclutamiento por unidad de biomasa (R/\bar{B}), se efectuó para los períodos de crecimiento, máxima abundancia y declinación de la población de sardina (Figura 33 y Tabla XIX).

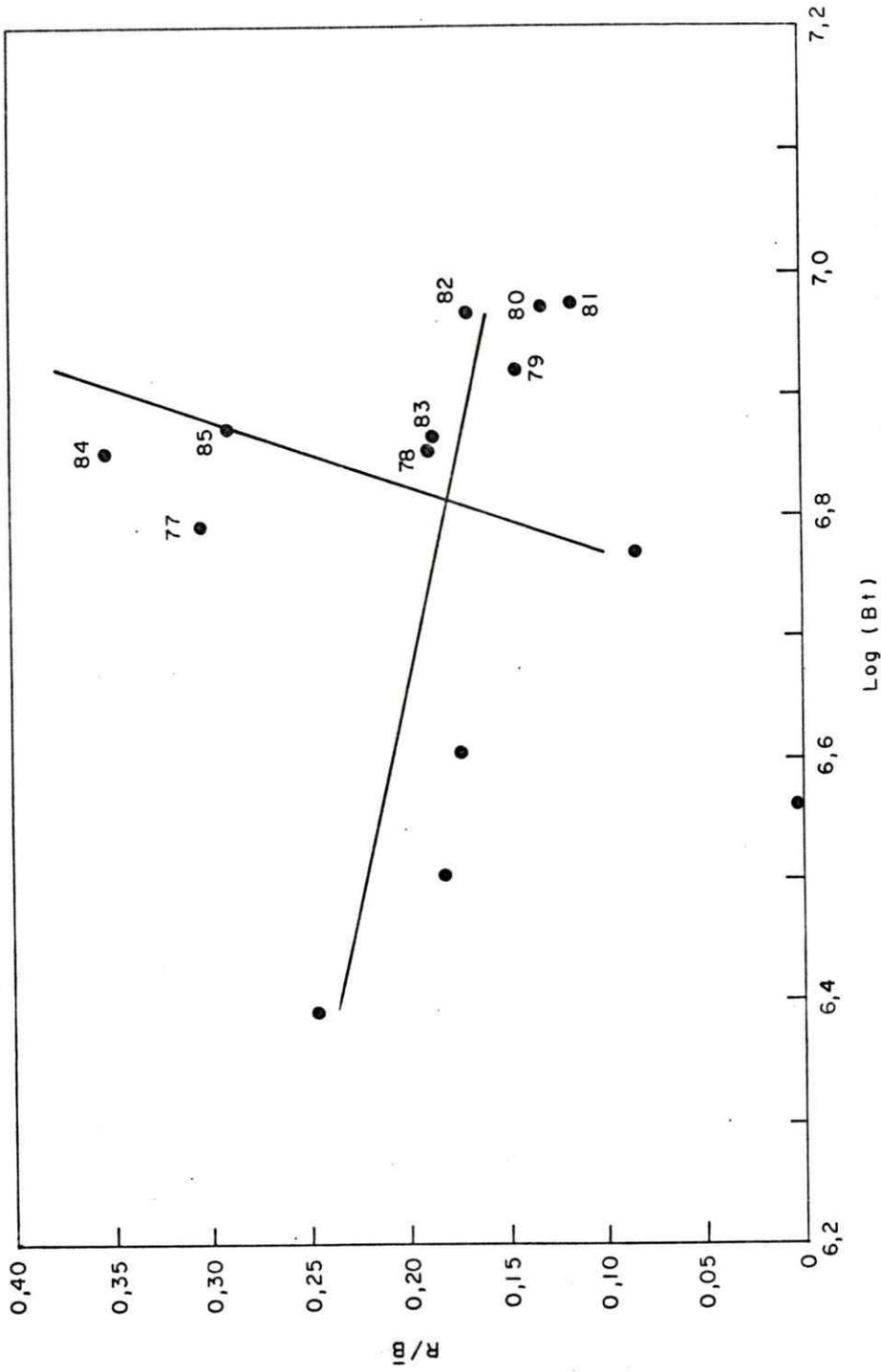


Figura 33 Relación entre el reclutamiento por unidad de biomasa (R/B) y la abundancia de la población de sardina ($\text{Log}(Bt)$), en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

Para el primer período (1974-1982), el reclutamiento por unidad de biomasa fue densoindependiente. El modelo de regresión lineal $R/\bar{B} = 1,0893 - 0,1336 \text{ Log}(Bt)$, presentó un coeficiente de regresión negativo $b = -0,1336$, que expresa la declinación del reclutamiento por unidad de biomasa en dicho período.

Otra forma de analizar este resultado fue el siguiente: la razón entre el reclutamiento y la biomasa del stock, en un índice de los cambios en la estructura de edades de la población de sardina.

Puesto que no se esperan respuestas instantáneas en la estructura del stock, si se establecen se deben al crecimiento inicial y su disminución sostenida en la fase siguiente. En este caso particular se constató una declinación del reclutamiento en dicho período. El coeficiente de determinación $R^2 = 0,2514$ señaló un amplia dispersión de los valores observados de la regresión.

El coeficiente de regresión no fue significativamente distinto de 0, por lo tanto se aceptó la hipótesis nula.

Para el período de declinación de la población de sardina (1983-1986), el reclutamiento por unidad de biomasa fue densoindependiente. El modelo de regresión lineal $R/\bar{B} = -12,2978 + 1,8323 \text{ Log}(Bt)$, explicó el 54,7% de la varianza total. Nuevamente se estableció un valor positivo del coeficiente de regresión $b = 1,8323$, el cual no fue significativamente distinto de 0, es decir fue densoindependiente (Figura 33).

Los reclutamientos exitosos que modificaron sustancialmente la estructura por edades de la población en 1977, 1984, 1985, corresponden a las clases anuales de 1974, 1981 y 1982, respectivamente.

Entre 1979 y 1982, la estructura de edades tuvo la tendencia a establecer una estructura etaria estable, dado que los reclutamientos tuvieron magnitudes similares. Esto no se logró por el incremento sostenido y destabilizador de la pesca.

Durante ENOS 1982-83, no se constató un efecto deletéreo en la fortaleza del reclutamiento. Sin embargo, en 1986 y 1987, se manifestó una declinación importante en los niveles de reclutamiento y en la estructura de edades de la población.

1.3 En la tasa de producción por unidad de biomasa (P/\bar{B}), hipótesis H1-3.

Esta hipótesis se probó en cuatro períodos, debido a su patrón de dispersión (Figura 34 y Tabla XIX). En la fase inicial de crecimiento de la población (1974-1976), no se constataron efectos que limitaran la producción por unidad de biomasa, y fue densoindependiente.

El modelo de regresión lineal $P/\bar{B} = 0,0865 + 0,0021 \text{ Log}(Bt)$, no explica la variación cuantificable $R^2 = 0,001$. El coeficiente de regresión positivo $b = 0,0021$, no fue significativamente distinto de 0.

Para el período 1977-1979, la tasa de producción por unidad de biomasa fue densodependiente. En este lapso la población de sardina, tiende a disminuir su crecimiento poblacional, antes de lograr explotar la capacidad de carga del ecosistema pelágico (Figura 34).

El modelo de regresión lineal $P/\bar{B} = -6,1721 + 0,9132 \text{ Log}(Bt)$, tuvo un coeficiente de determinación $R^2 = 0,0014$. El coeficiente de regresión fue positivo $b = 0,9133$, implica que la producción por unidad de biomasa se incrementó con la abundancia de la población.

La pendiente de la regresión fue significativamente distinto de 0, $P(< 0,02)$ por lo tanto se rechazó la hipótesis nula.

Durante la fase de estabilización del crecimiento de la población de sardina (1979-1982), la producción por unidad de biomasa fue densoindependiente. La regresión lineal ajustada fue:

$$P/\bar{B} = 21,7457 - 3,1251 \text{ Log}(Bt).$$

El coeficiente de regresión fue negativo $b = -3,1251$, lo cual implica que la producción por unidad de biomasa disminuyó abruptamente con la abundancia de la población; sin embargo, no fue significativamente distinto de 0.

Durante el período de declinación de la abundancia de la sardina en 1983-1986, la producción por unidad de biomasa fue densoindependiente, la regresión lineal: $P/\bar{B} = -0,7467 + 0,1162 \text{ Log}(Bt)$ explicó el 0,8% de la varianza total. Cabe señalar que la pendiente de la regresión $b = 0,1162$ no fue significativamente distinto de 0.

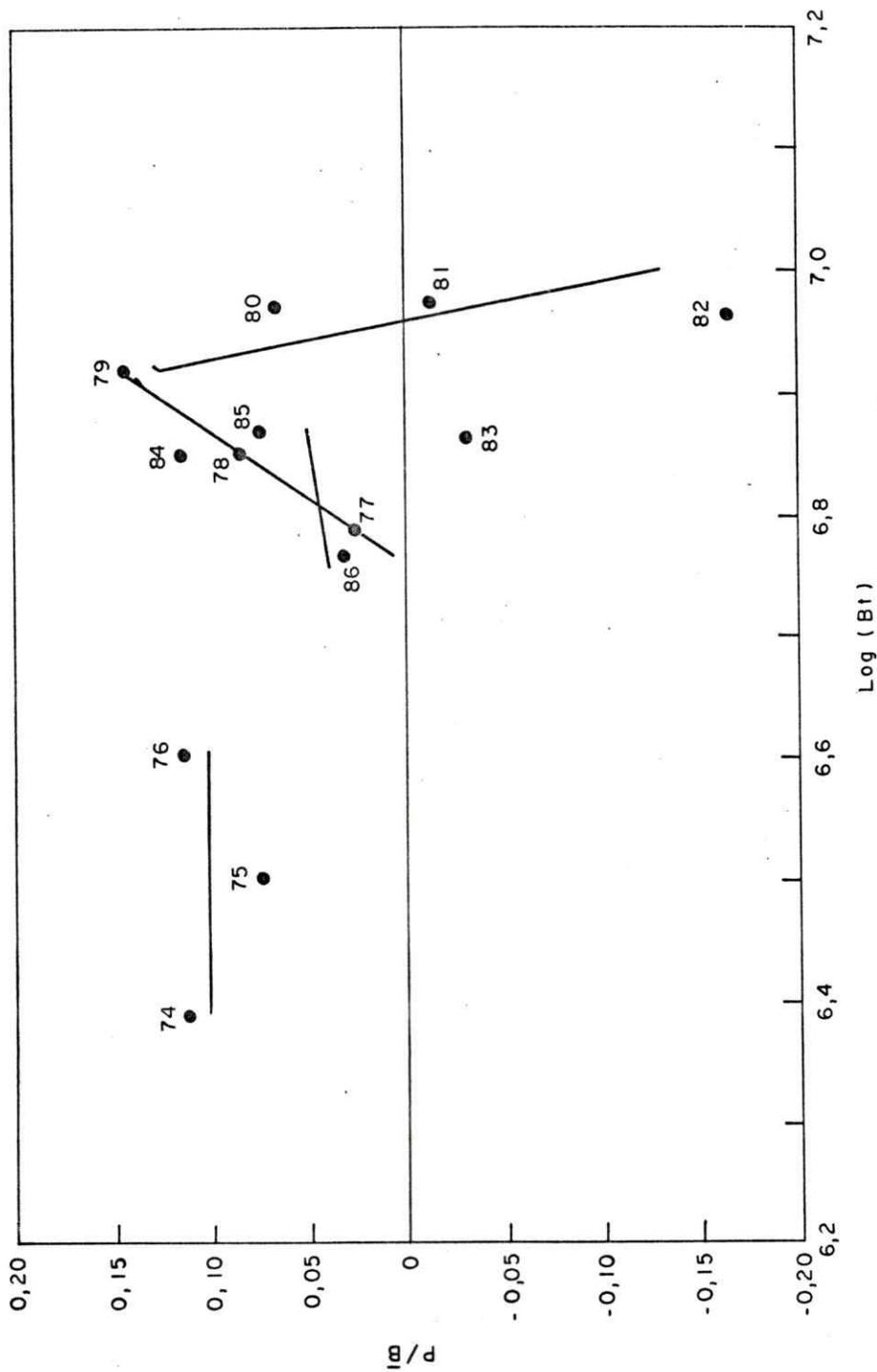


Figura 34 Relación entre la producción por unidad de biomasa (P/\bar{B}) y la abundancia de la población de sardina ($\text{Log } (Bt)$), en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

Este hecho permitió constatar diferencias en los niveles de producción por unidad de biomasa a igual densidad, situación que señala que el proceso de densodependencia está relacionado fuertemente a la fase de desarrollo de la población y no es estrictamente reversible.

1.4 En la tasa de crecimiento (G), hipótesis H1 - 4.

Para analizar la tasa de crecimiento de la población, con respecto a los cambios de abundancia, se determinaron cuatro períodos que coinciden con la hipótesis anterior (Figura 35 y Tabla XIX).

Durante la fase de crecimiento inicial de la población (1974-1976), la tasa de crecimiento no experimentó cambios importantes con respecto a las variaciones de la biomasa y fue densoindependiente.

La regresión lineal para el período fue $G = 0,4925 - 0,0146 \text{ Log}(B_t)$, explica muy poco de la varianza total.

Sin embargo, el coeficiente de regresión fue negativo $b = -0,0146$, con tendencia levemente decreciente y no fue significativamente distinto de 0 (Figura 35). En promedio la tasa de crecimiento de la población tuvo valores $G = 0,4$.

Entre 1977 y 1979, la tasa de crecimiento declinó y fue densoindependiente, se estimaron valores entre $G = 0,33$ y $0,46$. El modelo de regresión lineal $G = -6,5908 + 1,0191 \text{ Log}(B_t)$ explica el 98,0% de la varianza total. El coeficiente de correlación fue alto, $r = 0,99$.

El coeficiente de regresión positivo $b = 1,0191$, señaló el incremento de la tasa de crecimiento con la abundancia, y fue significativamente distinto de 0, $P(< 0,10)$.

Durante el período en que la población de sardina tuvo mayor abundancia (1979-1982), la tasa de crecimiento fue densoindependiente.

El modelo de regresión lineal ajustado fue: $G = 24,3773 - 3,4590 \text{ Log}(B_t)$, y los valores de la tasa de crecimiento fluctuaron entre $G = 0,46$ y $0,13$, para 1979 y 1982, respectivamente.

Cabe mencionar que el coeficiente de regresión $b = -3,4590$, indicó una tendencia fuertemente negativa para la tasa de crecimiento en peso de la población, no obstante no fue estadísticamente significativo, a probabilidades $P (< 0,10)$.

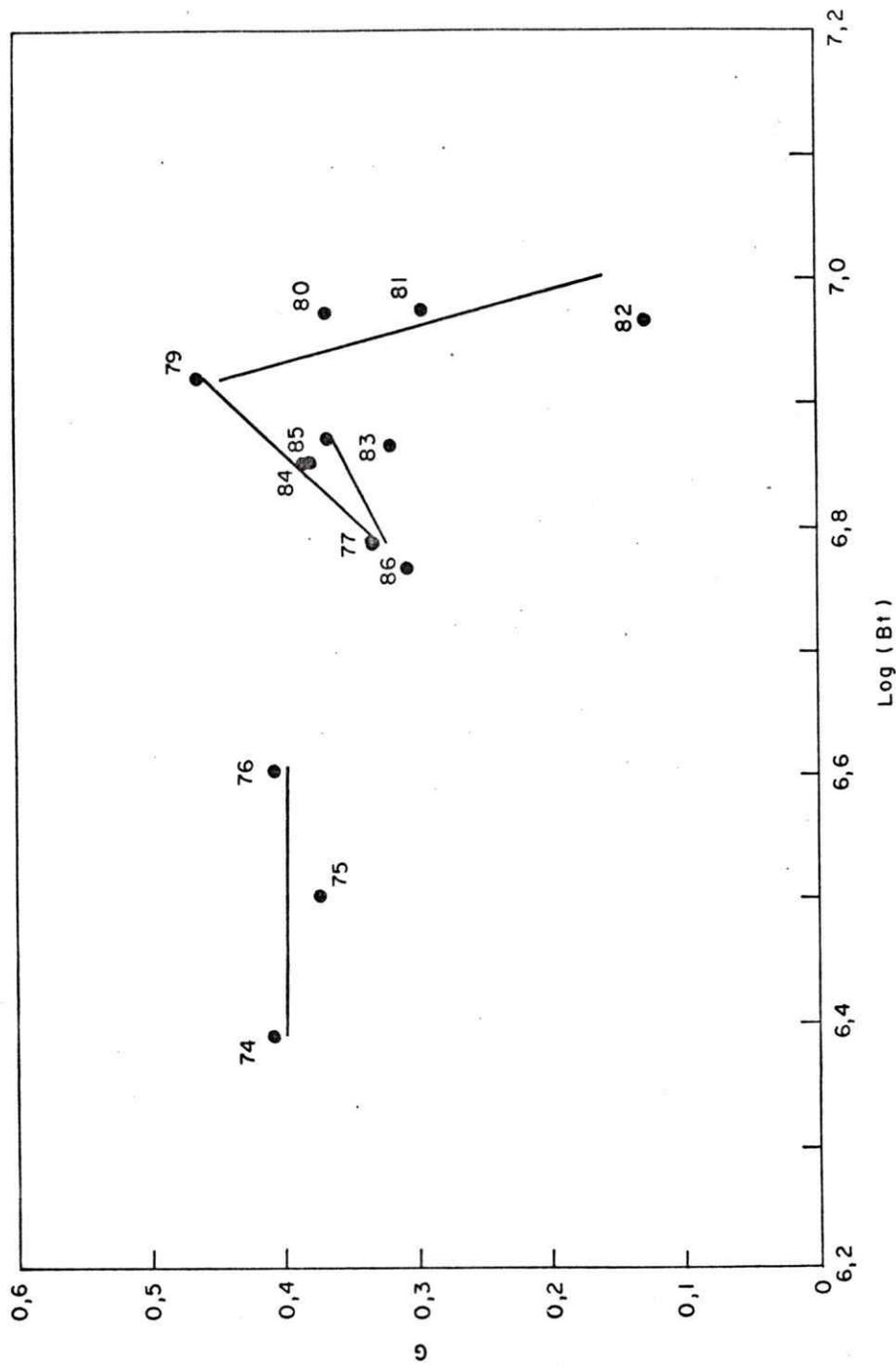


Figura 35 Relación entre la tasa de crecimiento (G) y la abundancia de la población de sardina (Log (Bt)), en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

Durante el período de declinación de la población (1983-1986), la tasa de crecimiento fluctuó entre $G = 0,31$ y $0,39$. El modelo lineal $G = -2,7987 + 0,4598 \text{ Log}(Bt)$, explicó el 35,0% de la varianza total. El coeficiente de regresión nuevamente presentó un valor positivo $b = 0,4598$, esto indica que las tasas de crecimiento en peso experimentaron una declinación conjuntamente con la abundancia de la población.

El coeficiente de regresión no fue significativamente distinto de 0, lo cual implica que fue densoindependiente. La tasa de crecimiento en peso, al igual que la tasa de producción por unidad de biomasa, tuvieron un patrón similar y sus discrepancias indican que el crecimiento de la sardina no fue estrictamente exponencial.

Por otra parte, el crecimiento en peso de la población presentó pocas variaciones a bajas densidades y se incrementó a medida que aumentaba la población.

En 1977, la población de sardina tuvo su máxima tasa de crecimiento en peso $G = 0,46$, siendo este componente determinante del nivel de producción.

Durante ENOS 1982 - 83, se obtuvieron las tasas de crecimiento en peso más bajas $G = 0,13$, inferiores a la mortalidad natural $M = 0,3$ situación que provocó una declinación en la abundancia de sardinas. Cabe mencionar que se detectó densodependencia en las tasas de crecimiento en peso en el período 1977-1979, siendo interesante mencionar la tendencia decreciente entre 1979 y 1982.

1.5 En la tasa de reclutamiento (R_{t+3}/B), hipótesis H1 - 5

En el análisis lógico se señalan dos esquemas para abordar el reclutamiento en sardina, siendo uno de ellos, el análisis de la tasa de reclutamiento. En el período 1974-1982, se constató que la tasa de reclutamiento expresada en peso, fue más alta en 1974, con valores $R_{t+3}/B = 2,41$ y mínima en 1980 con un valor de $0,22$, es decir fue diez veces inferior (Figura 36 y Tabla XX).

Durante este lapso la población de sardina completó su crecimiento sigmoideo y se estabilizó, el modelo de regresión:

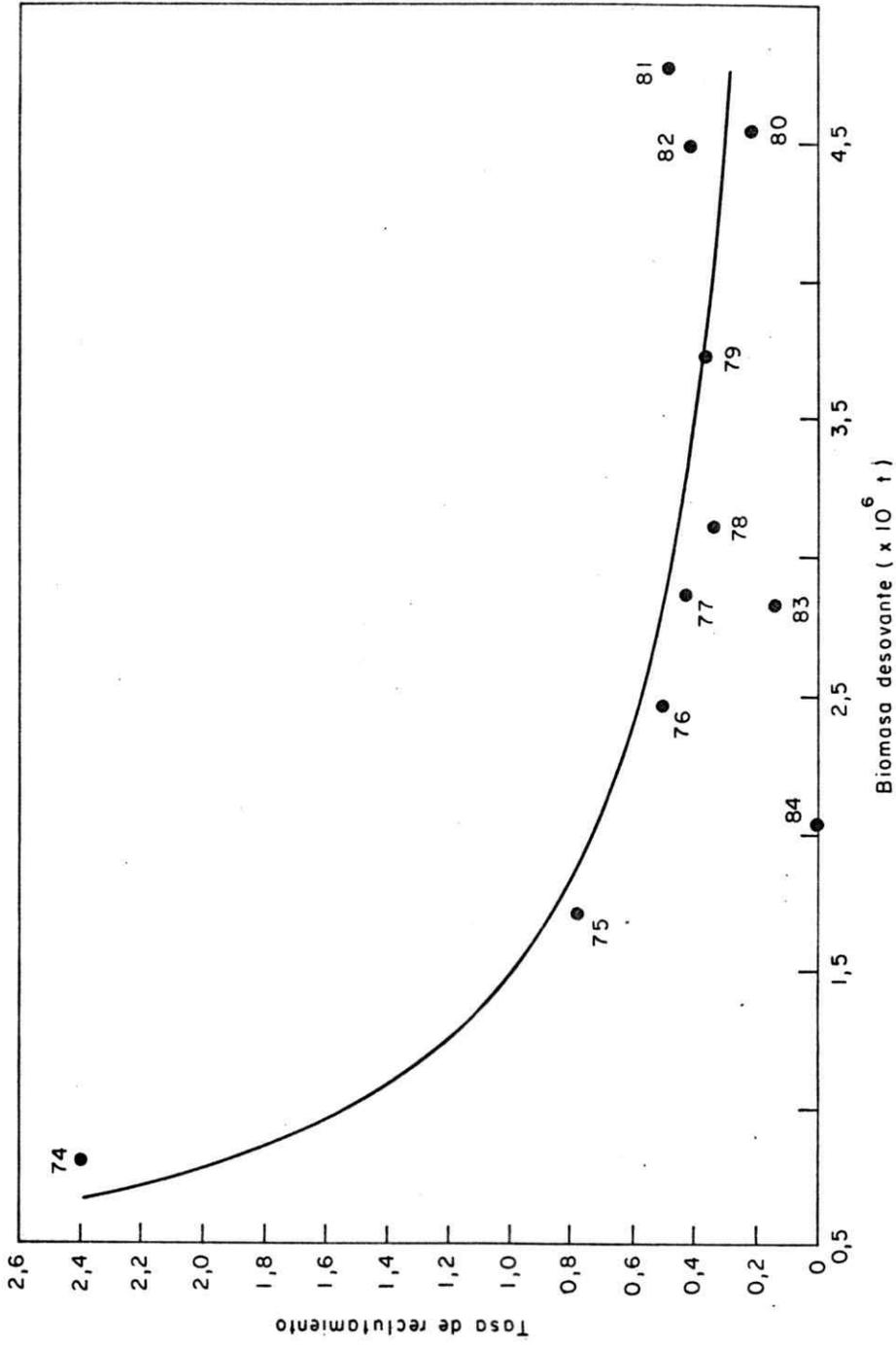


Figura 36 Relación entre la tasa de reclutamiento (R/B) y la biomasa desovante de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

Tabla XX

Resumen de las pruebas de las hipótesis H1 - 5, H1 - 10, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

HIPOTESIS ALTERNATIVA COMPLEMENTARIA	PERIODO	MODELO	N	COEF DE DETERMINACION	COEF DE REGRESION	COEF DE CORRELACION	GRADOS DE LIBERTAD	t _c	SIGNIFICACION DEL COEF DE REGRESION	PRUEBA DE LA HIPOTESIS
H1 - 5	1974 - 1982	$Rt + 3/\sqrt{t} = 3629794 \cdot e^{-1,0630}$	9	0,8254	-1,0630	-0,91	7	-5,75	P(<0,001) ***	DENSODEPENDIENTE
H1 - 6	1974 - 1987	$R = -11980421 + 1933283 \text{ Log}(Rt)$	14	0,3351	1933283	0,58	12	2,45	P(<0,05) **	DENSODEPENDIENTE
H1 - 7	1974 - 1983	$Kt = -15,4618 + 1,4006 \text{ Log}(PAR)$	10	0,5885	1,4006	0,77	8	3,38	P(<0,01) **	DENSODEPENDIENTE
	1974 - 1983	$Ko = -14,0801 + 1,2575 \text{ Log}(PAR)$	10	0,6301	1,2575	0,79	8	3,49	P(<0,01) **	DENSODEPENDIENTE
	1974 - 1983	$K1 = 0,1552 + 0,0104 \text{ Log}(PAR)$	9	0,0785	0,0104	0,09	7	0,87	P(<0,50) N.S.	DENSOINDEPENDIENTE
	1974 - 1978	$K2 = 0,2126 + 0,0068 \text{ Log}(PAR)$	5	0,2654	0,0068	0,52	3	1,05	P(<0,40) N.S.	DENSOINDEPENDIENTE
	1979 - 1983	$K2 = -2,3597 + 0,1928 \text{ Log}(PAR)$	5	0,0468	0,1928	0,26	3	0,46	P(<0,50) N.S.	DENSOINDEPENDIENTE
H1 - 8	1974 - 1977	$PAR = 0,0132 \cdot Nt$	4	0,7949	0,0132	0,89	2	8,80	P(<0,02) **	DENSOINDEPENDIENTE
H1 - 9	1974 - 1982	$HPR = 4,3 \cdot 10^{15} - 1,0524 \cdot Nt$	9	0,7939	-1,0524	-0,89	7	-5,19	P(<0,01) **	DENSODEPENDIENTE
H1 - 10	1974 - 1987	$L(N) = 30,4992 - 2,60 \cdot 10^{-7} \text{ Log}(N(N))$	10	0,2563	-2,6054 ⁻⁷ 10	-0,51	8	-2,03	P(<0,10) *	DENSODEPENDIENTE

N.S. = No significativo, * = Significativo, ** = Muy significativo, *** = Altamente significativo

$R_{t+3}/B = 3629794 B^{-1.0630}$ explicó el 82,5% de la varianza total.

El coeficiente de correlación $r = -0,91$, fue el más alto obtenido entre las 13 hipótesis. El coeficiente de regresión lineal $b = -1,0630$, presentó una tendencia negativa, es decir, la tasa de reclutamiento decreció con el incremento de la población de manera densodependiente (Figura 36).

El coeficiente de regresión lineal fue significativamente distinto de 0, a un nivel de probabilidad $P(< 0,001)$.

Para el período de declinación (1983 y 1984), la tasa de reclutamiento presentó una tendencia notoriamente decreciente.

1.6 En el reclutamiento (R), hipótesis H1 - 6

Al analizar entre 1974 y 1987, el reclutamiento en peso con respecto a la abundancia de la población, se estimó una regresión lineal cuya expresión fue: $R = -11,980421 + 1933283 \text{ Log}(Bt)$, que explicó el 33,5% de la varianza total (Figura 37 y Tabla XX).

El coeficiente de regresión lineal fue significativamente distinto de 0, $P(< 0,05)$, por lo cual se aceptó la hipótesis alternativa.

Los reclutamientos más fuertes se registraron en 1977, 1984 y 1985, con valores de alrededor de 2 millones de toneladas, se constataron menguados reclutamientos en 1986 y 1987. Los reclutamientos fueron casi constantes entre 1978 y 1983.

1.7 En las tasas de mortalidad intercohortes de los prerreclutas (K_t , k_0 , k_1 , k_2), hipótesis H1-7.

Las tasas de mortalidad intercohortes de los prerreclutas se analizaron en cuatro etapas (Figuras 38, 39, 40, 41 y Tabla XX).

La primera cuantifica la mortalidad total K_t , desde huevo hasta que la cohorte alcanza el grupo de edad V. Se constató que la tasa de mortalidad total de las cohortes se incrementó con la producción anual de huevos del stock parental y fue densodependiente (Figura 38).

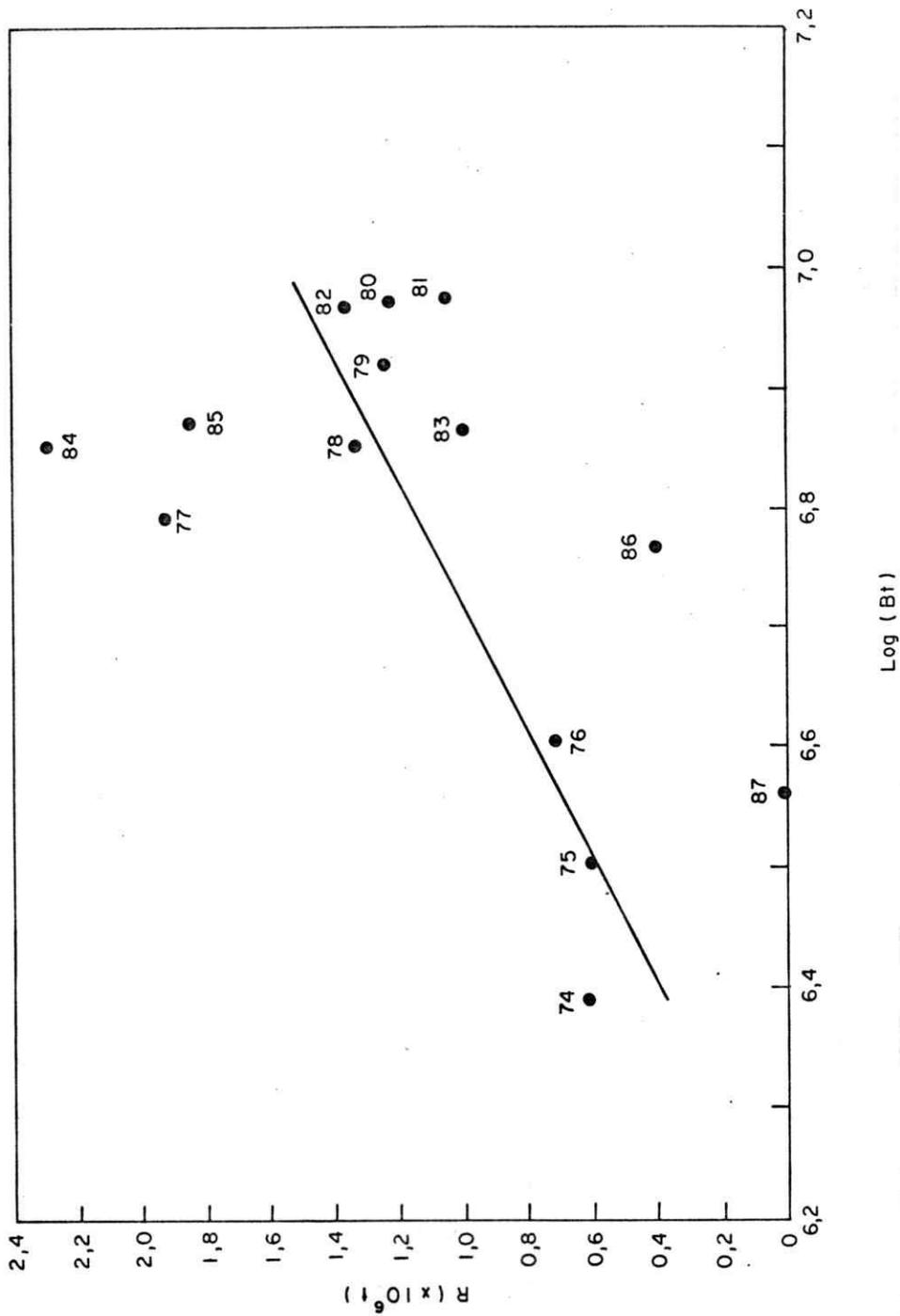


Figura 37 Relación entre el reclutamiento (R) y la abundancia de la población de sardina (Log (Bt)), en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

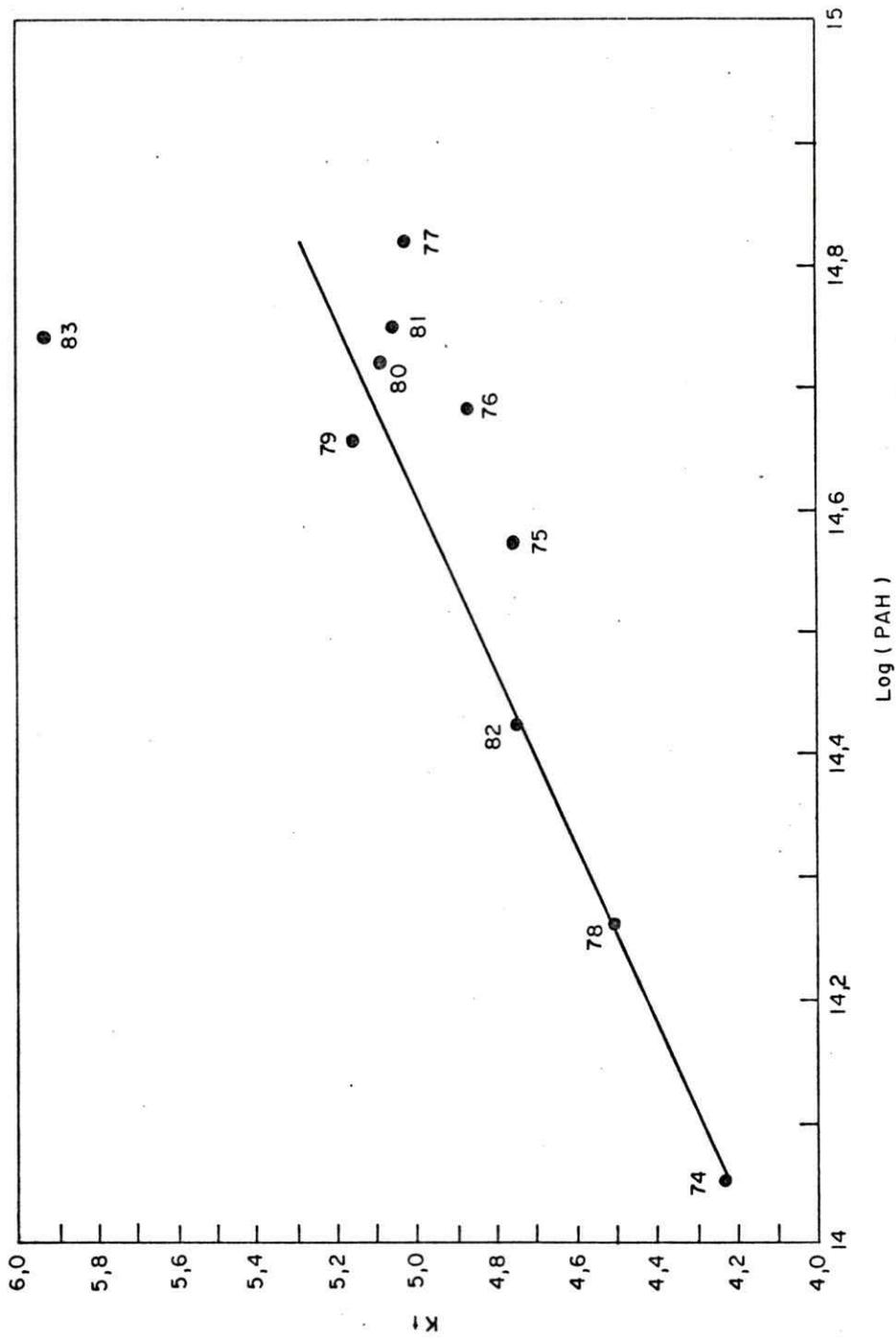


Figura 38 Relación entre la tasa de mortalidad total intercohortes de los prerreclutas (Kt) y la producción anual de huevos (PAH), de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

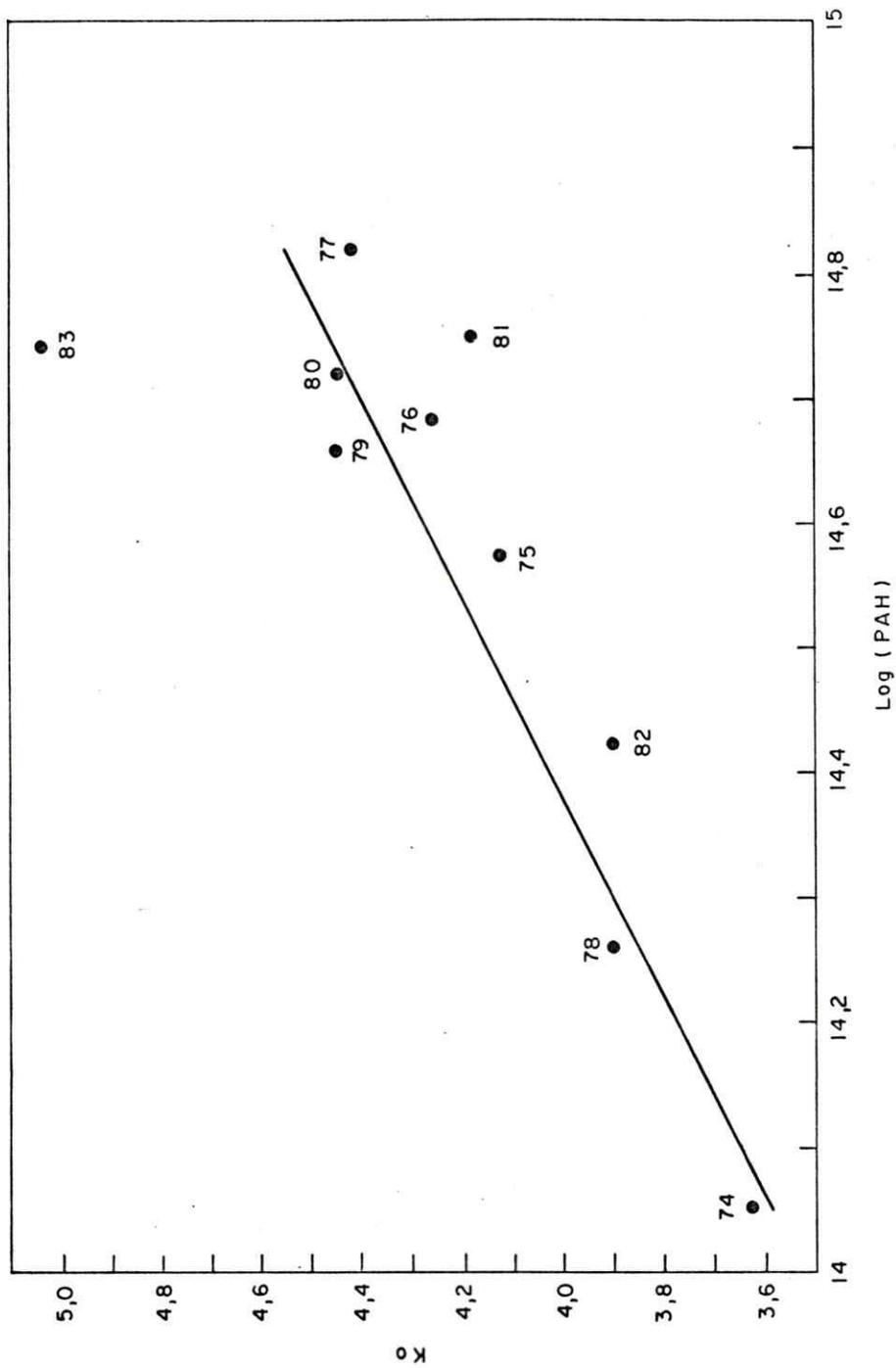


Figura 39 Relación entre la tasa de mortalidad parcial intercohortes de los prerreclutas (ko) y la producción anual de huevos (PAH), de la población de sardina en la Zona Norte de Chile

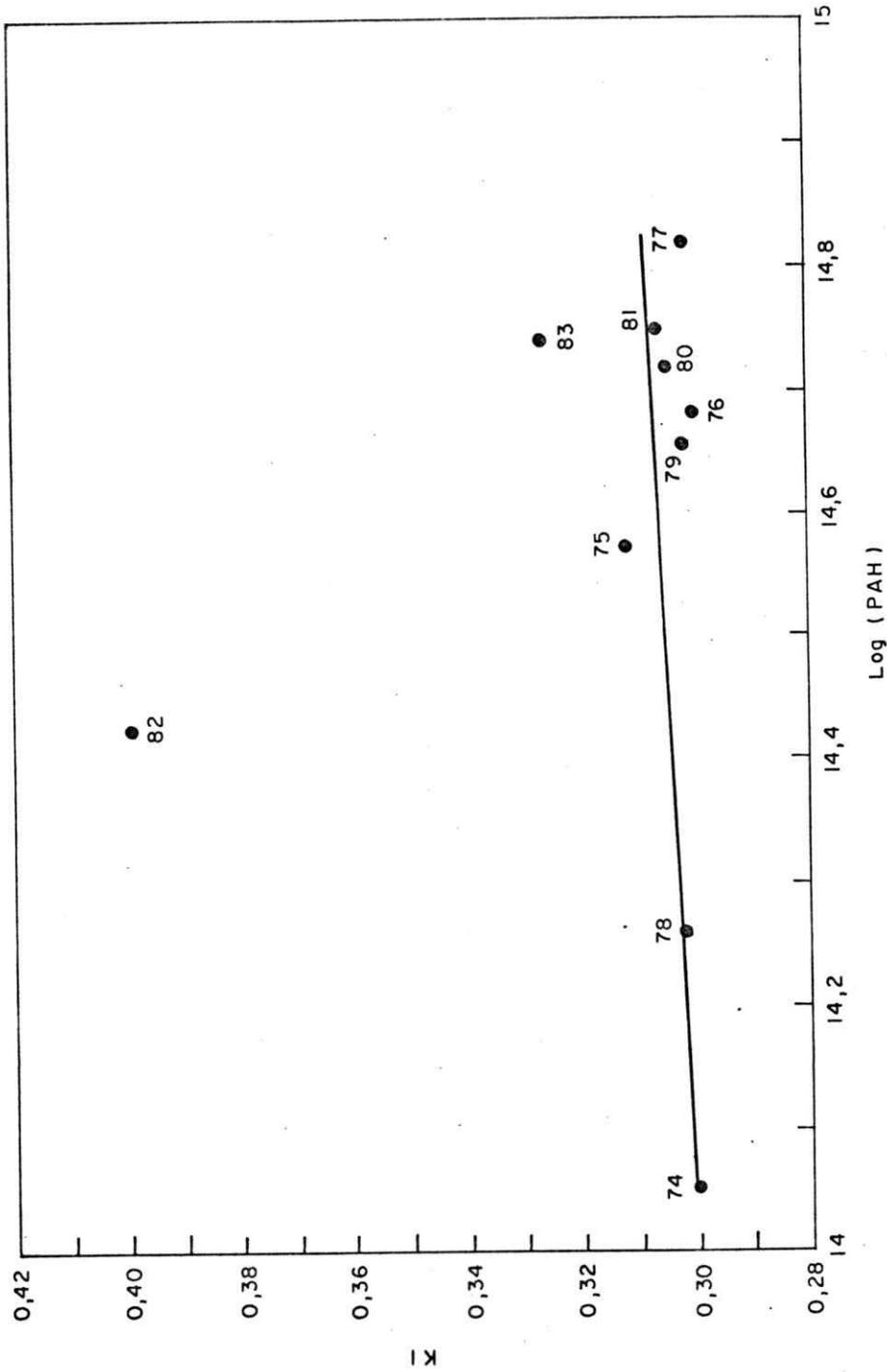


Figura 40 Relación entre la tasa de mortalidad intercohortes del grupo de edad III (k1) y la producción anual de huevos (PAH), de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

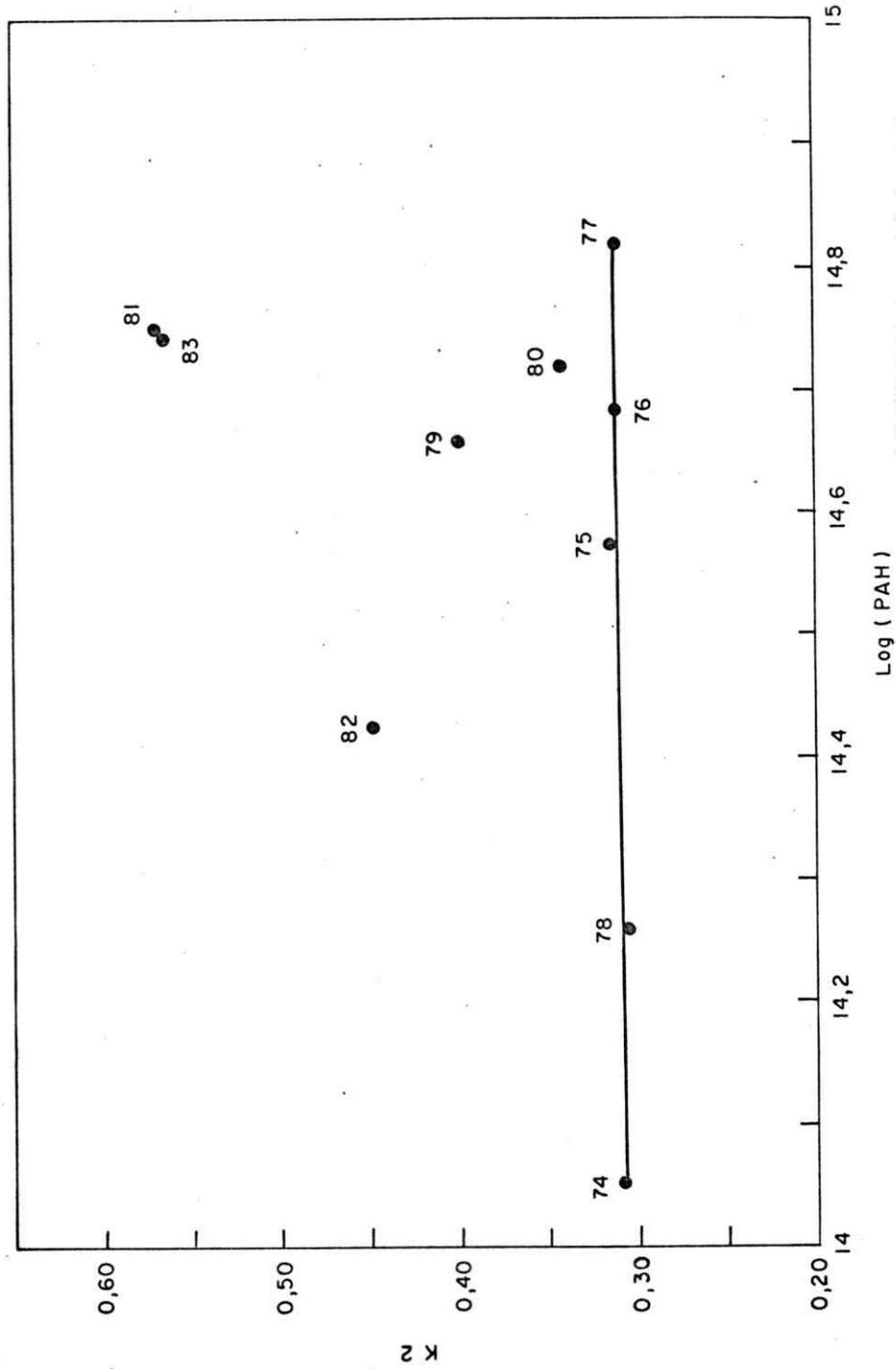


Figura 41 Relación entre la tasa de mortalidad intercohortes del grupo de edad IV (k₂) y la producción anual de huevos (PAH), de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

El modelo de regresión lineal $K_t = -15,4618 + 1,4006 \text{ Log}(\text{PAH})$ explicó el 58,9% de la varianza total. El coeficiente de correlación fue considerablemente alto, $r = 0,77$.

El incremento de la tasa de mortalidad producida por el aumento de la producción anual de huevos, fue expresada en el coeficiente de regresión lineal $b = 1,4006$. La mortalidad total se incrementó desde $K_t = 4,2$ a $5,9$ entre 1974 y 1982. En términos de sobrevivencia significa que, con las tasas de mortalidad obtenidas en 1974, de cada 1.000 huevos sobrevivieron a final de cinco años 15 sardinas, en el caso extremo de 1984, de cada 1.000 huevos, sobrevivió sólo 1 sardina.

El coeficiente de regresión fue significativo, a un nivel de probabilidad $P(< 0,01)$, lo cual implica que la tasa de mortalidad total intercohortes fue densodependiente.

Al analizar en un tiempo más breve la mortalidad de los prerreclutas, desde huevo hasta los III años de edad, se obtuvo un patrón semejante y se estableció que fue densodependiente (Figuras 38 y 39). El modelo de regresión lineal $k_o = -14,0801 + 1,2575 \text{ Log}(\text{PAH})$, explicó el 63,01% de la varianza total. El coeficiente de correlación se incrementó a $r = 0,79$, y la pendiente de la regresión fue positiva $b = 1,2575$. Es decir la tasa de mortalidad de los prerreclutas se incrementó linealmente con la abundancia de la producción anual de huevos.

En 1983, se constató la mortalidad más alta estimada en la serie de datos $k_o = 5,04$. El coeficiente de regresión lineal fue significativamente distinto de 0, a una probabilidad $P(< 0,01)$, por lo tanto, se rechazó la hipótesis nula.

Por otra parte, se estableció que la sobrevivencia de los huevos que generaron la clase anual 1984, fue de 27 por 1.000. En 1983 y 1984 esta sobrevivencia de huevos y larvas decreció notablemente, y fue de 2 por 1.000 huevos.

La mortalidad de las cohortes entre los III y IV años de edad (k_1), al contrario de lo establecido en la etapa anterior fue densoindependiente.

El modelo de regresión lineal $k_1 = 0,1552 + 0,0104 \text{ Log}(\text{PAH})$, explicó el 9,7% de la varianza total. Durante el período 1974- 1983, la mortalidad intercóhortes fluctuó entre $k_1 = 0,30$ y $0,40$ correspondientes a las clases anuales de 1971 y 1979, respectivamente (Figura 40).

El coeficiente de regresión lineal no fue significativamente diferente de 0, por lo tanto la mortalidad de las cohortes (k_2), entre los IV y V años de edad fue densoindependiente.

Se estimaron dos regresiones lineales, una entre 1974 y 1978, el modelo de regresión $k_2 = 0,2126 + 0,0068 \text{ Log}(\text{PAH})$, explicó el 26,5% de la varianza total. El coeficiente de regresión $b = 0,0068$, no fue significativamente distinto de 0, lo cual implicó que la tasa de mortalidad fue densoindependiente.

El otro modelo de regresión lineal, estimado en el período en que la población se encontraba con máximas abundancia fue $k_2 = -2,3597 + 0,1928 \text{ Log}(\text{PAH})$, cuyo coeficiente de determinación es $R^2 = 0,0668$.

El coeficiente de regresión fue positivo $b = 0,1928$, estos incrementos se debieron a la acción de la pesca. Este proceso introdujo un efecto depensatorio que se constató en las hipótesis $H_1 - 12$ y $H_1 - 13$. Este coeficiente no fue significativamente diferente de cero, lo que implica que la mortalidad intercohortes fue densoindependiente.

1.8 En la producción anual de huevos (PAH), hipótesis $H_1 - 8$

Al estudiar la relación entre la producción anual de huevos y la abundancia de la población se puede esperar de manera general una relación analítica de la forma $\text{PAH} = f(N) N_t$. Donde PAH = Producción anual de huevos, $f(N)$ = función densodependiente y N_t = abundancia de la población en el año t .

Sin embargo, si la función $f(N) = \text{constante}$, establece un incremento proporcional de la producción anual de huevos con respecto a la densidad es por lo tanto densoindependiente. Considerando la explicación anterior, se estableció que la producción anual de huevos en el período 1974-1977 fue densoindependiente.

El modelo de regresión lineal estimado pasa por el origen y fue: $PAH = 0,0132 Nt$, en este caso particular $f(N) = 0,0132$ (Figura 42 y Tabla XX). El modelo explica el 79,5% de la variación total y el coeficiente de correlación entre las variables fue $r = 0,89$.

El coeficiente de correlación $b = 0,0132$, fue significativamente distinto de 0, a un nivel de probabilidad $P(< 0,02)$.

En el período 1978-1987 se observaron una serie de ciclos, que evidentemente cualquier ajuste matemático sugerirá para este período densodependencia (Southwood, 1966).

1.9 En la producción de huevos por recluta (HPR), hipótesis H1-9

La producción de huevos por recluta sintetiza varios parámetros demográficos que también cambian con el incremento de la densidad, entre éstos se mencionan: la longitud de primera madurez, fecundidad potencial, longitud promedio a las edades específicas, tasas de mortalidad, número de desoves parciales, etc.

Si se consideran estos parámetros el número de hipótesis se incrementaría notablemente. Se calculó la producción anual de huevos y se cuantificó la producción de las distintas cohortes, de esta manera fue posible estimar la producción de huevos por recluta, hipótesis que engloba estos cambios determinados por la densidad (Ver Figura 4, 43 y Tabla XX). Se ajustó un modelo de relación potencial

$HPR = 4,3 \times 10^{15} Nt^{-1,0524}$, que explicó el 79,4% de la varianza total, esto implica que la función densodependiente fue:

$$f(N) = 4,3 \times 10^{15} Nt^{-2,0524}$$

Se constató que la producción media de huevos por recluta en 1974 fue cercana a 80.000 y a medida que se incrementó la población, se redujo progresivamente hasta 20.000 huevos por recluta. Este resultado es una evidencia muy fuerte de densodependencia en la población de sardina.

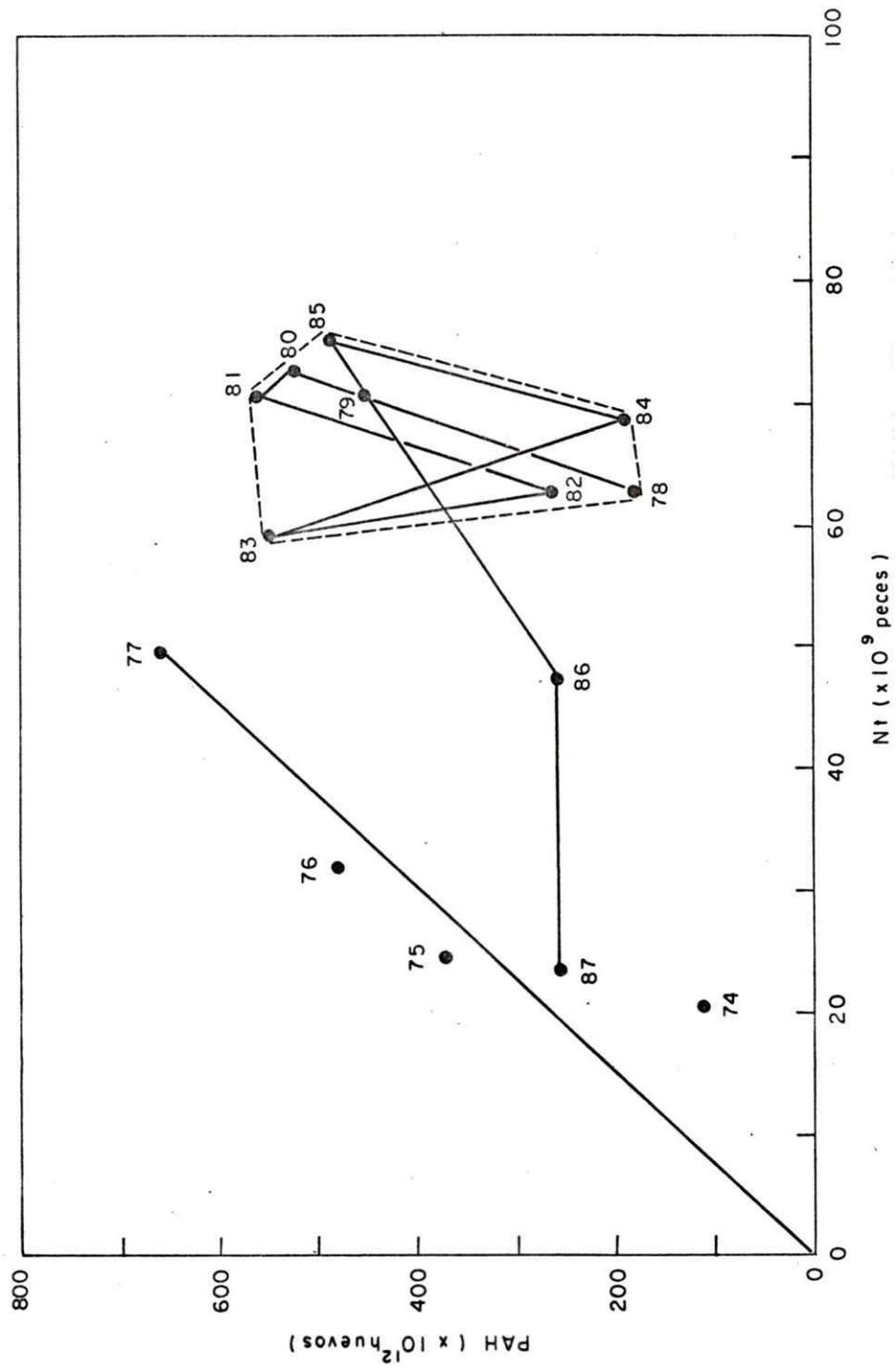


Figura 42 Relación entre la producción anual de huevos (PAH) y la abundancia en número de la población de sardina (Nt), en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

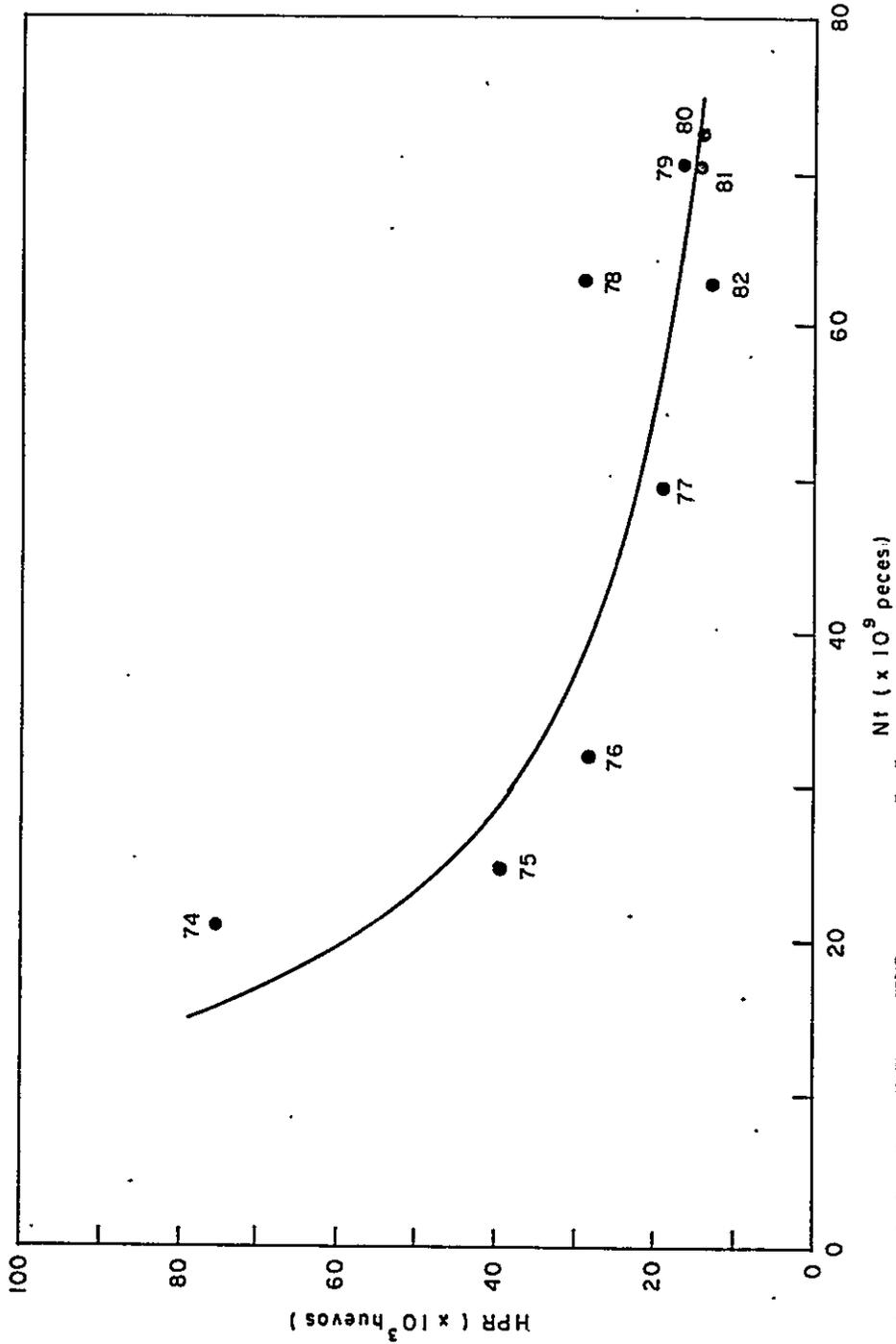


Figura 43 Relación densodependiente entre la producción de huevos por recluta (HPR), y la abundancia en número de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

El coeficiente de la relación potencial fue negativo $b = -1,0524$, y significativamente distinto de cero, a un nivel de probabilidad $P(< 0,01)$, por lo tanto fue densodependiente.

Este resultado indica que a pesar que no se advirtió en las hipótesis anteriores evidencias de densodependencia, entre 1974 y 1977, en la producción de huevos por recluta se constató un decremento superior al 60%.

Cabe mencionar que el concepto que se usa actualmente en biología pesquera de huevos por recluta es equivalente al establecido en biología de poblaciones para el valor reproductivo descrito por R. Fisher.

- 1.10 En la longitud promedio del grupo de edad V ($L(V)$), hipótesis H1-10.

La longitud promedio perteneciente al grupo V , se analizó con respecto a la fortaleza de su clase anual ($N(V)$), constatándose que fue densodependiente.

El modelo de regresión lineal ajustado:

$L(V) = 30,4992 - 2,60 \cdot 10^{-7} \text{ Log } (N(V))$, explicó el 25,6% de la variación total (Figura 44 y Tabla XX).

El coeficiente de regresión indicó una tendencia negativa, este parámetro fue significativamente distinto de 0, $P(< 0,10)$, por lo tanto la longitud promedio disminuyó con respecto a la abundancia de su propia clase anual y fue densodependiente.

- 1.11 En la tasa discreta de cambio en biomasa (DB/\bar{B}), hipótesis H1 - 11

La tasa discreta de cambio en biomasa se analizó en tres períodos (Figura 45 y Tabla XXI).

Entre 1974 y 1976, se estableció que la tasa discreta de cambio en biomasa tuvo valores positivos, existió un crecimiento efectivo de la biomasa de la población de sardina y fue densoindependiente.

El modelo de regresión ajustado para este período fue: $DB/\bar{B} = -0,310 + 0,0117 \text{ Log}(B_t)$, y explicó el 3,4% de la varianza total.

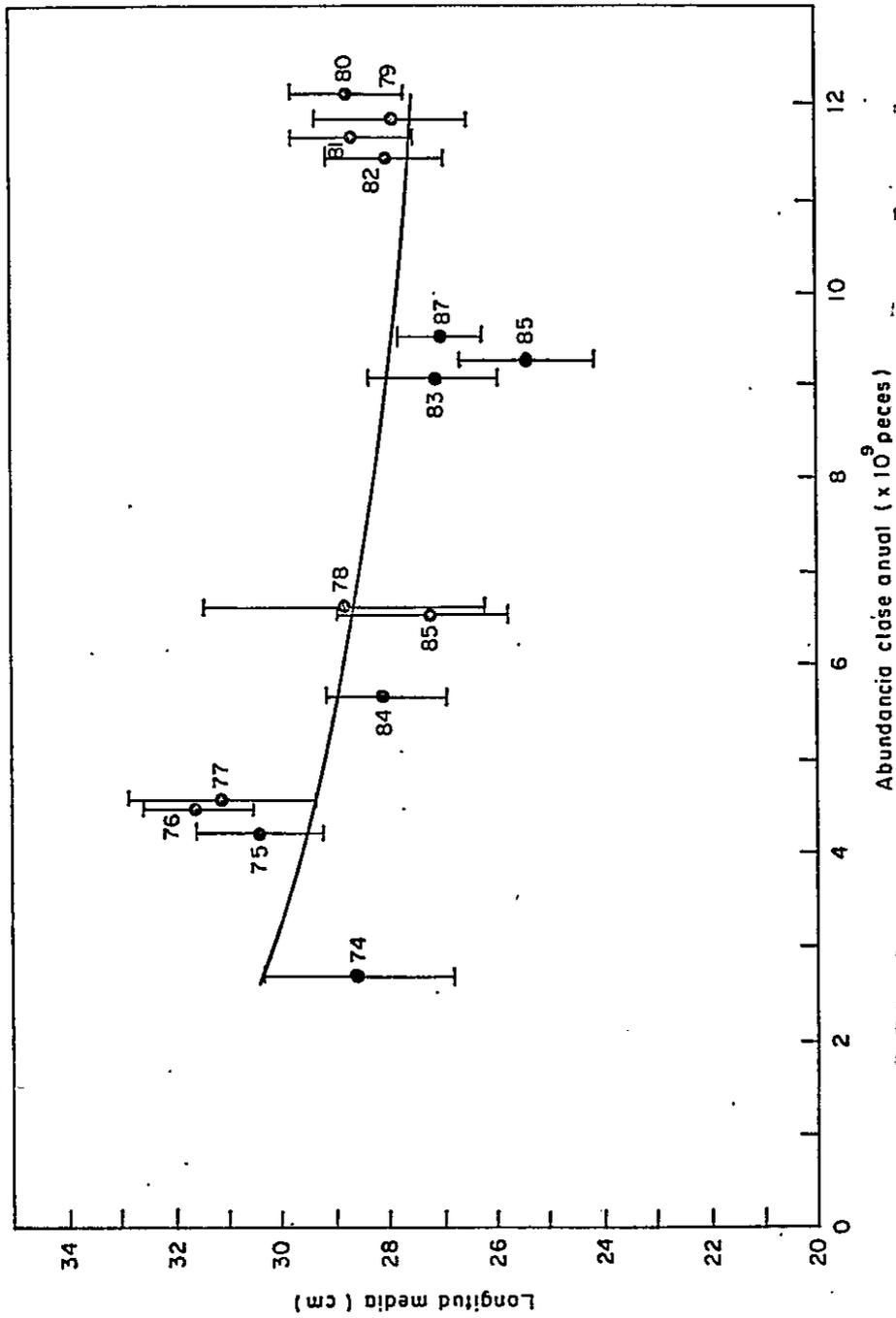


Figura 44 Relación densodependiente entre la longitud promedio del grupo de edad V y la abundancia de su respectiva clase anual, en la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

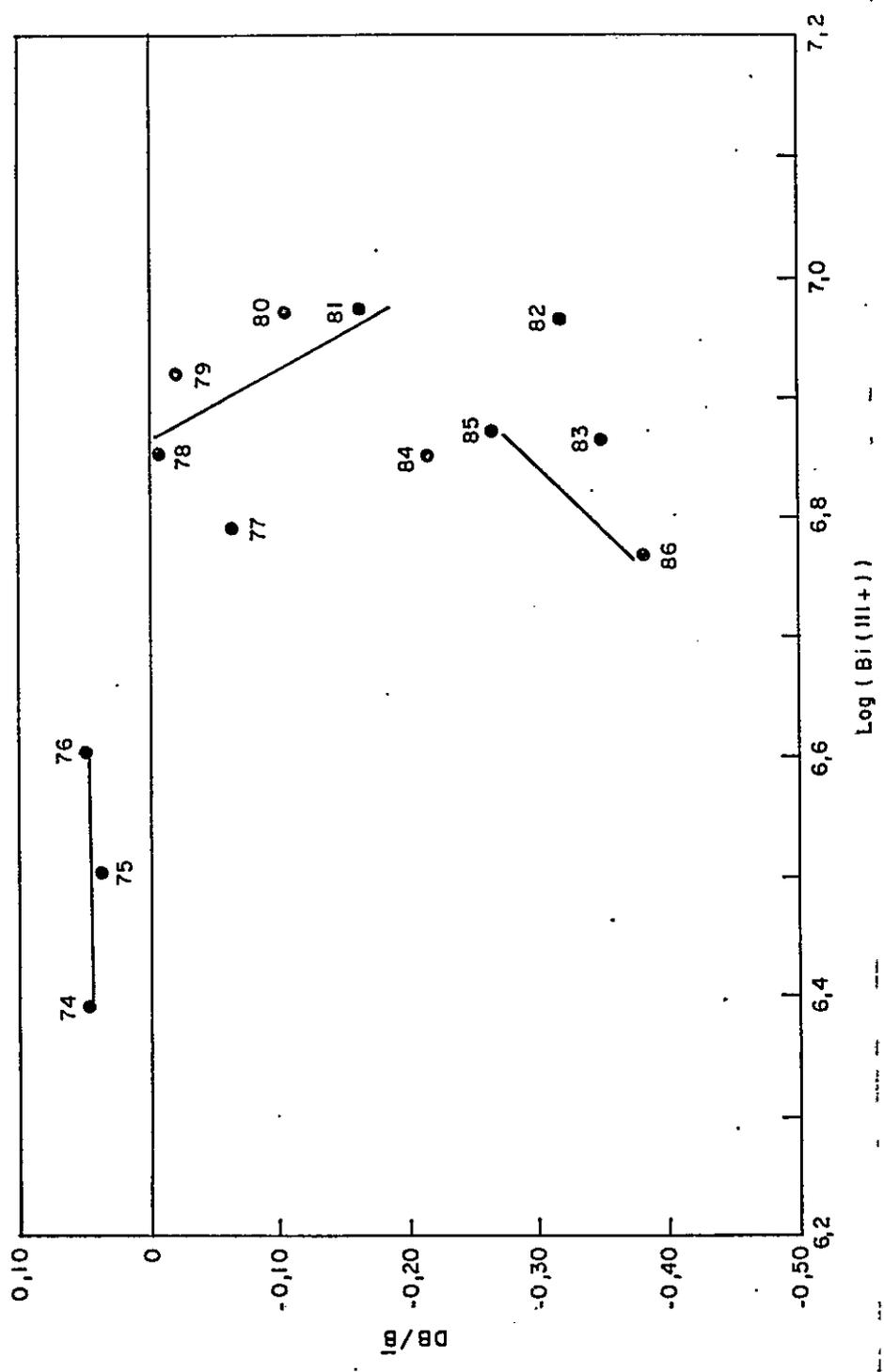


Figura 45 Relación entre la tasa discreta de cambio en biomasa (DB/B) y la abundancia de la población de sardina (Log (Bi(III+))), en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

Tabla XXI

Resumen de las pruebas de las hipótesis H1 - 10, H1 - 13, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

HIPÓTESIS ALTERNATIVA COMPLEMENTARIA	PERIODO	MODELO	N	COEF DE DETERMINACION	COEF DE REGRESION	COEF DE CORRELACION	GRADOS DE LIBERTAD	tc	SIGNIFICANCIA DEL COEF DE REGRESION	EFICAZIA DE LA HIPOTESIS
H1 - 11	1974 - 1976	$DB/\bar{E} = -0,0310 + 0,0117 \text{ Log}(Bt)$	3	0,0337	0,0117	0,01	1	0,18	P((0,50) N.S.)	DENSODEPENDIENTE
	1978 - 1982	$DB/\bar{E} = 11,3712 - 1,6576 \text{ Log}(Bt)$	5	0,4780	-1,6576	-0,69	3	-1,66	P((0,10) *)	DENSODEPENDIENTE
	1983 - 1986	$DB/\bar{E} = -6,8209 + 0,9536 \text{ Log}(Bt)$	4	0,3595	0,9536	0,60	2	1,25	P((0,40) N.S.)	DENSODEPENDIENTE
H1 - 12	1974 - 1978	$F = -0,2697 + 0,0290 \text{ Log}(Rt)$	5	0,4778	0,0290	0,69	3	1,66	P((0,20) N.S.)	DENSODEPENDIENTE
	1983 - 1987	$F = 9,7319 - 0,8747 \text{ Log}(Rt)$	5	0,9477	-0,8747	-0,97	3	-7,37	P((0,01) **)	DENSODEPENDIENTE
H1 - 13	1974 - 1978	$q = 0,0000127 - 0,00000101 \text{ Log}(Nt)$	5	0,2589	-0,00000101	-0,51	3	-1,02	P((0,40) N.S.)	DENSODEPENDIENTE
	1983 - 1987	$q = 0,0001918 - 0,00001718 \text{ Log}(Nt)$	5	0,9373	-0,00001718	-0,97	3	-6,68	P((0,01) **)	DENSODEPENDIENTE

N.S. = No significativo, * = Significativo, ** = Muy significativo, *** = Altamente significativo

La pendiente de la regresión fue positiva $b = 0,117$, presentó una tendencia levemente creciente y no fue significativamente distinto de 0.

En este período se logró un valor promedio de $DB/\bar{B} = 0,0447$. En 1977, hubo un decremento importante en la tasa discreta de cambio en biomasa, y fue el primer año negativo $DB/\bar{B} = -0,0637$, en el período de 1978 a 1982 la tasa discreta de cambio en biomasa fue densodependiente.

Entre 1987 y 1982 no se registraron variaciones climático oceanográficas importantes que hubieran alterado la estructura de la población de sardina. En ese período la población de sardina utilizó el máximo de capacidad de carga del ecosistema pelágico.

Se estimó el siguiente modelo de regresión lineal $DB/\bar{B} = 11,3712 - 1,6576 \text{ Log}(Bt)$, que da cuenta del 47,8% de la varianza total.

El coeficiente de regresión lineal fue negativo $b = -1,6576$ y señaló la fuerte reducción de la tasa discreta de cambio en biomasa con el incremento del stock.

Esto último indica que el mecanismo densodependientes operó al interior de la población y detuvo el crecimiento en biomasa de la sardina entre 1978 y 1982.

El coeficiente de regresión fue estadísticamente significativo, a probabilidades inferiores $P(< 0,10)$.

Durante la etapa de declinación de la población de sardina, 1983-1986, disminuyó la tasa discreta de cambio en biomasa de la población, situación que persistió en los años siguientes. Se calculó el siguiente modelo de regresión lineal $DB/\bar{B} = -6,8209 + 0,9536 \text{ Log}(Bt)$, que explicó el 35,95% de la varianza total.

La pendiente de la regresión fue positiva al igual que en las hipótesis precedentes $b = 0,9536$, no obstante, estadísticamente no fue distinto de 0, $P(< 0,10)$.

La población de sardina presentó un crecimiento extraordinario en 1974-1976. Durante 1978 y 1979 se mantuvo en equilibrio con tasas cercanas a 0, y en los años siguientes tuvo tasas negativas que determinaron la declinación de la población.

1.12 En la tasa de mortalidad por pesca F (III+), hipótesis H1 - 12

Al analizar la tasa de mortalidad por pesca total el stock $F(III+)$, con respecto al incremento de la abundancia, se constataron dos períodos bien definidos, 1974-1978 y 1983-1987 (Figura 46 y Tabla XXI).

Entre 1979 y 1982, no se evidenció una tendencia clara, no hubieron variaciones importantes en las tasas de mortalidad y en la abundancia que permitieran analizarlas en detalle.

La tasa instantánea de mortalidad por pesca entre 1974 y 1978 fue densoindependiente. Se calculó el siguiente modelo lineal $F = -0,2697 + 0,0290 \text{ Log}(Nt)$, que explicó el 47,8% de la varianza total.

Se constató una leve tendencia creciente del coeficiente de regresión lineal $b = 0,0290$, y las tasas de mortalidad por pesca fluctuaron entre $F(III+) = 0,0371$ y $0,0410$. El coeficiente de regresión lineal no fue significativamente diferente de 0.

Durante la declinación de la abundancia de la población (1983-1987), el proceso de la pesca estableció un mecanismo depensatorio en la población. Es decir, a medida que disminuía la abundancia de la sardina se incrementaba la mortalidad por pesca siendo esta densodependiente inversa (Figura 46).

El modelo de regresión lineal $F = 9,7319 - 0,8747 \text{ Log}(Bt)$ explicó el 94,8% de la varianza total. Entre 1983 y 1987 se duplicó la explotación de la sardina desde $F(III+) = 0,3084$ hasta $0,6641$, respectivamente. El coeficiente de correlación entre las variables fue alto $r = -0,97$. El coeficiente de regresión lineal $b = -0,8747$ fue significativamente distinto de 0, $P(<0,01)$ y se constató la densodependencia inversa.

1.13 En el coeficiente de capturabilidad (q), hipótesis H1-13

Se establecieron los mismos períodos que la hipótesis precedente (figura 47 y Tabla XXI).

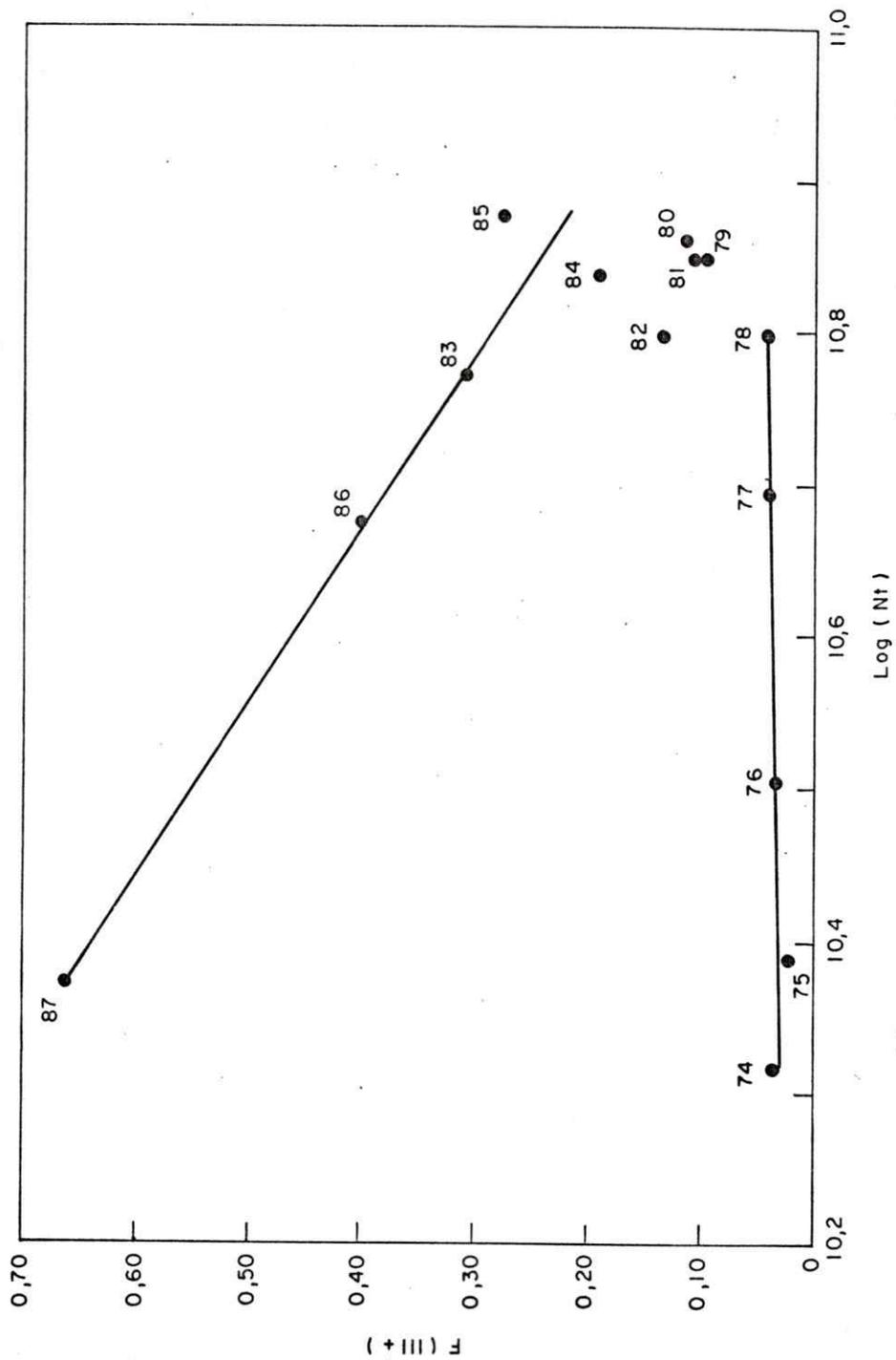


Figura 46 Relación entre la tasa de mortalidad por pesca F (III+) y la abundancia de la población de sardina (Log (Nt)), en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

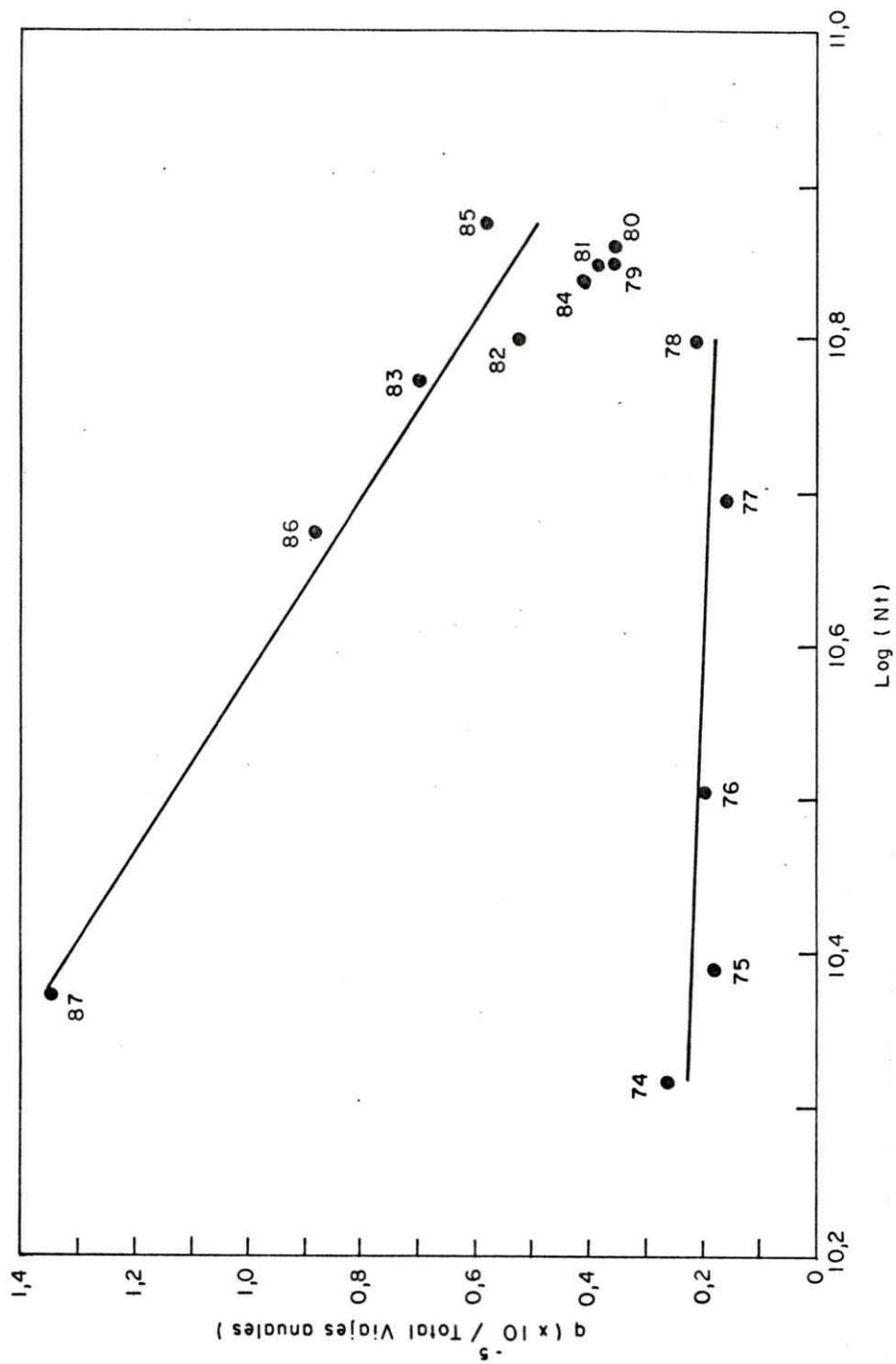


Figura 47 Relación entre el coeficiente de capturabilidad (q) y la abundancia de la población de sardina ($\text{Log} (N_t)$), en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

Durante 1974-1978, el coeficiente de capturabilidad (q), fue denso-independiente. El modelo de regresión lineal $q = 0,000011 - 0,00000101 \text{ Log}(Nt)$, explicó el 25,9% de la varianza total.

El coeficiente de regresión señaló una tendencia levemente decreciente con el incremento de la abundancia. En esa fecha aumentó el esfuerzo pesquero y la tasa de mortalidad por pesca presentó una leve pendiente positiva. El coeficiente de regresión no fue significativamente distinto de 0.

En los años en que la población tuvo mayor abundancia, el coeficiente de capturabilidad no presentó grandes cambios y se incrementó a medida que declinaba la población (Figura 47).

Entre 1983 y 1987, el coeficiente de capturabilidad se incrementó al doble y se constató un efecto depensatorio importante, es decir, el coeficiente de capturabilidad se incrementó mientras declinaba la población de sardina.

Este hecho se vincula a la conducta de agregación de las sardinas, que se intensifica cuando la población decrece, aumentando su vulnerabilidad. En este período el coeficiente de capturabilidad fue densodependiente inverso.

La densodependencia inversa provoca una desestabilización en la población y este síntoma es común en las pesquerías de peces Clupeoídeos.

El modelo de regresión lineal $q = 0,00019 - 0,00001718 \text{ Log}(Nt)$, explicó el 93,7% de varianza total.

El coeficiente de regresión fue negativo significativamente distinto de 0, a niveles de probabilidad $P(<0,01)$, por lo tanto densodependiente inverso.

2. Mecanismo de regulación en la población de Sardinops sagax musica.

Considerando los resultados expuestos, fue posible postular un mecanismo de regulación de la abundancia de la población de sardina. Se evidenciaron efectos densodependientes en las variables demográficas determinándose que su acción no fue constante a través del tiempo y muchos de ellos presentaron retardo (ver Tabla XXII) se postula el siguiente mecanismo de regulación, que se ilustra en la figura 48.

Cuando la población de sardina tiene bajos niveles de abundancia, los peces que estructuran la población, tienen longitudes promedio mayores que cuando la abundancia es alta. La tasa de crecimiento en peso aumenta, la producción somática y neta se incrementan en forma proporcional y el stock tiende a aumentar.

Consecuentemente la tasa discreta de incremento poblacional (DB/\bar{B}), se mantiene constante, hasta que se evidencian efectos densodependientes que tienden a frenarla.

El excedente de producción también se incrementa, tanto por el crecimiento somático como por reclutamiento, siendo este último componente el que determina su nivel.

Al aumentar la población de sardina también lo hace, la flota pesquera industrial estableciéndose un sistema presa-depredador. De este modo se genera una mortalidad por pesca adicional a la mortalidad natural, proceso que determina cambios importantes en la abundancia del recurso.

Cuando la población de sardina es sobreexplotada, el coeficiente de capturabilidad se incrementa; es decir, con una misma unidad de esfuerzo se obtienen mayores capturas. Este proceso determina que aumente aún más la tasa de mortalidad por pesca y el sistema tiende hacia la entropía positiva, deteriorando el mecanismo de regulación, situación que de mantenerse en el tiempo provocaría la extinción de la población.

Por otra parte la longitud de los peces que es densodependiente y está relacionada con la fecundidad y el aumento de las longitudes promedio influye sobre la producción anual de huevos.

Tabla XXII

Resumen cronológico de evidencias de densodependencia
en las variables demográficas (1974-1987)

Variable demográfica.	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987
Excedente de producción por unidad de biomasa, (EP/\bar{B})	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	?
Reclutamiento por unidad de biomasa, (R/\bar{B})	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****
Producción somática por unidad de biomasa, (PS/\bar{B})	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	?
Tasa de crecimiento en peso, (G)	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	?
Tasa de reclutamiento, $(RT+J/\bar{B})$	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	?
Tasa de mortalidad total de prereclutamiento, (kt)	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	?
Tasa de mortalidad parcial de prereclutamiento, (ko)	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	?
Producción anual de huevos, (PAH)	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	?
Producción de huevos por recluta, (HPR)	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	?
Tasa discreta de incremento en biomasa, (DB/\bar{B})	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	?
Longitud promedio del grupo de edad v , $L(v)$	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Tasa de mortalidad total del stock, $F(III+)$	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	-----
Coefficiente de capturabilidad, (q)	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	-----

***** = Evidencia de efectos densodependientes

----- = Evidencia de efectos densodependientes

? = Se desconoce la existencia de efectos densodependientes y/o densodependientes

FACTORES EXTRINSECOS

FACTORES INTRINSECOS

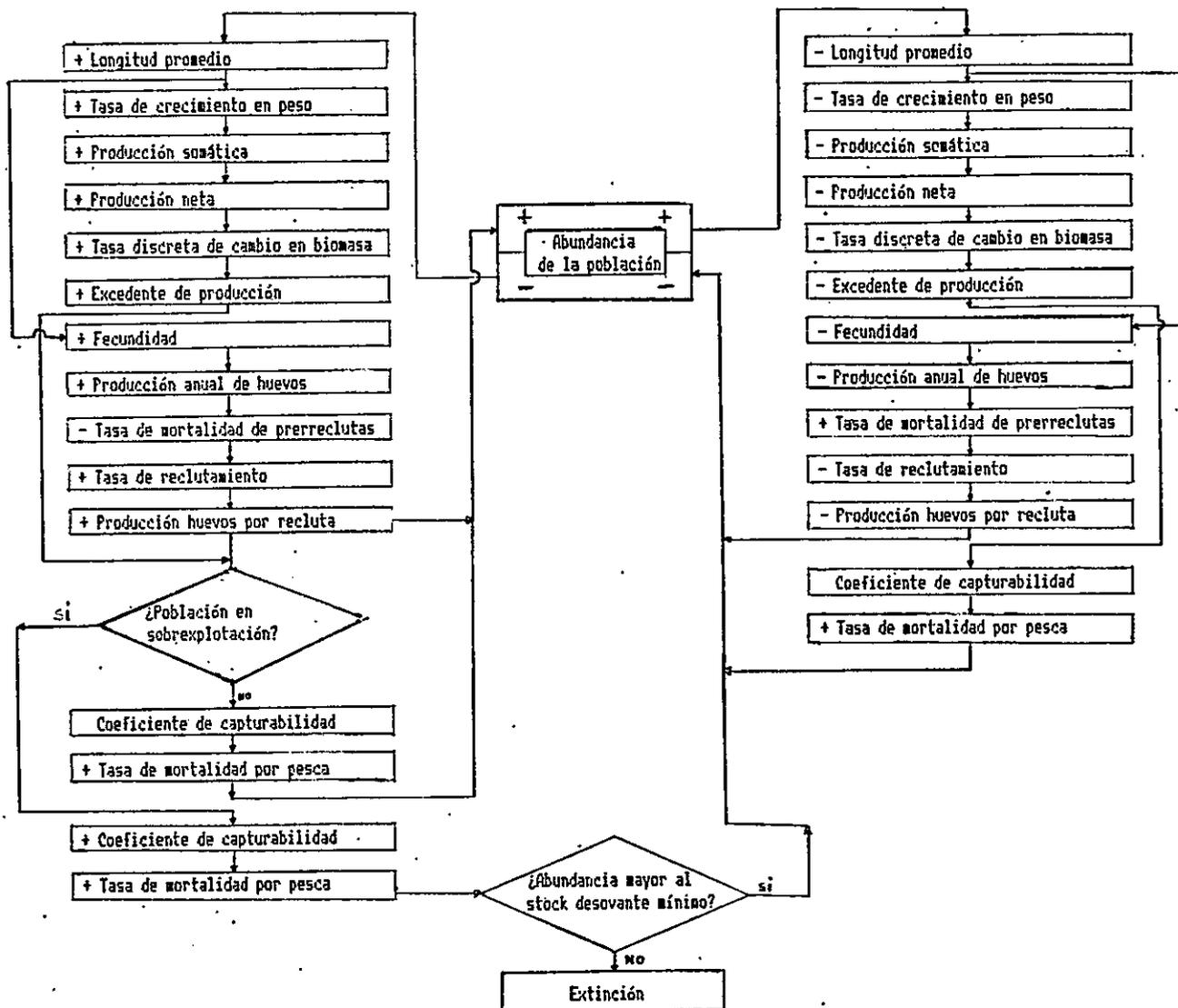


Figura 48 Mecanismo de regulación inferido para la población de sardina, en la Zona Norte de Chile

La tasa de mortalidad de los prerreclutas disminuye y como consecuencia la tasa de reclutamiento tiende a incrementarse.

La producción de huevos generado por las cohortes aumenta notablemente y se expresa en la producción de huevos por recluta o valor reproductivo. Esto se traduce en que la población de sardina incrementa su biomasa, hasta que se evidencian efectos densodependientes que limitan el crecimiento de la población.

Ahora, el mecanismo de regulación se expresa de una manera inversa, pero con diferente intensidad; es decir, las longitudes promedio a las edades específicas disminuyen al igual que las tasas de crecimiento en peso. Simultáneamente, con la declinación de la tasa de crecimiento en peso, decrece la producción somática y la producción neta. Esto provoca una merma en la tasa discreta de cambio en biomasa y del excedente de producción por unidad de biomasa.

Cuando la población de sardina es abundante, el coeficiente de capturabilidad se mantiene constante y la tasa de mortalidad por pesca se incrementa por aumento continuo del esfuerzo pesquero.

Por otra parte, al declinar la longitud promedio de los peces decrece la fecundidad a las edades específicas, disminuye la producción anual de huevos y se incrementa la tasa de mortalidad de los prerreclutas. Lo anterior determina el decremento de la tasa de reclutamiento y de la producción de huevos por recluta.

Como consecuencia de los efectos densodependientes y de la pesca, la población tiende a disminuir, pero los mecanismos naturales de regulación permiten que la abundancia de la población se recupere para reiniciar nuevamente el ciclo.

DISCUSION

En este capítulo se discuten las hipótesis, el mecanismo de regulación y finalmente se relacionan con las teorías de regulación de las poblaciones.

Entre 1974 y 1987, el excedente de producción por unidad de biomasa (EP/\bar{B}) de la población de sardina fue densoindependiente, este hecho no excluye la posibilidad que en algunas clases anuales se hubiese manifestado la densodependencia, situación que llevaría a analizar este problema a nivel de cohortes.

El análisis de los componentes del excedente de producción por unidad de biomasa (EP/\bar{B}), indicó que el reclutamiento por unidad de biomasa (R/\bar{B}) es el componente determinante del nivel del EP/\bar{B} y la producción por unidad de biomasa (P/\bar{B}) es el componente clave de sus variaciones anuales.

Esto indica que las variaciones experimentadas al interior de la población de sardina determinaron los cambios en el EP/\bar{B} .

Frecuentemente se menciona que la abundancia de las poblaciones de Clupeideos son altamente fluctuantes por la variabilidad del reclutamiento (Mac Call 1980 a,b; Sharp, 1980; Sharp *et al.* 1983; Lasker, 1985), sin embargo en la población de sardina la mayor contribución a su variación fue aportada por la producción somática. Esto se debe a la explotación de las clases anuales presentes en la pesquería y a variaciones de sus tasas de crecimiento en peso.

Según nuestros resultados la pesquería de la sardina es dependiente del reclutamiento. Durante 1979 la población de sardina tuvo su máxima producción, y fue el único año en que ambas tasas se igualaron ($P/\bar{B} = R/\bar{B}$). Los niveles de captura en sardina fueron inferiores al excedente de producción desde 1974 hasta 1980, lo cual permitió su crecimiento poblacional.

Entre 1981 y 1983 la población de sardina tuvo producciones somáticas negativas de -0,11, -1,3, -0,16 millones de toneladas y el EP se mantuvo por los reclutamientos exitosos, superiores a 1,0 millones de toneladas.

Durante el ENOS 1982-83, la magnitud de los reclutamientos no fue afectada, la población de sardina tuvo un excedente de producción de 32 mil toneladas y se capturaron 1,7 millones de toneladas, estas altas capturas incrementaron las tasas de mortalidad en todas las edades.

Cuando la población de sardina declinó (1983-1987), el EP/\bar{B} fue densoindependiente. Es importante resaltar que las trayectorias del proceso no son reversibles en un sentido estricto; por lo tanto además de conocer el nivel de biomasa de la población, es necesario saber su dirección, antes de utilizar estas relaciones en modelos predictivos, ya que para un mismo nivel de biomasa se obtienen distintos valores del EP.

Cabe señalar que no se encontraron antecedentes en la literatura sobre excedentes de producción en sardina.

Entre 1977 y 1979, el P/\bar{B} fue densodependiente, en ese período no hubieron perturbaciones ambientales importantes que expliquen su declinación, situación que es atribuible al mecanismo de regulación de la población. Entre 1981 y 1983 la tasa P/\bar{B} fue negativa, lo cual indica que la mortalidad por pesca fue más importante que la tasa de crecimiento en peso (G). Al respecto, las tasas G tuvieron efectos densodependientes entre 1977 y 1979, G disminuyó en 1979, sin perturbaciones ambientales. Resultados similares se han determinado en el stock de Clupea harengus pallasi por Hairst & Stocker (1985) y en la población de Brevoortia tyrannus por Reish et al. (1985).

Después del ENOS 1982-83, las tasas G experimentaron un aumento en sus magnitudes (Figura 20).

Con la hipótesis H1-6, se constató que las variaciones en la estructura de la población fueron provocadas por la fortaleza del reclutamiento, al respecto, antecedentes similares indican cambios en la estructura de la población de Clupea harengus pallasi cuando inició el colapso (Motoda e Hirano, 1963). Anthony (1971) y Cushing & Burd (1957) señalan que a medida que disminuía la biomasa del arenque, registraron

reclutamientos fuertes. Esta característica se constató en la población de sardina durante la realización de esta tesis; en 1984 y 1985 ingresaron clases anuales fuertes a la pesquería, mientras declinaba la biomasa desovante (Figura 32). Esta característica ha sido observada en otros stock de peces y ha llevado a plantear un mecanismo general para explicar este fenómeno, el cual está siendo desarrollado por Zuleta & Burd (comunicación personal).

La tasa de reclutamiento fue claramente densodependiente entre 1974-1982. Es evidente que las trayectorias descritas por la tasa de reclutamiento con la abundancia no son reversibles y dependen del estado de desarrollo de la población. Esta característica limita el uso de relaciones funcionales en programas de simulación de la población de sardina, por ejemplo en cálculos de rendimientos futuros, y plantea la necesidad de utilizar diferentes relaciones de acuerdo con el estado de la población.

La trayectoria de la tasa de reclutamiento entre 1983 y 1984, es un excelente indicador del nivel futuro de la abundancia del recurso. En 1974 la tasa de reclutamiento fue superior a 2,4 y disminuyó en los años siguientes a valores inferiores a 1. Este patrón indica que la relación de stock-reclutamiento fue densodependiente del tipo señalada por Ricker (1954).

Relaciones de stock-reclutamiento han sido descritas para sardina por Martínez *et al.* (1987 a, b). La relación de stock-reclutamiento en sardina presenta un descenso sostenido a altas densidades del stock desovante, lo cual implica un decremento en los reclutamientos esperados, por lo tanto se produce la regulación del tamaño de la población.

Esta relación no es explicativa para las tasas de reclutamiento de 1983, 1984 y tampoco la pueden describir otros modelos de stock-reclutamiento como lo son: Beverton y Holt (1957), Cushing (1973) y Shepherd (1982). Estas tasas de reclutamiento se encuentran en el entorno de áreas depensatorias de la relación stock-reclutamiento.

La producción anual de huevos en 1978, disminuyó considerablemente debido a la menor frecuencia de hembras maduras, estos cambios en estructura del stock desovante y en los parámetros demográficos generaron ciclos periódicos de cuatro años que se observan en la Figura 16.

No se han realizado cálculos sobre la producción anual de huevos en sardina, lo cual impide efectuar comparaciones con los estimados del modelo PRODSAR.

La mortalidad total de los prerreclutas (K_t) fue densodependiente. Esta relación se analizó con el modelo de Hassel (1975), del cual se infirió que la competencia intraespecífica de los prerreclutas fue de tipo "scramble". Al descomponer la tasa de mortalidad total, se evidenció que la densodependencia operó sólo en los primeros estadios de desarrollo de la sardina (0-II), siendo la mortalidad densoindependiente en los grupos de edad III y IV (k_1 y k_2 , respectivamente).

Dado que es imposible estimar la tasa de mortalidad de los prerreclutas en forma empírica por limitaciones tecnológicas, se consideró una tasa de mortalidad exponencial en los primeros estadios de desarrollo.

La mortalidad de los prerreclutas en sardina no habían sido abordados hasta la fecha, ni había información biológica que permitiera realizar inferencias sobre él. Ahora ha sido posible estimar que la tasa de mortalidad que fluctúa entre $k_0 = 3,6$ y $5,0$ situación que es consistente con antecedentes reportados para otros Clupeoideos (Blaxter & Hunter, 1982).

Según Lasker (1975, 1978), la mortalidad de los Clupeoideos es mayor en los primeros estadios de su ciclo vital, lo cual limita la producción de la población. Smith (1985) señala que pequeñas variaciones en la sobrevivencia determinan la diferencia entre una clase anual débil y una fuerte. Esto coincide con lo observado en la población de sardina, esta especie tiene un sistema muy fino de regulación, que le permite persistir en el ecosistema pelágico.

Si consideramos que la población de sardina podría ser regulada sólo por fenómenos físicos, vía mortalidad de los prerreclutas en las primeras fases de desarrollo, significaría que la mortalidad es

densoindependiente, y cualesquiera sea la magnitud y cobertura espacial de la producción anual de huevos, siempre debería sobrevivir una tasa constante de la abundancia inicial de huevos. Esto requiere además que la intensidad de la mortalidad densoindependiente sea regulada por el ambiente, su periodicidad sea recurrente y sincronizada con los procesos vitales de la población.

Esta situación en la realidad no se ha constado en ninguna especie, más aún numerosos investigadores han realizado simulaciones con modelos matemáticos para probar esta hipótesis, y han llegado a la conclusión que estas población incrementan notablemente su abundancia o se extinguen, pero son incapaces de regular sus tamaños poblacionales y de soportar "stress" ambientales (Koch, 1974; Pim, 1982).

Como es sabido, la sardina habita ecosistemas de borde del Pacífico Sur Oriental, esta zona es conocida por los fenómenos surgencias y han sido descritas como las más productivas de los océanos y de reconocida variabilidad en la producción de los distintos niveles de su estructura trófica.

Este sistema es perturbado periódicamente por el ENOS, pero la sardina posee una estrategia de historia vital que le permite soportar estas perturbaciones, lo cual quedó demostrado por su persistencia secular aún después del ENOS 1982-83, considerando como el más intenso del presente siglo. La sardina tiene una estructura etárea que le proporciona una amortiguación frente a eventuales reclutamientos débiles, a pesar de su explotación.

Existen varios trabajos que relacionan procesos ambientales con el éxito de las clases anuales (Parrish y Mac Call, 1978; Sharp, 1980; Iles y Sinclair, 1982; Sinclair et al., 1985; Koslow, 1987). Por ejemplo Sinclair et al. (1985), señala una relación inversa entre el transporte de masas de agua y la sobrevivencia de la caballa (Scomber japonicus) en el sistema de surgencias de California.

Koslow (1987), menciona parámetros ambientales que determinan la fortaleza del reclutamiento de varios stock de peces presentes en el Atlántico Norte; Iles y Sinclair (1982), determinaron la

importancia de las áreas estratificadas de retención larval y de algunos procesos oceanográficos como factores densoindependiente de mortalidad de huevos y larvas.

En esta tesis no se desconoce la importancia de los procesos oceanográficos como "factores determinantes" de mortalidad de los prerreclutas, cualesquiera sea su magnitud, pero es condición necesaria para la persistencia de la población de sardina, un mecanismo de regulación densodependiente

Iles y Sinclair (1982), consideran que las zonas de retención larval tienen una capacidad de carga donde se regularía el tamaño del reclutamiento y allí deberían detectarse los procesos de competencia intra e interespecíficos.

La producción anual de huevos entre 1974 y 1977 fue densoindependiente, en los años siguientes se constató su densodependencia. En 1986, a consecuencia de la declinación del stock desovante se generó una trayectoria que se aproximó a los niveles de abundancia de 1974 y 1975, donde se producirá otra región de equilibrio dinámico, distinta a la mencionada en la Figura 38.

La producción de huevos por recluta (HPR) del grupo III fue densodependiente. El concepto de huevos por reclutas es equivalente al valor reproductivo, y se refiere a la cantidad de sardinas que potencialmente produciría un ejemplar durante toda su vida.

Se estimó el valor reproductivo de una hembra de edad III, fluctuó entre 160.000 y 40.000 huevos, valores cercanos a la fecundidad potencial anual edad específica.

Por otra parte, el número de desoves parciales no influyó en la determinación de efectos densodependientes en la hipótesis H1-9 y sólo fue importante para determinar la magnitud del valor reproductivo. Sharp (1980) señala que el número de desoves parciales en sardina sería de 10. Parrish et al. (1986), menciona que en Engraulis mordax, el número de desoves parciales depende de la longitud y por lo tanto de la edad. Si la sardina tuviese 10 desoves parciales, considerando el peso de sus gónadas durante el desove principal (julio, agosto y septiembre), la producción de huevos equivaldría al 80% de su peso corporal y la tasa de desarrollo de los ovocitos debería ser impresionante.

Esto último determina la necesidad de disponer de mayores antecedentes sobre los procesos reproductivos y los primeros estadios del ciclo vital de la sardina.

Estimaciones sobre el valor reproductivo en peces son escasos, Ware (1985) señala para Clupea haregus pallassi, magnitudes de 20.000 a 30.000 huevos para el grupo III. Este autor realizó sus estimaciones con métodos bioenergéticos, mientras el nuestro se hizo demográficamente. Clupea sp. vive 13 años y su máximo valor reproductivo lo alcanza a las edades de VIII años. En cambio Sardinops sagax musica lo alcanza a los IV y V años, edades que adquieren importancia en el stock desovante y debería ser considerado para un manejo apropiado de la pesquería.

El aumento del número de desoves parciales hace disminuir el valor reproductivo a las edades específicas, y es probable que la sobrevivencia de cada huevo disminuya; ésta conclusión concuerda con Stearn (1977).

Las longitudes promedio del grupo de edad V fueron densodependiente. Al respecto, Ricker (1969) señala que a medida que se intensifica la explotación de una población de peces disminuyen las longitudes medias. Sin embargo, en el stock de sardina desde 1974 a 1977 se incrementaron las longitudes promedio, mientras entre 1978 y 1982, se mantuvieron estacionarias. Este último resultado es contrario a la afirmación de Ricker, y justamente en dicho lapso se estableció la densodependencia.

Después de 1982 se intensificó la explotación de la población y declinaron las longitudes promedio. En esta pesquería se utilizan artes de cerco no selectivas, ésto significa que las distribuciones de longitud, no tienen una presión selectiva direccional, situación que lleva a atribuir los decrementos en la longitud de las sardinas a efectos densodependientes.

Entre 1982 y 1987 el coeficiente de capturabilidad y la tasa de mortalidad por pesca fueron densodependientes. Al respecto, el stock de Sardinops sagax caerulea en California presentó esta característica cuando comenzó a colapsar (Mac Call, 1976); y se determinó el incremento de coeficiente de capturabilidad cuando el stock declinaba

(Radovich, 1981). Esto se produce por la intensificación de la conducta de agregación de las sardinas, para disminuir la mortalidad por depredadores naturales, con los cuales han coevolucionado. Sin embargo, en el sistema artificial presa-depredador que se establece con la pesca, esta adaptación facilita la detección de los cardúmenes y se incrementa la tasa de explotación deteriorando la estructura de la población. La pesca actúa como un proceso de depredación y establece una relación densodependiente inversa, que genera en este sistema oscilaciones no amortiguadas en la población presa, situación que puede llevar a la extinción (De Angelis & Waterhouse, 1987).

Las diversas hipótesis constatan la presencia de densodependencia en la población de sardina. En un modelo simple de regulación de la población, propuesto en la Figura 1, se explica que la densodependencia actúa ya sea en la tasa de natalidad (tasa de reclutamiento) o en la tasa de mortalidad.

Nuestros resultados señalan que la tasa de mortalidad por pesca de la fracción adulta de la población fue densoindependiente entre 1974 y 1978 y no limitó el crecimiento de la población, a pesar de su acción. Entonces, el mecanismo de regulación de la población de sardina actuó mediante la densodependencia en la tasa de reclutamiento, esto se constató en la hipótesis H1 - 5, la cual decreció de manera exponencial a medida que se incrementaba la población.

Sin embargo, la tasa de reclutamiento involucra a la mortalidad natural de los prerreclutas, la cual también es densodependiente y determinante del nivel de reclutamiento.

Durante 1979-1983, la densidad alcanzó valores umbrales, cambió la tasa de mortalidad por pesca y persistió la densodependencia en la tasa de reclutamiento.

Finalmente entre 1983 y 1987, la tasa de mortalidad por pesca fue densodependiente inversa y la tasa de reclutamiento presentó disminuciones con la abundancia, lo cual generó una declinación sostenida de la población.

El mecanismo de regulación de la población de sardina de la Zona Norte de Chile, fue propuesto para el centro de su área de distribución geográfica, ésto se estableció a través de cruceros

ictioplanctónicos realizados durante eventos ENOS, donde se han encontrado huevos y larvas restringidos a la zona de Arica-Antofagasta (Bernal *et al.*, 1982).

Esto minimiza la influencia de factores ambientales sobre los cambios de la abundancia, los cuales son más importantes en los bordes de la distribución espacial de una población (Huffaker y Messenger, 1964 fide Krebs, 1978), por lo tanto en la población de sardina, son más importantes los factores de regulación dependientes de la densidad.

Los resultados de este trabajo no están de acuerdo con la escuela climatológica, en el sentido que las poblaciones están reguladas por el clima, o con los conceptos de Andrewartha y Birch (1960), quienes establecen que los efectos densodependientes tienen una importancia secundaria en la regulación de las poblaciones. Sin embargo, concuerda con los planteamientos de Nicholson (1954), en el sentido que este autor establece diferencia entre destrucción y control, y en esta tesis estos conceptos son equivalentes a determinación y regulación. Consideramos por ejemplo que los factores ambientales pueden determinar la magnitud y distribución espacial del reclutamiento, pero no lo regula, Lack (1954) menciona esta conclusión al estudiar poblaciones de aves.

El enfoque aquí aplicado considera que los cambios fenotípicos de las sardinas, se producen por efecto de la densidad poblacional, lo cual difiere de la escuela de autorregulación. Esta considera un ambiente estable y las diferencias en parámetros de la población son atribuidas a la variabilidad genética de los individuos de la población Krebs (1978). En la población de sardinas no existen antecedentes sobre cambios en su estructura genética y el ambiente presenta alteraciones no recurrentes, situación que limita la aplicación de esta teoría.

El mecanismo de regulación de la población de sardina aquí propuesto, fue formulado a partir de una base de datos observacionales, en la cual, se han verificado cambios fenotípicos de la población por efectos de la densidad. Estos cambios generaron modificaciones en las tasas de reclutamiento y mortalidad, por lo tanto el mecanismo propuesto presenta la ventaja de estar adaptado a datos de una población real.

Considerando los antecedentes del ciclo vital de sardina, se descarta la posibilidad de mecanismos de regulación por "stress" semejantes al descrito por Christian (1971), el cual menciona que vivir bajo condiciones de elevada densidad altera el equilibrio hormonal generando entre los individuos conductas agresivas que origina la disminución de la reproducción. Hestbeck (1988), señala que la regulación poblacional de mamíferos cuyas poblaciones presentan niveles de abundancia cíclica, se explicaría por la hipótesis "fence", la cual plantea que los efectos cíclicos de la población son originados por conductas agresivas de los individuos y por la densidad de grupos vecinos. En la población de sardina los cambios en los parámetros demográficos se han atribuido a cambios en su densidad poblacional.

CONCLUSIONES

1. Se constató que en la población de sardina española actuó un mecanismo de regulación del tamaño de la población entre 1974 y 1987.
2. El mecanismo de regulación es complejo, y su acción puede manifestarse en la densodependencia de variables demográficas en forma instantánea (q y F), en cambio en otras (G , P/\bar{B} , PAH , R/B), existe un retardo considerable.
3. El mecanismo de regulación opera eficientemente entre generaciones, como lo demuestra la producción densodependiente de huevos por recluta.
4. El análisis del reclutamiento revela que la tasa de reclutamiento de la población de sardina fue fuertemente densodependiente.
5. Durante la declinación de la población se estableció que el coeficiente de capturabilidad y la tasa de mortalidad por pesca fueron densodependiente inversa. Por esta razón la pesca generó fuertes oscilaciones desestabilizantes en la estructura demográfica de la población de sardina.
6. Se constató que desde 1974 hasta 1982, el régimen de capturas estuvo asociado a procesos de desove. Este patrón se modificó abruptamente en el período 1983-1987 y las capturas mensuales se independizaron de la estacionalidad de los procesos de reproducción.

7. Durante el ENOS 1982-83, la producción neta anual de la población fue cercana cero. El efecto de la explotación en ese período disminuyó la magnitud del stock.

8. La producción somática es el componente clave de las variaciones del excedente de producción y el reclutamiento es el componente determinante del nivel de la producción de la población.

BIBLIOGRAFIA

- Aguayo, M. 1979. Determinación preliminar de la edad de la sardina española por medio de otolitos (IFOP, M.S.).
- Aguayo, M. y S. Trautmann. 1981. Elaboración de claves talla-edad para determinar la estructura por edad de la población de sardina española (Sardinops sagax musica) en la pesquería del Norte de Chile (Arica-Iquique-Coquimbo). Informe a la Subsecretaría de Pesca - Instituto de Fomento Pesquero. Informe Técnico. 18 pp.
- Aguayo, M., Trautmann, S. y R. Gili. 1983a. Elaboración de claves talla-edad para determinar la estructura por edad de la población de sardina española (Sardinops sagax musica) en la pesquería del Norte de Chile (Arica-Coquimbo). Corporación de Fomento de la Producción (AP. 84-2). Instituto de Fomento Pesquero, Chile. 197 pp.
- Aguayo, M., Erbs, V., Estay, E., Gili, R. y H. Steffens. 1983b. Elaboración de claves talla-edad de la sardina española, jurel y caballa para el año 1982. Corporación de Fomento de la Producción (AP 83-33). Instituto de Fomento Pesquero, Chile. 84 pp.
- Aguayo, M., Gili, R. y V. Erbs. 1987. Estudio de edad y crecimiento en sardina (Sardinops sagax musica) del Norte de Chile. Invest. Pesq. (Chile) 34: 85-98.

- Allen, K. R. 1976. A method of fitting growth curves of the Von Bertalanffy type to observed data. *J. Fish. Res. Canada* 23(3): 163-179.
- Allen, K. R. 1971. Relation between production and biomass. *J. Fish. Res. Board Can.* 28: 573-1581.
- Alverson, D. L. and M. J. Carney. 1975. A graphic review of the growth and decay of population cohorts. *J. Cons. int. Explor. Mer.*, 36(2): 133-143.
- Andrewartha, H. G. y L. C. Birch. 1960. Some recent contributions to the study of the distribution and abundance of insect. *Annual Review of Entomology* 5: 219-42.
- Anthony, V. C. 1971. The density of growth of the Atlantic herring in Maine, (Clupea harengus var. membras L.). *Rapports et Procès Verbaux des Reunions. Conseil International pour l'Exploration de la Mer.* 160: 197-205.
- Balbontín, F. y M. Garretón. 1977. Desove y primeras fases de desarrollo de la sardina española, (Sardinops sagax musica), en Valparaíso. *Rev. de Biol. Mar* 16(2): 171-181.
- Bakun, A y R. Parrish. 1980. Environmental input to fishery population models for eastern boundary current regions. *IOC Workshops Reports* 28: 67-104.
- Bakun, A y R. Parrish. 1982. Turbulence, transport and pelagic fish in the California and Perú current system. *Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest. Prog. Report* 23: 99-112.
- Beddington, J. y R. M. May. 1977. Harvesting Populations in a randomly fluctuating environment. *Science* 197: 463.

- Begonal, T. B. 1973. Fish fecundity and its relations with stock and recruitment. Rapp. P-v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer. 164: 186-198.
- Begon, M. y M. Mortimer. 1981. Population Ecology. A Unified Study of Animals and Plants. Blackwell Scientific Publications. Oxford London, 200 pp.
- Bernal, P. A., F. L. Robles y O. Rojas. 1982. Variabilidad física y biológica en la región meridional del sistema de corrientes Chile-Perú. Monografías Biológicas 2: 75-102.
- Beverton, R. J. H. y S. J. Holt. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. Fishery Investigations, London (Series II), 19: 1-533.
- Blaxter, J. H. S. y J. R. Hunter. 1982. The Biology of the Clupeoid Fishes. Advances in Marine Biology, 20: 1-223.
- Burd, A. C. y T. J. Hulme. 1984. Prediction of the herring recruitment from I.Y.H.S. data. International Council for the Exploration of the Sea (in press).
- Christian, J. 1971. Population density and reproductive efficiency. Biol Reprod 4: 248-294.
- Clark, F. N. y J. C. Marr. 1955. Population dynamics of the Pacific Sardine. Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest. Progress. Reports 1 July 1953 to 31 March 1955: 11-48.
- Coello, S. y L. Arriaga. 1984. Aspectos reproductivos de la sardina del sur Sardinops sagax en aguas ecuatorianas. 7 pp (manuscrito).

- Csirke, J. 1980. Recruitment in the peruvian anchovy and it's dependence on the adult population. Rapp. P-v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer. 177: 307-313.
- Cushing, D. M. 1962. Recruitment to the North Sea herring stock. Fishery Investigations, London, Ser II, 23(5): 45-71.
- Cushing, D. M. 1966. Biological and hidrographic changes in British seas during the last thirty years. Biological Reviews 41: 221-58.
- Cushing, D. M. 1973. The dependence of recruitment on parent stock. J. Fish. Res. Board Can. 30(12,2): 1965-1976.
- Cushing, D. H. and A. C. Burd. 1957. On the herring of the Southern North Sea. Fisheries Investigations, London, Ser II. 20(11): 1-31.
- Daan, N. 1980. A review of replacement of depleted stock by other species and mechanism underlying such replacement. Rapp. P-v Reún. Int. Explor. Mer. 177: 405-21.
- De Angelis, D. L. and J. C. Waterhouse. 1987. Equilibrium and non equilibrium concepts in ecological models. Ecological Monographs 57(1): 1-21.
- De Buen, F. 1958. Peces de la superfamilia Clupeoidae en aguas de Chile. Rev. de Biol. Mar 8(1-3): 83-110.
- Drago, G. 1984. Dinámica de los principales stock pelágicos (Engraulis ringens y Sardinops sagax), explotados de la Zona Norte de Chile (18°20'S a 24°00'S) entre 1959 y 1982. Tesis para optar al título de Ingeniero Pesquero. Universidad Católica de Valparaíso.

- Eberhartt, L. L. 1970. Correlation, regression and density dependence. *Ecology* 51(2): 306-310.
- Elliot, J. M. 1984a. Growth, size, biomass and production of young migratory trout Salmo trutta in a lake district stream, 1966-83. *Journal of Animal Ecology* 53: 979-994.
- Elliot, J. M. 1984b. Numerical changes and population regulation in young migratory trout Salmo trutta in a lake district stream, 1966-83. *Journal of Animal Ecology* 52(2): 327-350.
- Garretón, M. y F. Balbontín. 1982. Efectos de la temperatura en el desarrollo embrionario y crecimiento inicial de las larvas de sardina española, (Sardinops sagax musica), en condiciones de laboratorio. *Rev. Biol. Mar., Valparaíso* 18(1): 57-71.
- Hairst, V. and M. Stocker. 1985. Growth and maturation of Pacific Herring (Clupea harengus pallasii) in the Strait of Georgia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci. (Suppl 1)*: 138-146.
- Harris, J. G. H. 1975. The effect of density dependent mortality on the shape of the Stock and Recruitment curve. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 36: 144-149.
- Hassell, M. P. 1975. Density dependence in single species populations. *Journal of Animals Ecology* 44: 283-95.
- Hestech, J. B. 1988. Population regulation of cyclic mammals: a model of the social fence hypothesis. *Oikos* 52: 156-168.

- Herrera, G. y F. Balbontín. 1983. Tasa de evacuación intestinal e incidencia de alimentación en larvas de Sardinops sagax musica (Pisces, Clupeiformes). Rev. de Biol. Mar 19(2): 113-132.
- Hjort, J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of the Northern Europe viewed in the light of the biological research. Rapp. P-v. Reün. Cons. Perm. Int. Explor. Mer. 20: 1-228.
- Hoening, J. M. 1985. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates. Graduate School of Oceanographic University of Rhode Island. 18 pp.
- Hunter, J. R. and S. R. Golberg. 1980. Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, Engraulis mordax. Fish. Bull. U.S. 77(3): 641-652.
- Hunter, J. R. and C. A. Kimbell. 1980. Egg cannibalism in the northern anchovy, Engraulis mordax. Fishery Bulletin U.S. 78: 811-816.
- Hunter, J. R. and B. J. Macewicz. 1980. Sexual maturity, batch fecundity, spawning frequency and temporal pattern of spawning for the northern anchovy, Engraulis mordax during the 1979 spawning season. Calif. Coop. Oceanic. Fisheries Invest. Rept. 21: 139-149.
- Iles, T. D. 1968. Growth studies on the North Sea herring II. O-group of East Anglian herring. Journal du Conseil. Conseil International pour l' Exploration de la Mer. 32: 92-1.
- Iles, T. D. and M. Sinclair. 1982. Atlantic herring: stock discreteness and abundance. Science (Wash., D.C.) 215: 627-633.

- Jones, R. 1981. The use of the length composition data in Fish Stock Assessments (with notes on VPA and cohort analysis). FAO Fisheries Circular 734: 1-57.
- Jones, R. 1985. Manual on populations dynamics. Kuwait Institute for Scientific Research, SAFAT, KUWAIT. 326 pp.
- Kawasaki, T. 1983. Why do some pelagic fishes have wide fluctuations in their numbers? Biological basis of fluctuations from widepoint of evolutionary ecology. FAO Fish. Rep./FAO Inf. Pesca, 291(3): 1065-80.
- Kelly, R. y J. L. Blanco. 1983. Estudio oceanográfico de las aguas del norte de Chile durante febrero y marzo de 1983. Comité Oceanográfico Nacional - Instituto Hidrográfico de la Armada de Chile. Inst. Fom. Pesq. Santiago, Chile. 17 p.
- Kelly, R., Blanco J. L. y M. Díaz. 1983. Rangos típicos de temperatura, salinidad y oxígeno de las aguas del norte de Chile. Comité Oceanográfico Nacional - Instituto Oceanográfico de la Armada de Chile. Comité Oceanográfico Nacional (Comité Científico de ERFEN-Chile). Inst. Fom. Pesq. Santiago, Chile 15 p.
- Koch, A. 1974. Coexistence resulting from alternation of density dependent and density independent growth. J. Theor. Biol. 44: 373-386.
- Koslow, J. A., Thompson K. R. and W. Silvert. 1987. Recruitment to Northwest atlantic cod (Gadus morhua) and haddock (Melanogrammus aeglefinus) stock: Influence of stock size and climate. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 44: 26-39.
- Krebs, C. 1978. Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. Harper and Row. Inc., New York. 753 pp.

- Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford University Press, New York.
- Larkin, P. A. 1978. Fisheries management an assay for ecologist. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9: 57-73.
- Lasker, R. 1975. Field criteria for survival of anchovy larvae: the relation between inshore chlorophyll maximum layer and successful first feeding. *Fisheries Bulletin* 73(3): 453-462.
- Lasker, R. 1978. The relation between oceanographic conditions and larval anchovy food in the California current: identification of factors contributing to recruitment failure. *Rapp P-v Reün. Cons. Inst. Explor. Mer* 173: 212-230.
- Lasker, R. 1985. What limits clupeoid production? *Can. J. Fish. aquat. Sci.* 42 (Suppl 1): 31-38.
- Lett, P. F. and A. C. Kohler. 1976. Recruitment a special problem of multispecies interaction and environmental perturbations with special reference to gulf of St. Lawrence Atlantic herring (Clupea harengus harengus). *Journal of the Fisheries Research Board Canada* 33: 1353-1371.
- Mac Arthur, R. 1958. Population ecology of some warblers of Northern coniferous forests. *Ecology* 39: 599-619.
- Mac Arthur, R., J. H. Connell. 1966. The biology of populations. Wiley. New York. 200 pp.

- Mac Call, A. D. 1980a. The consequences of cannibalism in the Stock Recruitment relationships. "Effects of Environmental variation on the survival of larval fishes". Intergovernmental Oceanographic Commission Workshops Reports 28: 201-220. Unesco, Paris.
- Mac Call, A. D. 1980b. Populations models for the northern anchovy (Engraulis mordax). Rapports èt Procès Verbaux des Reunions. Conseil International pour l'Exploration de la Mer. 177: 292-306.
- Mac Call, A. D. 1976. Density-dependence of catchability coefficient in the California sardine Sardinops sagax caerulea, purse seine fishery. Calif. Coop. Oceanic. Fish. Invest. Rep. 18: 136-148.
- Maelzer, D. A. 1970. The regression of $\log N_{n+1}$ on $\log N_n$ as a test of density dependence: an exercise with computer constructed density - independent populations. Ecology 51: 810-822.
- Martínez, C., C. Salazar, G. Bohm, J. C. Mendieta y C. Estrada. 1985. Efectos del fenómeno de El Niño 1982-83 sobre los principales recursos pelágicos y su pesquería (Arica-Antofagasta). Invest. Pesq. (Chile) 32: 129-139.
- Martínez, C. A. Aranís, C. Estrada y P. Barría. 1987a. Situación actual de la pesquería de sardina española (Sardinops sagax musica) en la Zona Norte de Chile. En Manejo y Desarrollo Pesquero. P. Arana (ed.). Escuela de Ciencias del Mar. Facultad de Recursos Naturales. Universidad Católica de Valparaíso. 115-131.
- Martínez, C., A. Aranís, C. Estrada y P. Barría, G. Bohm, V. Erbs, J. Oliva, A. E. Orellana, V. Bocíc, M. Reyes, M. Avila y E. Estay. 1987b. Diagnóstico de las Principales Pesquerías

- Nacionales Pelágicas Zona Norte (I-IV Región) 1986. Estado de situación del recurso. Convenio CORFO-IFOP. Corp. Fom. Prod. (AP 87-6). Inst. Fom. Pesq. Santiago, Chile. 219 p.
- May, R. M., Conway, G. R., Hassell, M. P. and T. R. E. Southwood. 1974. Time delays, density dependence and single species oscillations. *J. Anim. Ecol.* 43: 747-70.
- May, R., Beddington, J. R., Horwood, J. W. and J. G. Sheherd. 1978. Exploiting natural populations in a incertain world. *Mathematical Bioscience* 42: 219-306.
- Morris, R. F. 1959. Single factor analysis in population dynamics. *Ecology* 40: 580-8.
- Motoda, S. and Y. Hirano. 1963. Review of japanese herring investigations. *Rapports èt Procès Verbaux des Reunions. Conseil International pour l'Exploration de la Mer.* 154: 259-251.
- Mujica, A., Rojas, O. y A. Aranís. 1985. Aspectos reproductivos de la sardina española (Sardinops sagax Jenyns) en la zona norte de Chile y su variación durante El Niño 1982-83. *Investigación Pesquera (Chile)*: 153-160.
- Nicholson, A. J. 1933. The balance of Animals populations. *Journal of Animal Ecology* 38: 361-77.
- Nicholson, A. J. 1954. An outline of the dynamics of animal population. *Australian Journal of Zoology* 2: 9-25.
- Nicholson. A. J. 1957. The self-adjustment of the populations of change. *Cold Spring Harbour Symposium Quantitative Biology* 22: 153-72.

- Nicholson, A. J. 1958. Dynamics of the insect populations. Annual Review of Entomology 3: 107-36.
- Nicholsky, G. V. 1969. Theory of Fish Population Dynamics. Oliver and Boyd, Edingburd.
- Orellana, C. y F. Balbontín. 1983. Estudio comparativo de las larvas de los Clupeoideos de la costa de Chile. Rev. Biol. Mar 19(1): 1-46.
- Parrish, R. H., Mallicoate, D. L. and R. A. Klingbeil. 1986. Age dependent fecundity, number of spawning per year, sex ratio, and maturation stages in northern anchovy, Engraulis mordax. Fishery Bulletin 84(3): 503-517.
- Parrish, R. H., A. D. Mac Call. 1978. Climatic variations and exploitation in the Pacific mackerel fishery. Calif. Dep. Fish. Game, Fish. Bull. 167: 109 p.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stock. J. Cons. int. Explor. Mer. 39(2): 175-192.
- Paulik, G. J. 1973. Studies of the possible form of the Stock Recruitment curve. Rapp. Proc. Verb. Reun. Int. Comm. Explor. Mer. 164: 302-15.
- Peterman, R. M. 1978. Testing for density- dependent marine survival in Pacific salmonids. J. Fish. Res. Board. Can. 35: 1434-1450.
- Peterman, R. M. and M. J. Bradford. 1987. Density dependent growth of age 1 English Sole (Parophrys vetulus) in Oregon and Washington Costal Waters. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 44: 48-53.

- Pianka, E. R. 1982. *Ecología Evolutiva*. Ediciones Omega, S. A. Barcelona. 365 pp.
- Pienaar, L. V. and W. E. Ricker. 1968. Estimating mean weight from length statistics. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 25: 2743-2747.
- Pitcher, T. J. and P. J. B. Hart. 1982. *Fisheries Ecology*. The Avi. Publishing Company, I.N.C. Westport, Connecticut. 414. pp.
- Pielou, E. C. 1974. *Population and Community Ecology: Principles and methods*. Gordon and Breach, New York. 424 pp.
- Pim, S. L. 1982. *Food Webs*. Chapman and Hall Ltda., New York. 219 pp.
- Podoler, H. and D. Rogers. 1975. A new method for the identification of key factors from life - table data. *J. Anim. Ecol.* 44: 85-114.
- Pope, J. G. 1972. An investigation of the accuracy of virtual population analysis using cohort analysis. *Res. Bull. Int. Comm. Nortw. Atlant. Fish.* 9: 65-74.
- Radovich, J. 1981. The collapse of the California sardine fishery: What have we learned?. In Glantz, M. and J. Thompson eds. *Resources management and environmental uncertainty: lessons from coastal upwelling fisheries*. John Wiley and Sons, New York: 107-186 pp.
- Rechlin, O. 1984. Results of the investigations of the growth in length of Western Baltic spring spawning herring independence on Stock size and catch in number. International Council for the Exploration of the Sea (In press).

- Reish, R. L., Deriso R. B., Ruppert, D., and R. J. Carroll. 1985. An investigation of the population dynamics of Atlantic menhaden (Brevoortia tyrannus). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42 (Suppl 1): 147-157.
- Retamales, R. y L. González. 1983. Fecundidad de la sardina española (Sardinops sagax musica). Corporación de Fomento de la Producción (AP 84-5) Instituto de Fomento Pesquero. 30 pp.
- Ricker, W. E. 1954. Stock and Recruitment. Journal of Fisheries Research and Board Canada 11: 559-623.
- Ricker, W. E. 1969. Effects of size-selective mortality and sampling bias on estimates of growth, mortality, production and yield. J. Fish. Res. Bd. Canada 26: 479-541.
- Ricker, W. E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Bd. Canada 191: 382 pp.
- Rickter, V. A. and Efanov, V. N. 1976. On one the approaches to estimation of natural mortality of fish populations ICNAF Restricted Doc. Ser. 377: 12 pp.
- Roff, D. A. 1984. The evolution of life history parameters in teleost. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 989-1000.
- Rojas, O. y A. Mujica. 1981. Delimitación de las áreas de desove y prerreclutamiento y estimación de la abundancia relativa de huevos y larvas de peces pelágicos de importancia económica. Informe Técnico. Subsecretaría de Pesca - Instituto de Fomento Pesquero. 82 pp.
- Roughgarden, J. 1971. Density dependence natural selection. Ecology 52: 453-68.

- Salazar, C., Martínez, C., Mendieta, J. y G. Bohm. 1984. Evaluación del recurso sardina española (Sardinops sagax musica) de la Zona Norte de Chile, por Análisis de Población Virtual. Investigación Pesquera 31: 3-16.
- Sameoto, D. 1981. Vertical distribution and abundance of the peruvian anchovy, Engraulis ringens and Sardinops sagax, larvae during November 1977. J. Fish. Biol. 21: 171-185.
- Saville, A., Bailey, R. S. and M. Black. 1984. Variations in growth of herring in the Shetland area and to the West of Scotland in relation to population abundance. International Council for the Exploration of the Sea (In press).
- Serra, J. R. 1983. Changes in abundance of pelagic resources along the Chilean Coast. Paper prepared for presentation in the FAO Expert Consultation to examine changes in abundance and composition by species of neritic fish resources. San José, Costa Rica 18-19 April.
- Serra, J. R., Aguayo, M., Rojas, O., Inostroza, F. y J. Cañón. 1979. Sardina española (Sardinops sagax musica De Buen). En: "Estado actual de las principales pesquerías nacionales. Bases para un desarrollo pesquero". CORFO. Gerencia de Desarrollo. Instituto de Fomento Pesquero (AP 79-18): 52.
- Serra, J. R., A. Zuleta. 1982a. Antecedentes biológico pesquero de los recursos pelágicos de la Pesquería de la Zona Norte, con énfasis en la sardina española. Subsecretaría de Pesca, Santiago. Informe Interno.
- Serra, J. R., A. Zuleta. 1982b. La Pesquería Pelágica Chilena: Antecedentes. Monografías Biológicas (2): 19-38.

- Serra, J., A. Zuleta y P. Barría. 1988. Informe Técnico. Estado de situación de la sardina y estimación de una captura total permisible, 1988. Convenio Subsecretaría de Pesca - Instituto de Fomento Pesquero (Informe Interno) 14 p. 12 Anexos.
- Sharp, G. D. 1980. Report of the Workshop on effects of Environmental Variation on survival of larval pelagic fishes. IOC. Workshop Report 28: 15-59.
- Sharp, G. D., Csirke, J. and S. García. 1983. Modelling fisheries: What was the question? FAO. Informe de Pesca 291(3): 1177-224.
- Shepherd, J. G. 1982. A versatile new stock - recruitment relationships for fisheries, and the construction of sustainable yield curves. J. Cons. Int. Explor. Mer. 40(1): 67-75.
- Sinclair, M., Tremblay M. J. and P. Bernal. 1985. El Niño Events and variability in a Pacific mackerel (Scomber japonicus), Survival Index: Support for Hjort's second hypothesis. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42: 602-608.
- Smith, P. E. 1978. Biological effects of ocean variability: Time and Spaces Scales of biological reponse. Rapp. P-v Reún. Cons. Int. Explor. Mer, 173: 117-127.
- Smith, P. E. 1985. Year - class strenght and survival of 0-group clupeoids. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42 (Suppl1): 69-82.
- Solomon, M. E. 1949. The natural control of animals population. Journal of Animal Ecology 18: 1-35.

- Southwood, T. R. E. 1966. Ecological methods with particular reference to the study of insect populations. Methuen, London. 391 pp.
- Southwood, T. R. E. 1976. Bionomics strategies and population parameters. In: Theoretical Ecology: Principles and applications (May, R. M. ed.) pp. 26-48. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- St. Amant. J. L. S. 1970. The detection of regulation in animal populations. Ecology 51: 823-828.
- Stearn, S. C. 1977. The evolution of the life history traits: A critique of the life history and review of the data. Ann. Rev. Ecol. Syst. 8: 145-71.
- Stubbs, M. 1977. Density dependence in the life - cycles of animals and its importance in K - and r - strategies. J. Anim. Ecol. 46: 677-688.
- Tanner, J. T. 1966. Effects of populations density on growth rates of animal populations. Ecology 47: 733-58.
- Taylor, C. C. 1959. Temperature and growth - The Pacific Razor Clam. J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer. 25 (1): 93-101.
- Torres, A., C. Martínez y J. Oliva. 1985. Migraciones de la sardina española en el Pacífico Sur Oriental, durante el fenómeno de "El Niño" 1982-1983 y en 1984. Invest. Pesq. (Chile) 32: 95-100.
- Tsukayama, I. y M. A. Alvarez. 1980. Fluctuaciones del stock de anchovetas desovantes durante los ciclos reproductivos de primavera 1964-1978. IOC. Workshops Reports 28: 233-240.

- Ulltang, O. 1984. Review of the handling of predation data on eventual changes in weight at age and age at first maturity by different assessment working group. International Council for the Exploration of the Sea (In press).
- Varley, G. C., G. R. Gradwell. 1960. Key factors in populations studies. *The Journal Animal Ecology* 29(2): 399-401.
- Varley, G. C., G. R. Gradwell. 1970. Recent advances in insect population dynamics. *Ann Rev. Ent.* 15: 1-24.
- Verhulst, P. F. 1938. Notice sur la loi que suit la population dans son accroissement. *Correspond. Math. et. Phy* 10: 113-121.
- Vidal, J. C. 1967. Some populations dynamics of the spanish sardine (Sardinops sagax musica) in Antofagasta Chile. Msc. University of Washington, USA. 74 pp. (Unpublished).
- Ware, D. M. 1980. Bioenergetic of Stock and Recruitment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.* 37: 1012-1020.
- Ware, D. M. 1985. Life History characteristics, reproductive value and resilience of Pacific herring (Clupea harengus pallasii). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.* 42 (Suppl 1): 127-137.
- Ware, D. M., T. Tsukayama. 1981. A possible recruitment model for the peruvian anchovy. *Boletín del Instituto del Mar del Perú - Callao.* Vol. Extraordinario ISSN - 0378 - 7699: 55-61.
- Watt, K. E. F. 1964. Density dependence in populations fluctuations. *Can. Entomol.* 96: 1147-1148.

Zuleta, A. y M. Aguayo. 1987. Sistema de control a través de cuotas de captura para el Manejo de la Pesquería Demersal de merluza del sur (Merluccius australis). Convenio Subsecretaría de Pesca - Instituto de Fomento Pesquero (Informe Interno) 12 p. 7 Anexos.

ANEXO 1

Antecedentes sobre el ciclo vital de la sardina

Sardinops sagax se distribuye en el Pacífico Sur Oriental, entre las Islas Galápagos (Ecuador), y Corral en Chile (FAO, 1987). De Buen (1958), describe dos subespecies Sardinops sagax sagax, cuya distribución geográfica se extiende desde Ecuador hasta Ilo en Perú y Sardinops sagax musica, del sur del Perú y norte de Chile.

Torres (1985, com. pers.), a través de antecedentes de marcaje - recaptura y marcadores genéticos plantea para esta última subespecie, la existencia en Chile de por lo menos dos unidades poblacionales, una en el norte del país y otra ubicada en la Zona de Talcahuano.

Hay información biológico-pesquera y de cruceros bio-oceanográficos que avalan esta última afirmación, como son la segregación espacial de las abundancias, zonas de capturas, áreas de desove y estructura demográfica.

Orellana y Balbontín (1983), constataron diferencias morfológicas y morfométricas en las larvas de sardina; Balbontín y Garretón (1977), indican diferencias en el número de vértebras en adultos con respecto a la latitud.

Sardinops sagax musica es dioica, sin dimorfismo sexual, con un ciclo de vida complejo y sobreposición de generaciones. Posee una estrategia de vida concordante con presiones selectivas del ambiente natural. Considerando los trabajos publicados y nuestros resultados, podemos resumir su ciclo vital de la siguiente forma.

Sardina tiene dos períodos de reproducción, uno entre febrero-marzo y el otro de julio-septiembre. El último período se ha descrito como el desove principal de invierno primavera (Vidal, 1967;

Serra et al. 1979; Serra y Zuleta, 1982a; Martínez et al. 1987a). Este patrón reproductivo se modifica drásticamente al cambiar las condiciones oceanográficas (Mujica et al., 1985; Martínez et al., 1985). El área de desove es extensa, abarca desde Arica al sur de Antofagasta y se amplía o reduce interanualmente por procesos oceanográficos.

Generalmente la mayor abundancia de huevos y larvas se concentra frente Arica, en la desembocadura del Río Loa y en Tocopilla (Mujica et al. 1985; Rojas y Mujica, 1981). Durante la época reproductiva los cardúmenes de sardina confluyen hacia la costa y las hembras de mayor tamaño, inician el desove, siendo seguidas por las menores.

La proporción sexual en los cardúmenes es variable. El desove se produce entre las 20 y 04 horas (Oliva, 1988 com. pers.); y los ovocitos hidratados son fertilizados externamente. Los estadios de desarrollo de los huevos han sido descritos en detalle por Balbontín y Garretón (1977). Los huevos eclosionan al tercer día dependiendo de la temperatura ambiental y dan origen a una prelarva, que tiene una longitud promedio de 3.77 mm, después de tres meses de vida y de completar los estadios de larva y post-larva, alcanza 21.9 mm (Garretón y Balbontín, 1982). La postlarva se alimenta de copepoditos y nauplius (Herrera y Balbontín, 1983).

Con respecto a su distribución batimétrica Sameoto, (1981), señala que las larvas de sardina y anchoveta se encuentran segregadas a profundidades diferentes.

Al igual que otros peces, durante el primer año de vida se produce la mayor mortalidad (Blaxter y Hunter, 1982) y los huevos y larvas son afectados por los fenómenos de transporte de masas de agua (Bakun y Parrish, 1982; Smith, 1978).

En los últimos años (1983-1987), la sardina ha iniciado su reproducción a los tres años de edad, integrando el stock desovante. Actualmente se desconoce la conducta reproductiva de los cardúmenes y los procesos que gatillan el inicio del proceso reproductivo.

ANEXO 2

Descripción del sistema de muestreo del desembarque, en la pesquería pelágica del norte del país

En el área de estudio (Figura 5), se efectúan diariamente aproximadamente 12 muestreos de los desembarques. Durante el desembarque de la captura se realiza un muestreo aleatorio simple de los peces descargados, presentes en el vibrador de las tolvas de pesaje de las plantas de reducción, lo cual representa el desembarque de un barco cerquero.

El tamaño de la muestra extraída es variable y está determinado por el tamaño de los peces. Esta muestra se transporta a las bases zonales para realizar en forma secuencial, los denominados muestreos de proporción de especies, biológico, de longitudes y de otolitos.

El muestreo de proporción de especies en la muestra seleccionada permite determinar el número y peso de las especies presentes en el desembarque.

El muestreo biológico se efectúa a la especie dominante y consiste en realizar un muestreo aleatorio simple de tamaño mínimo muestral de 84 unidades (peces). Las sardinas y anchovetas se estratifican por clases de longitud, usando intervalos de 0,5 cm. En orden ascendente a cada ejemplar, se registra su longitud y peso total, se extraen las gónadas, se determina el sexo, estado de madurez sexual, peso de las gónadas y peso eviscerado, finalmente si se requiere se extraen los otolitos.

El muestreo de longitudes consiste en adicionar aleatoriamente al muestreo biológico un número variable de peces, para obtener un tamaño mínimo de 120 ejemplares. Estos peces se ordenan por longitud, sexo, se cuantifica su frecuencia y peso total por estrato de longitud y si es necesario se obtienen sus otolitos.

Finalmente, se realiza un muestreo aleatorio de otolitos por estrato de longitud. Se considera apropiado un número mínimo acumulado de 32 pares de otolitos mensuales por estrato.

ANEXO 3

1. Características de la pesquería y del stock

1.1 Desarrollo de la pesquería pelágica

El análisis de los desembarques de especies pelágicas en la Zona Norte de Chile (Figura 6), indica que a partir de 1955 se incrementaron sustancialmente las capturas, siendo la anchoveta la especie dominante. En 1964, esta pesquería alcanzó niveles de desembarque cercanos a 1 millón de toneladas, y declinó considerablemente durante el fenómeno ENOS 1965. Al año siguiente el stock se recuperó rápidamente y se obtuvieron las capturas históricas más altas de esa década registrándose 1,2 millones de toneladas. Desde 1964 hasta 1971, se observó un comportamiento errático de las capturas, las cuales declinaron abruptamente durante el ENOS 1972-73. En los años siguientes 1974, 1975 y 1976, la anchoveta mantuvo niveles de captura cercanos a 250 mil toneladas. En 1977 se produjo el colapso del recurso y se inició el predominio de la sardina en las capturas pelágicas.

Entre 1978 a 1981, los desembarques de anchoveta tuvieron un comportamiento pulsátil. Durante los años del ENOS 1982-83, prácticamente no se capturó y se detectó en 1984 y 1985 un aumento notable de su abundancia en el ictioplancton.

En 1986, se incrementaron extraordinariamente las capturas superando el nivel histórico registrándose 1,3 millones de toneladas. Este evento coincidió con el período frío del océano que se produjo después del ENOS 1982-83.

En 1987, las capturas de anchoveta tuvieron un intenso decremento debido a anomalías térmicas positivas, que modificaron su disponibilidad.

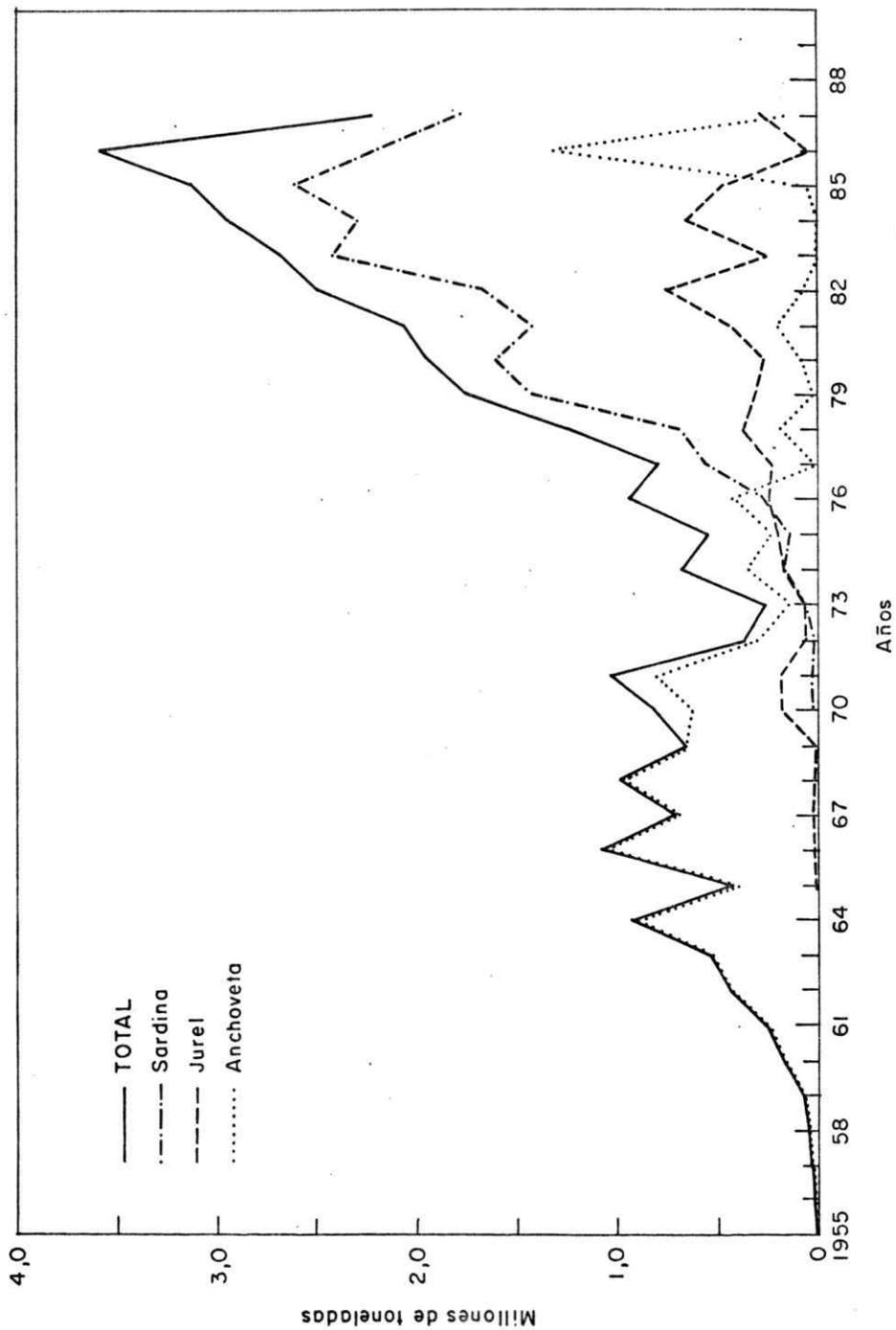


Figura 6 Desarrollo histórico del desembarque de especies pelágicas en la Zona Norte de Chile (1955-1987)

Durante el período 1955-1976 en que predominó la anchoveta, se registraron en el área de estudio siete eventos ENOS de diferentes intensidades.

A partir de 1965, se inicia en la Zona Norte la pesquería del jurel con capturas inferiores a 50 mil toneladas manteniéndose en esos ordenes de magnitud hasta 1969. En 1970 y 1971 se incrementó en forma notable y disminuyó durante los años correspondientes a ENOS 1972-1973. A partir de esa fecha, se inició la fase de crecimiento de la población, y pasó a ocupar el segundo lugar de importancia en la pesquería, registrándose en 1982 su captura más alta de 800 mil toneladas. Después del ENOS 1982-83 se registró una progresiva declinación.

En la Zona Norte del país el jurel presentó capturas variables, producto de cambios en su disponibilidad que se asocian al hecho que esta pesquería se ubica en el límite Norte de su área de distribución geográfica.

Por su parte la sardina tuvo desde 1970 hasta 1972 bajas capturas, observándose entre 1973 y 1978, una fase de crecimiento del recurso. Desde 1979 a 1980, el stock de sardina estuvo en plena explotación, pero después de 1981, se produjo la sobreexplotación y finalmente en 1987 inició su proceso de colapso.

Los montos totales de captura de la pesquería pelágica y su evolución, muestran en general cambios en los niveles de extracción de anchoveta y sardina.

Las capturas acumuladas de sardina desde los inicios de su explotación fueron de alrededor de 20 millones de toneladas. Es importante recalcar que en 1986, se obtuvieron las capturas más altas en la historia de la pesquería pelágica nacional, cifra que superó los 3,6 millones de toneladas, con un aporte significativo del recurso anchoveta. En 1987 se constató una declinación abrupta de los desembarques de peces pelágicos, situación que se debe a los niveles excesivos de la extracción de estos recursos.

1.2 Características de la flota cerquera

A partir de 1974, el número de embarcaciones en la Zona Norte indica una tendencia creciente y sostenida en la incorporación tanto de embarcaciones como en las capacidades de bodega promedio y acumuladas, lo cual ha producido un incremento sostenido del esfuerzo (Figura 7).

En 1974 existían en la Zona Norte 103 barcos cerqueros, con una capacidad de bodega acumulada de 15.600 metros cúbicos y una capacidad de bodega promedio de 151 metros cúbicos. Actualmente la flota consta de 187 embarcaciones y 48.515 metros cúbicos y una capacidad de bodega promedio de 260 metros cúbicos.

El aumento de los volúmenes de capacidad de bodega fue paulatino, notándose un incremento en 1981 y se hizo menor en los dos últimos años como consecuencia de la restricción establecida por el Decreto Ley N° 436 del Ministerio de Economía, que impidió el acceso de nuevas embarcaciones a la pesquería.

En 1974 el esfuerzo pesquero presentó 13.904 viajes, declinó en 1975 y aumentó en forma pulsátil hasta 1982, cabe mencionar que en 1978 manifestó un descenso. Durante el ENOS 1982-83, el esfuerzo se incrementó notablemente, situación que se explica por la distribución espacial más costera de los cardúmenes de sardina, los que se concentraron en los focos de surgencia.

En el período 1984-1987, se estabilizó el esfuerzo pesquero en alrededor de 46.500 viajes totales por año.

1.3 Rendimiento

La estimación de captura por unidad de esfuerzo (c.p.u.e.), como una medida práctica de medir el rendimiento de la flota permite aseverar, que desde 1974 hasta 1979, los rendimientos crecieron en forma exponencial (Figura 8), coincidiendo con el crecimiento poblacional de la sardina.

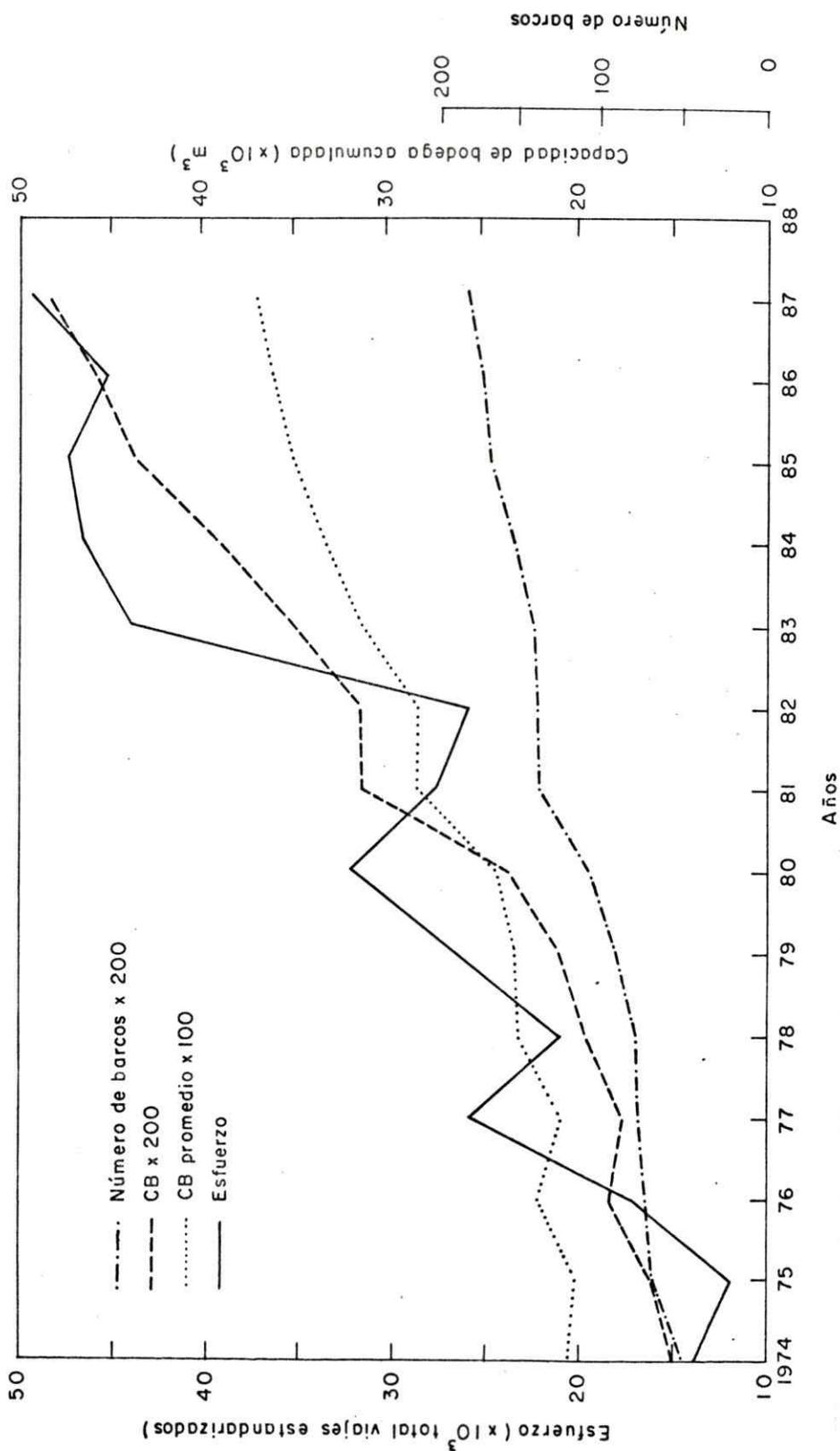


Figura 7 Características de la flota cerquera industrial, que captura sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

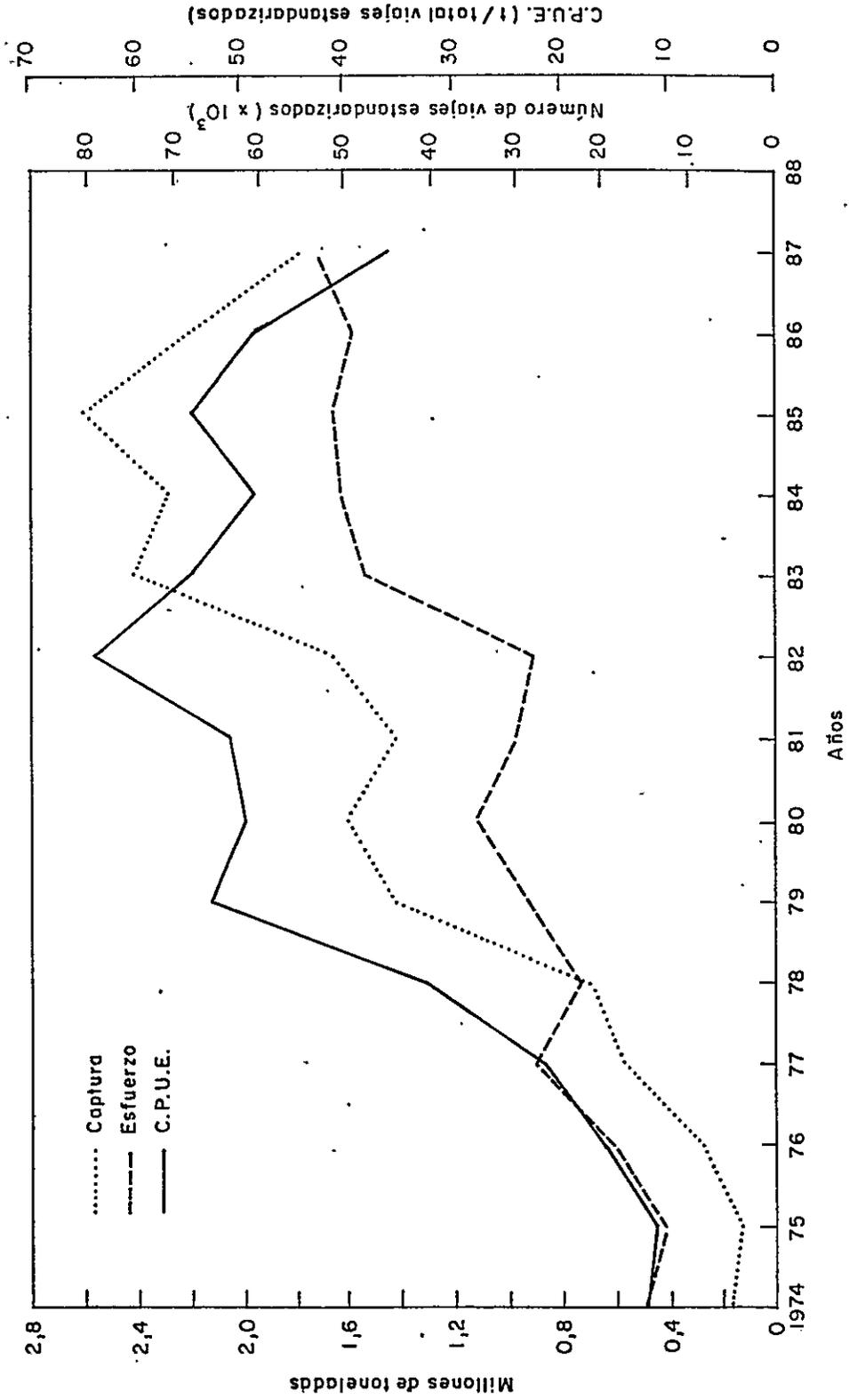


Figura 8 Captura, esfuerzo total estandarizado y rendimiento en la pesquería industrial de la sardina de la Zona Norte de Chile (1974-1987)

En 1979, se obtuvieron rendimientos de 50 toneladas por viaje, no obstante, en 1982, se logran los rendimientos más altos de 62 toneladas por viaje. Después de esa fecha se constató una peligrosa tendencia decreciente.

1.4 Análisis de las capturas mensuales

En el período analizado hay una marcada tendencia estacional, en la actividad de extracción (Figura 9 y 10). Desde 1974 a 1982, el régimen de captura estuvo asociado con los procesos reproductivos de esta especie y la sardina era más vulnerable a los sistemas de pesca durante sus períodos de desove.

Este patrón cambió sustancialmente después de ENOS 1982-83 y a partir de ese año, predominaron las capturas de sardina en los primeros meses.

Durante el período 1974-1982, el patrón de capturas presentó modas en marzo y agosto, que coincidían con la época de desove de la sardina y las menores capturas se observaron en diciembre y enero. En el período 1983-1987, este patrón se modificó drásticamente y las capturas mensuales fueron independientes de la estacionalidad reproductiva. Se constataron dos modas de captura en julio y octubre (Figura 10). Esta alteración del patrón de capturas es un indicador diagnóstico útil de cambio en la abundancia del stock y está asociado con la estructura demográfica de la población.

1.5 Estructura por edades de las capturas

Desde 1974 a 1984, predominaron en las capturas los grupos de edad VI y VII. En 1985, con la incorporación de la clase anual fuerte de 1981, se juvenilizó la estructura de edades del stock. En los últimos años ha predominado el grupo V y paulatinamente han desaparecido los grupos VIII, IX y X. Hasta 1982, se observaron en las capturas ejemplares de los grupos 0, I, II, III (Figura 11).

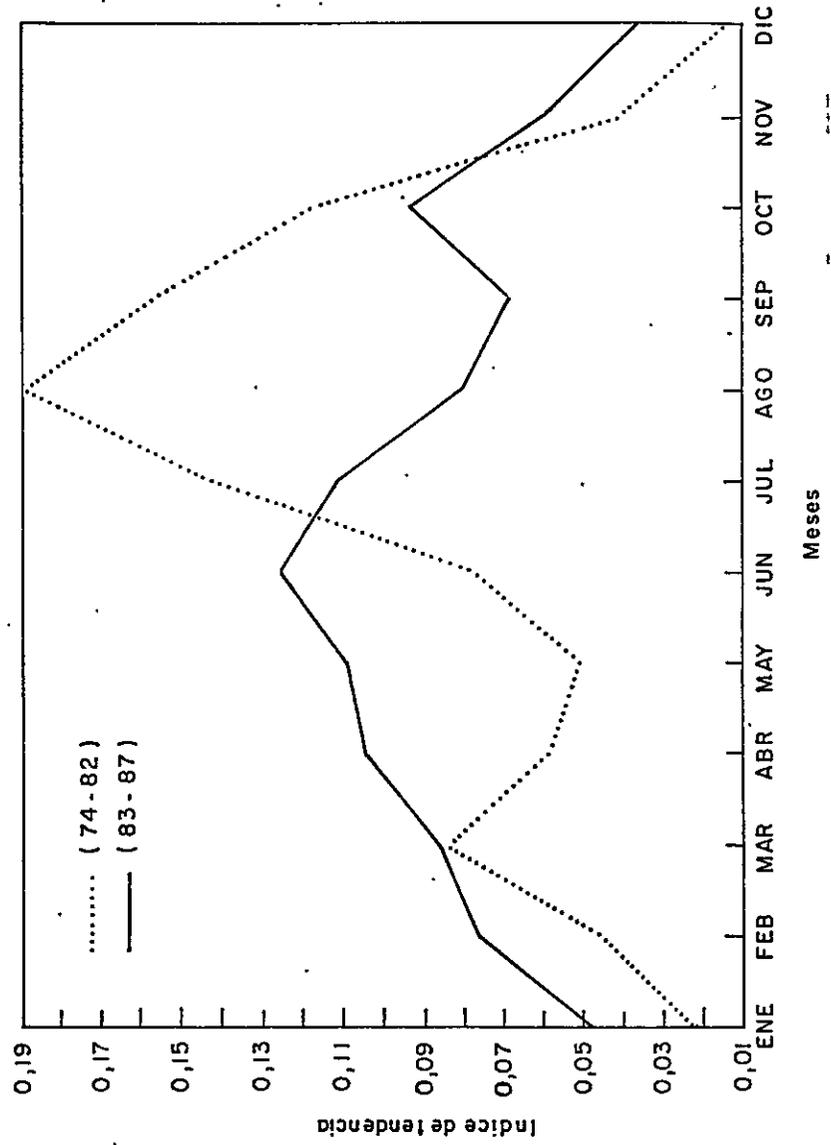


Figura 10 Indice de tendencia estacional de las capturas de sardina en la Zona Norte de Chile, entre (1974-1982) y (1983-1987)

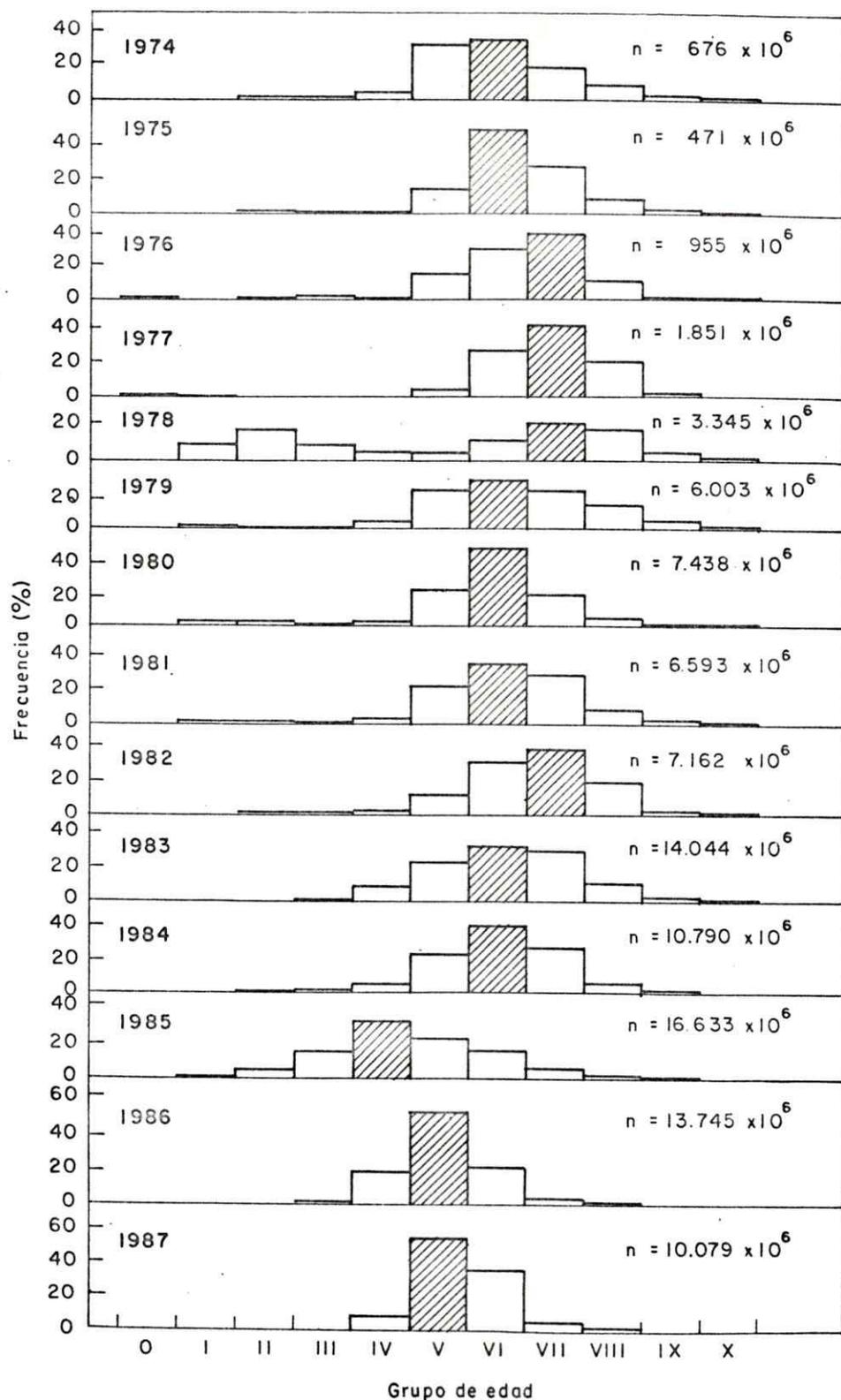


Figura 11 Estructura por edades de las capturas de sardina, en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

Durante 1987, el 90% de las capturas está compuesta por sardinas pertenecientes a los grupos V y VI y se ha modificado notablemente la estructura por edades en la población, situación que es más evidente y drástica en 1988.

1.6 Relación entre tasa de mortalidad por pesca y esfuerzo total estandarizado

Al establecer una relación entre la tasa de mortalidad por pesca y el esfuerzo aplicado al stock de sardina, se obtuvo una correlación directa no lineal (Figura 12). Este resultado señala que el coeficiente de capturabilidad no fue constante e indica la posibilidad de densodependencia. La tendencia exponencial señala un aumento creciente de la tasa de mortalidad por pesca entre 1973 y 1987.

En el gráfico se pueden delimitar dos períodos: uno entre 1974 y 1982 y otro en 1983-1987, estos coinciden con los expresados en las capturas. La tasa de mortalidad por pesca para la edad de referencia (VI), es de $F(6,tf) = 1,59$.

1.7 Abundancia

Los niveles de abundancia en número a inicio de año, por grupo de edad de la población de sardina se muestran en la figura 13 y en la Tabla III. Es importante mencionar que los niveles de reclutamiento (grupo de edad III), fueron exitosos, en el período 1974-1981 y tuvieron un descenso en 1982 y 1983.

Durante 1984 y 1985 ingresaron las clases anuales más fuertes de la historia de la pesquería, lo cual se detectó al observar su desplazamiento cronológico modal, en años sucesivos.

Los grupos de edad V, VI y VII son los que presentaron menores variaciones en su abundancia y disminuyeron por la declinación de la clase anual de 1979 (Figura 13). Además se pudo constatar que las clases anuales de 1971 y 1972, tuvieron magnitudes similares, y la clase anual 1973, inició y fortaleció el crecimiento de la población de sardina. Sin embargo, los reclutamientos después de ENOS

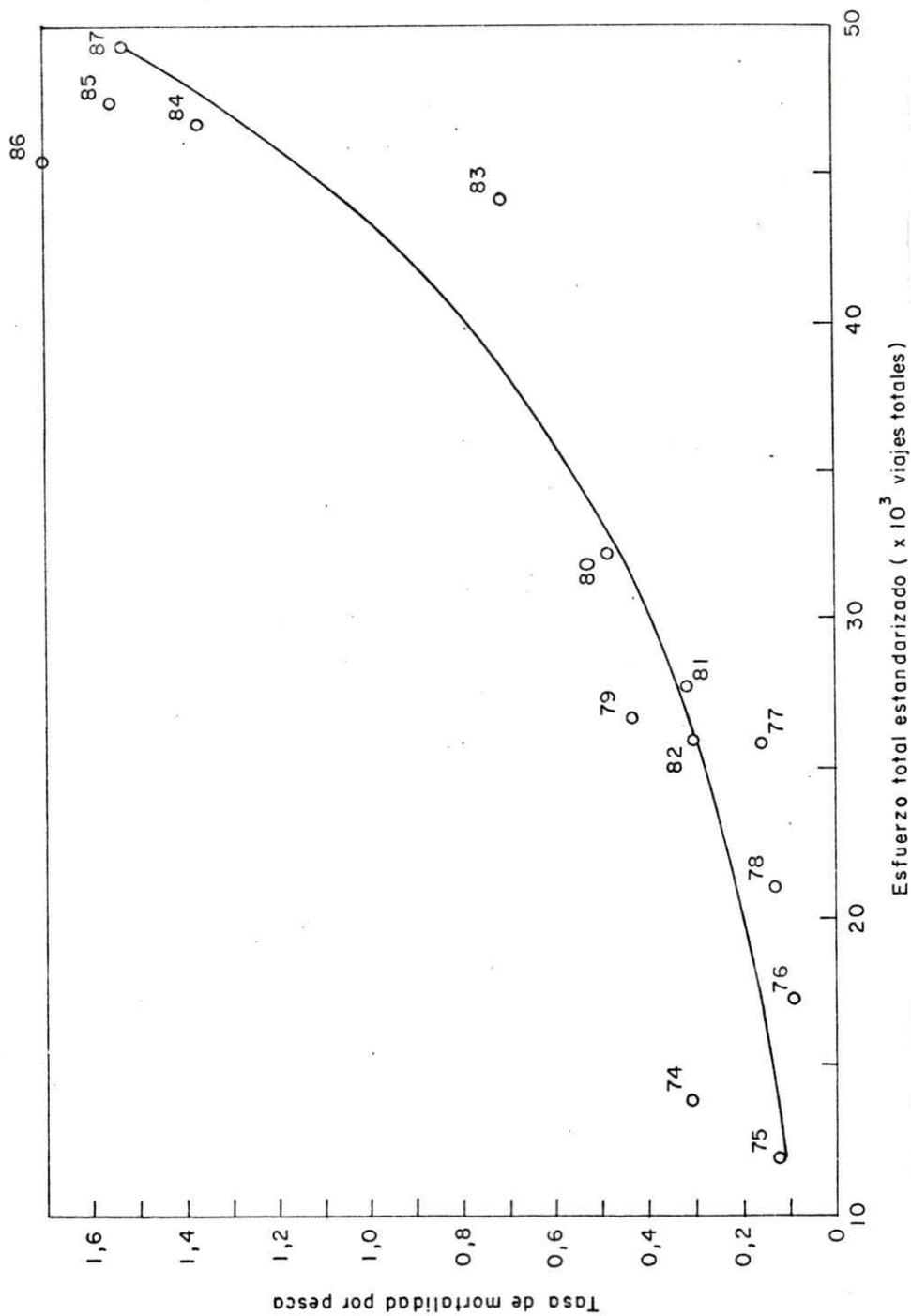


Figura 12 Relación entre la tasa de mortalidad por pesca del grupo de edad VI y el esfuerzo total estandarizado en la pesquería de la sardina (1974-1987)

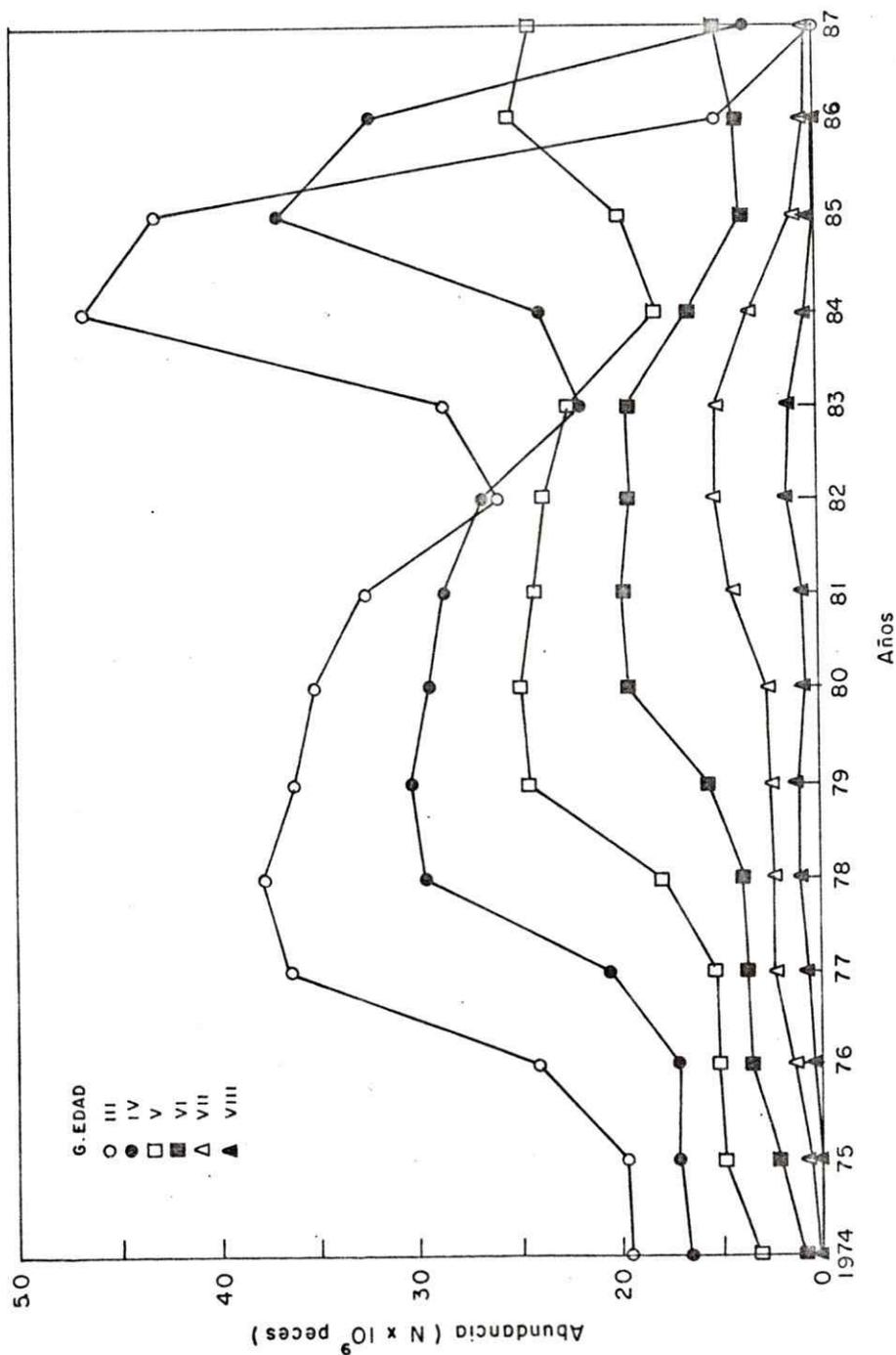


Figura 13 Abundancia en número a inicio de año de los grupos de edad, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

Tabla III

Abundancia en número a inicio de año por grupo de edad (en miles),
de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

G.EDAD	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987
3	9517194	9450033	14156620	2855290	27784760	26215720	25161460	22619150	16006480	18667120	36574340	33013940	4967835	123369
4	6610160	7047637	7177534	10473780	19473680	20339190	19419230	18612350	16719930	11836940	13766110	26926710	22142620	3583149
5	3233807	4870931	5219700	5309283	7753963	14431610	11828820	14223550	13624810	12328660	7727815	9777959	13220320	14129230
6	966605	220491	3550701	3751245	3665569	5590756	9527314	9693457	9363041	9468873	6412161	3825290	4101294	5678110
7	294625	523984	1439706	2389979	2362669	2508295	2672999	4323677	5209325	5088982	3422605	1206997	581517	555511
8	81859	112409	280394	733420	1111261	1154685	710582	787719	1592282	1549654	525043	205040	80582	30351
9	26942	21443	51859	113985	243880	324942	127752	164967	196043	133582	26421	8217	1606	727
3+	2073492	2447198	31076714	49350982	6279582	70565198	7246447	70424870	62718111	59103411	68454493	74964153	47110774	23500447
4+	11216998	14781915	17720094	22791692	35010822	44349478	47286987	47605720	46711631	40436291	32080195	41950213	42142939	23377078
5+	4406838	7734258	10542560	12317912	15337342	24010288	27871067	29193370	29991701	29599351	18314045	15023503	20000319	17793929
6+	1373031	2863327	5322860	7008629	7583379	9578578	13046247	14969820	16366891	16270691	10386230	5245544	4779999	5664699
7+	406426	657836	1772159	3257384	3717810	3987922	3510933	5276363	7003950	6801818	3794089	1420254	678705	585589
8+	111801	133852	332253	867405	1355141	1479627	846334	952686	1794325	1703236	551444	213257	82188	31078

1982-83, fueron mayores en magnitud en dos a tres veces, y pertenecen a las clases anuales fuertes que sustentaron la pesquería en esta última década.

1.8 Biomasa

Los estimados de biomasa a inicio de año por grupo de edad de la población de sardina, indican una situación diferente a la abundancia en número. Los principales aportes al reclutamiento en biomasa fueron realizados por las clases anuales fuertes de 1974, 1981 y 1982 (Figura 14 y 15, Tabla IV).

Los grupos de edad IV y V, presentaron biomاسas mayores que el grupo III, debido al crecimiento en peso de las sardinias.

En estos grupos de edad las tasas de crecimiento en peso fueron altas y un análisis más detallado se puede encontrar en la página siguientes. Los decrementos fueron evidentes en los años 1986-87. En la figura 14, se observa que el reclutamiento expresado en peso experimentó un incremento exponencial entre 1974 y 1977. En el período 1977-1985 superó el millón de toneladas, pero su aporte se vio notablemente disminuido en 1986 y 1987.

Por otra parte en el año 1983 se observó una declinación acentuada en todos los grupos de edad superiores a VI y la desaparición progresiva en la pesquería de los grupos de edad VIII y IX, en 1987 y 1985, respectivamente (Figura 15).

1.9 Tasa de mortalidad total

Al analizar las tasas de mortalidad total por grupo de edad de la población de sardina, se constató una tendencia general creciente (Figura 16 y Tabla V).

Sin embargo, durante el período 1974-77, que corresponde a las fases de crecimiento de la pesquería de sardina, las tasas de mortalidad por pesca se mantuvieron prácticamente estacionarias.

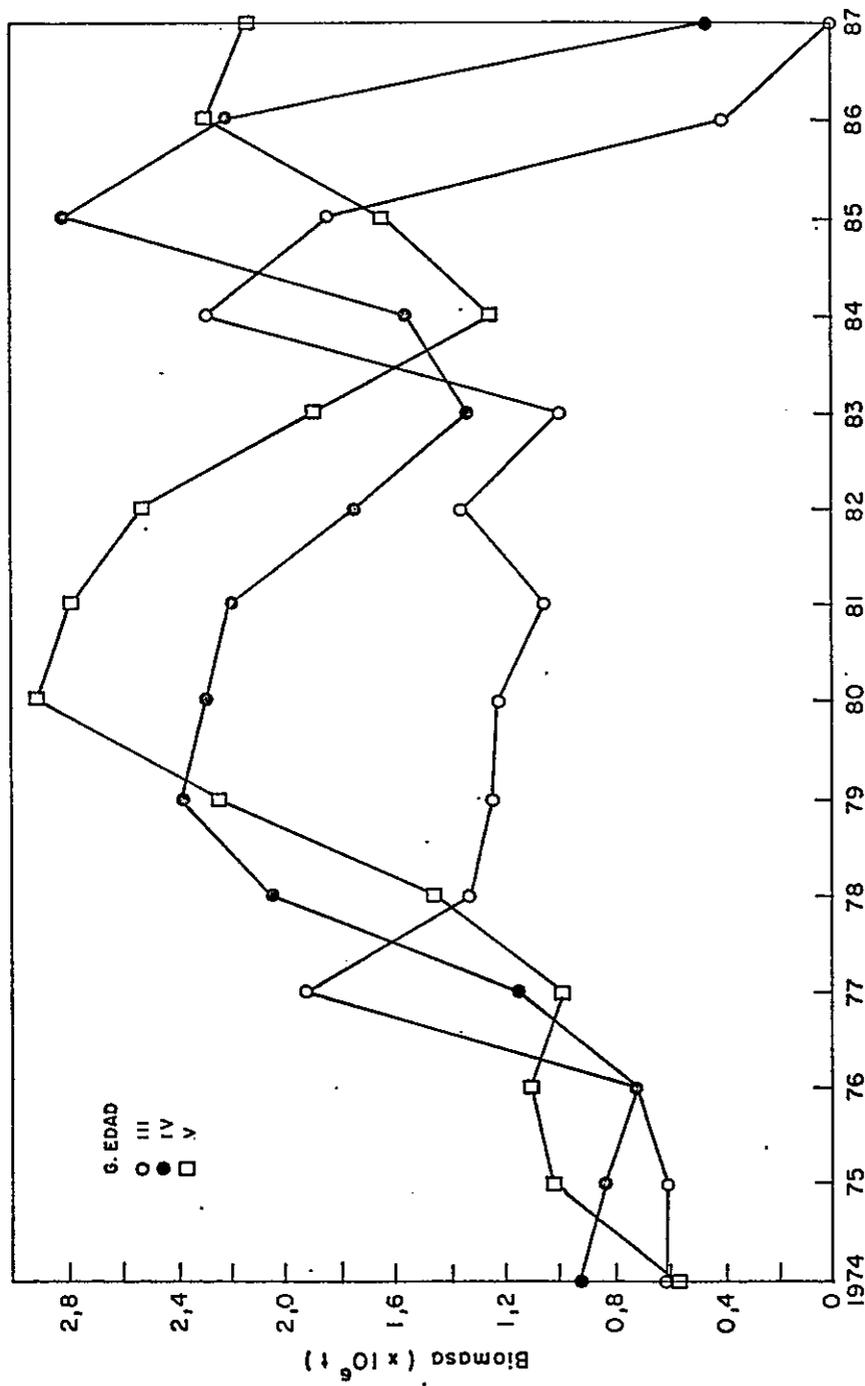


Figura 14 Biomasa a inicio de año de los grupos de edad III, IV y V, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

Tabla IV
 Biomasa a inicio de año por grupo de edad (t) de la población de sardina
 en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

G.EDAD	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987
3	61720	611020	722427	1927704	1330423	1245182	1228987	1057239	1361957	1001100	2294759	1832409	408005	10132
4	923817	841480	710395	1154494	2051615	2389314	2299374	2200984	1732804	1336055	1561710	2815741	2219791	462951
5	571314	1019131	1101715	980422	1450468	2241550	2914124	2784874	2534068	1898254	1249228	1642435	2298974	2138795
6	211271	519523	965791	1084622	1085977	1215960	1980948	2097687	1942490	1687798	1147257	762452	767884	900330
7	86129	139239	409946	722248	727641	707228	630408	987768	1179816	1002231	677710	264197	128472	116624
8	28124	35770	85723	234830	353926	360262	210230	202444	363425	331532	114397	49281	18962	7209
9	9453	7523	17376	37649	81194	106078	41670	49468	52777	35144	6520	2224	424	182
3+	2447378	3173684	4013573	6141969	7081244	8265374	9308381	9380464	9207337	7292114	7051581	7388739	5842512	3636123
4+	1830108	2562666	3291146	4214265	5750821	7020392	8080394	8323225	7845580	6291014	4754822	5536330	5434507	3625991
5+	906291	1721166	2580751	3059771	3692206	4631078	5781020	6122241	6092776	4954959	3195112	2720589	3214716	3163140
6+	334977	702035	1479036	2079349	2248738	2389528	2866896	3337367	3588708	3056705	1945884	1078154	915742	1024345
7+	123766	182532	513245	994727	1162761	1173568	885948	1239680	1616018	1368907	798627	315702	147858	124015
8+	37577	43293	103299	272479	435120	466340	251900	251912	436202	366676	120917	51505	19386	7391

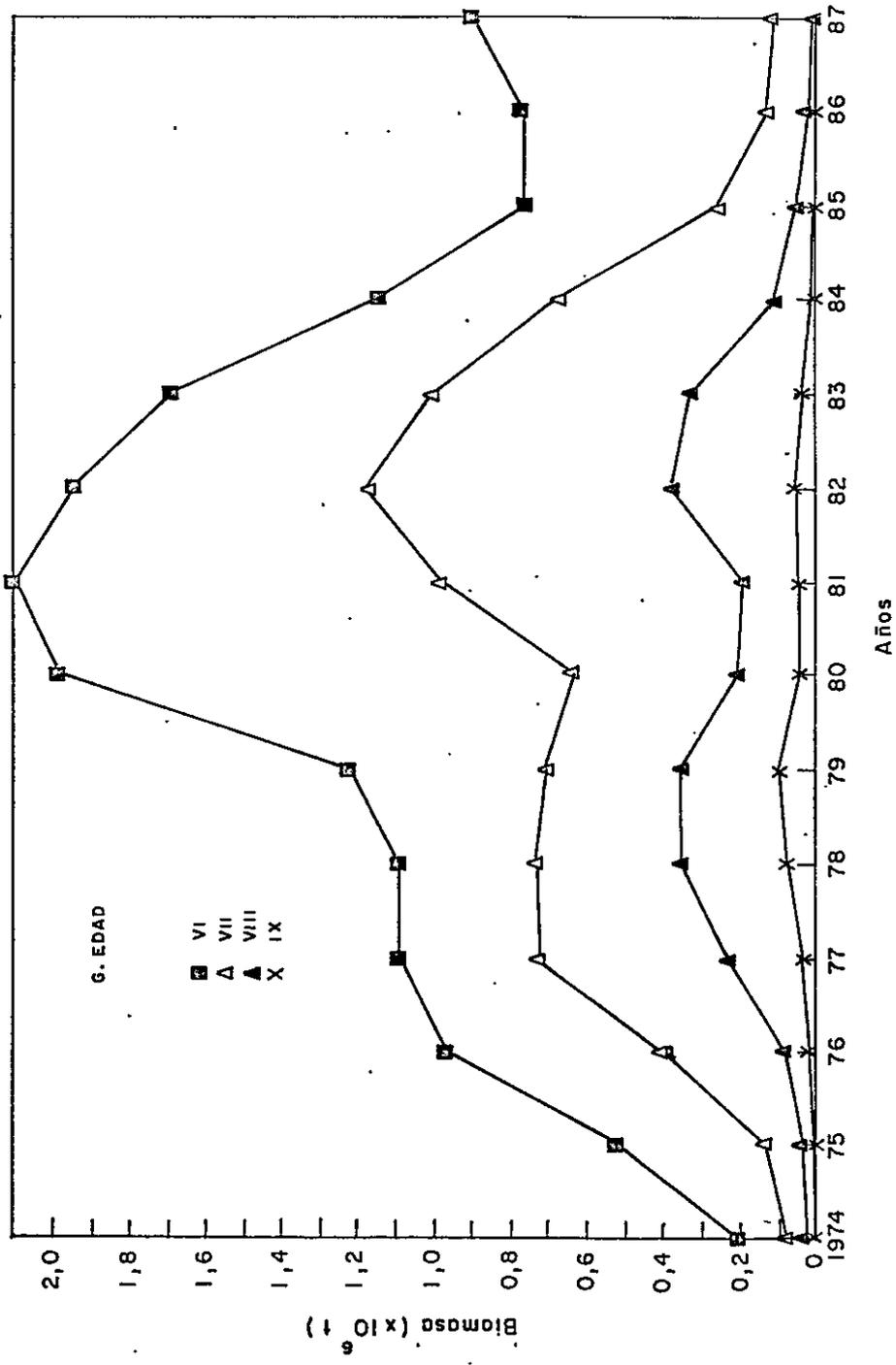


Figura 15 Biomasa a inicio de año de los grupos de edad VI, VII, VIII y IX, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

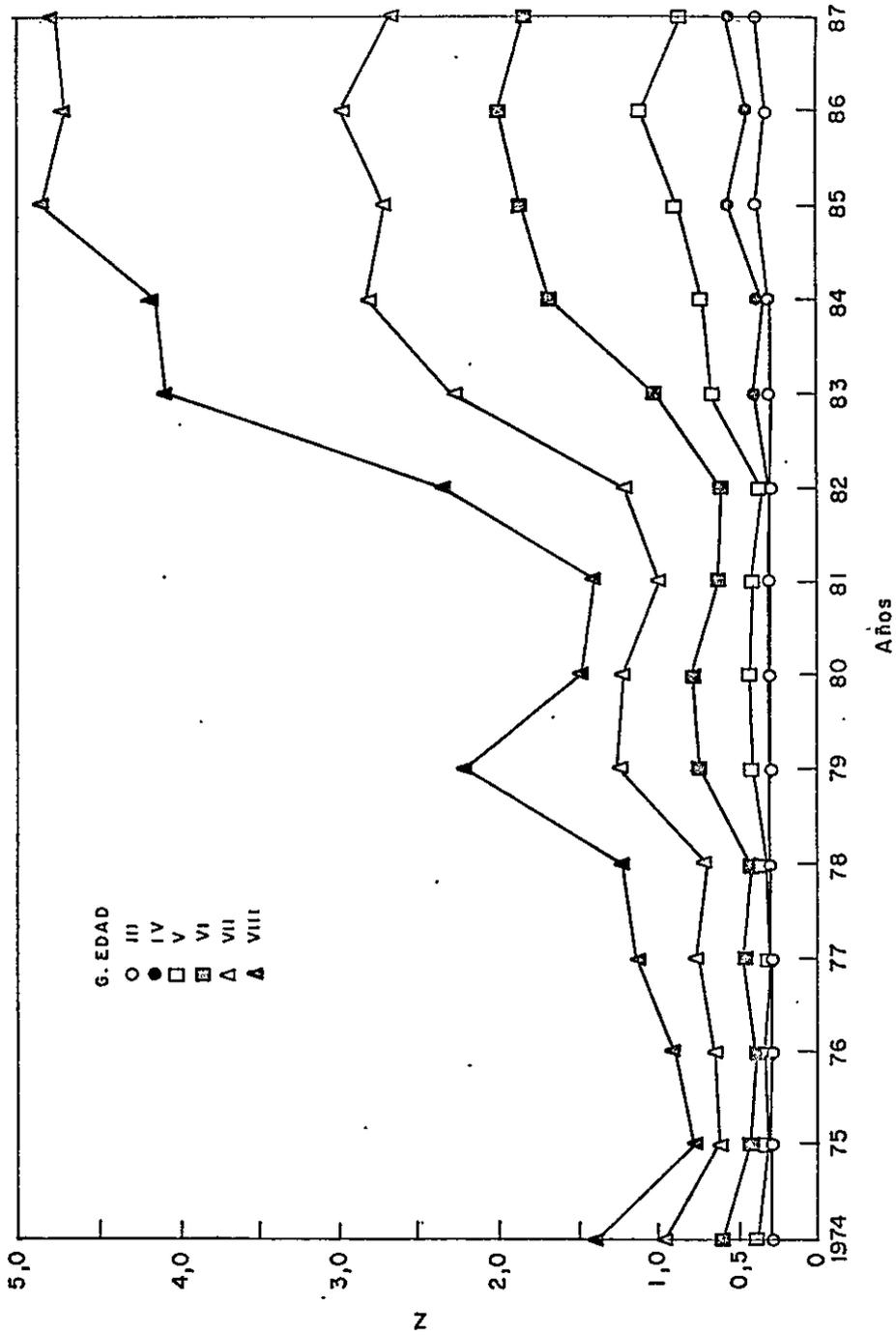


Figura 16 Tasas de mortalidad total por grupo de edad, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

Tabla V
Tasa de mortalidad total por grupo de edad, de la población de sardina
en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

C.EDAD	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987
3	0,3004	0,3001	0,3013	0,3001	0,3119	0,3003	0,3015	0,3022	0,3018	0,3046	0,3062	0,3094	0,3267	0,3773
4	0,3053	0,3003	0,3015	0,3007	0,3099	0,3162	0,3112	0,3119	0,3047	0,4008	0,3421	0,5703	0,4493	0,5553
5	0,3027	0,3161	0,3304	0,3173	0,3271	0,4153	0,4549	0,4181	0,3639	0,6537	0,7287	0,8688	1,0977	0,8584
6	0,6123	0,4264	0,3959	0,4623	0,4325	0,7381	0,7901	0,6210	0,6078	1,0176	1,6701	1,8583	1,9992	1,8301
7	0,9636	0,6253	0,6477	0,7658	0,7160	1,2501	1,2217	0,9952	1,2125	2,2732	2,8150	2,7066	2,9783	2,6631
8	1,3756	0,7736	0,9001	1,1279	1,2296	2,2015	1,4715	1,3908	2,3424	4,0716	4,1573	4,8495	4,7081	4,7672
9	1,3756	0,7736	0,9001	1,1279	1,2296	2,2015	1,4715	1,3908	2,3424	4,0716	4,1573	4,8495	4,7081	4,7672
3+	0,3371	0,3220	0,3339	0,3410	0,3439	0,3957	0,4140	0,4082	0,4358	0,6084	0,4922	0,5759	0,7007	0,7641
4+	0,3494	0,3365	0,3607	0,3911	0,3702	0,4572	0,4796	0,4628	0,4864	0,7883	0,7578	0,7405	0,7557	0,8682
5+	0,4677	0,3709	0,4033	0,4758	0,4547	0,5964	0,6170	0,5730	0,6050	1,0075	1,2488	1,1444	1,2614	1,0623
6+	0,7160	0,4723	0,4813	0,6176	0,6100	0,9669	0,8954	0,7485	0,8660	1,4081	1,9871	2,0434	2,0975	1,8925
7+	1,0421	0,6499	0,6847	0,8444	0,8535	1,4651	1,2496	1,0448	1,3855	2,4895	2,9184	2,8438	3,0813	2,7097
8+	1,3756	0,7736	0,9001	1,1279	1,2296	2,2015	1,4715	1,3908	2,3425	4,0716	4,1573	4,8495	4,7088	4,7672

Durante el período 1978-81, que corresponde a la fase de explotación plena, se destaca un aumento de las tasas de mortalidad total particularmente de los grupos VII y VIII y en 1979 es superior a 2, en este último grupo de edad. En 1982, se incrementaron en forma sustancial las tasas de mortalidad total para todos los grupos de edad. Durante el período 1983-1987, las tasas de mortalidad total tuvieron una tendencia creciente para todos los grupos de edad. Situación que llevó a la sobreexplotación e inicio de colapso de la población de sardina.

1.10 Longitudes promedio en las capturas

Las longitudes promedio por grupo de edad de la población de sardina indican una disminución sostenida en los grupos de edad superiores a IV (Figura 17 y Tabla VI). No obstante, en el período 1974-78 el grupo IV presentó un comportamiento errático y se estabilizó entre 1979 y 1981 adoptando la tendencia de los demás grupos de edad en los años subsiguientes.

El grupo de edad III, tuvo un comportamiento diferente, en 1975, registró la menor longitud promedio, y en el período 1976-81 tuvo una leve tendencia decreciente. En 1982 se incrementó en tres centímetros y desde entonces, ha mantenido una tendencia creciente.

1.11 Fecundidades potenciales

La fecundidad potencial por grupo de edad de la población de sardina, presentó un patrón secular que coincide con el de longitudes. Sin embargo, sus magnitudes en valores absolutos señalan en general un descenso desde 1974 hasta 1983, en los grupos de edad VII y VIII (Figura 18 y Tabla VII).

Los grupos de edad V y VI, incrementaron su fecundidad potencial entre 1974 y 1977 y declinaron en los años siguientes. La fecundidad potencial del grupo de edad IV, se mantuvo en un valor promedio

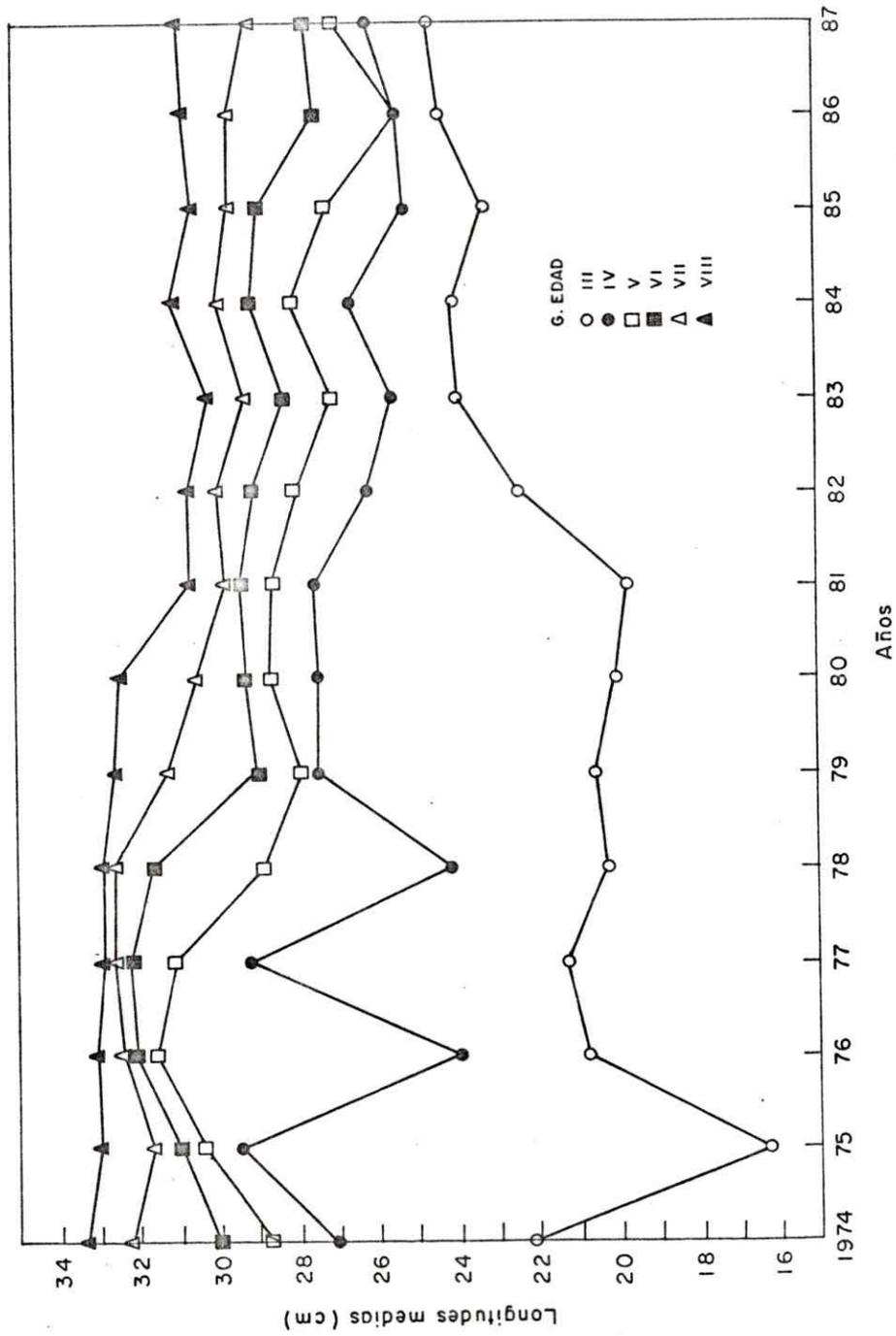


Figura 17 Longitudes promedios por grupo de edad, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

Tabla VI

Longitud promedio por grupo de edad (cm), de la población de sardina
en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

G.EDAD	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987
3	22,2	16,3	20,8	21,3	20,3	20,6	20,1	19,8	22,5	24,0	24,1	23,3	24,4	24,7
4	27,1	29,5	24,0	29,2	24,2	27,5	27,5	27,6	26,3	25,6	26,7	25,3	25,5	26,2
5	28,6	30,4	31,6	31,1	28,8	27,9	28,7	28,6	28,0	27,1	28,1	27,2	25,4	27,0
6	30,0	31,0	32,1	32,2	31,7	29,0	29,3	29,4	29,1	28,3	29,1	28,9	27,5	27,7
7	32,2	31,7	32,4	32,6	32,6	31,3	30,6	29,8	30,0	29,3	30,0	29,7	29,7	29,2
8	33,3	33,0	33,1	32,9	32,9	32,6	32,5	30,7	30,7	30,2	31,1	30,6	30,8	30,9
9	33,7	33,9	34,0	33,4	33,5	33,3	33,6	31,9	32,1	30,9	32,9	31,9	32,9	31,0

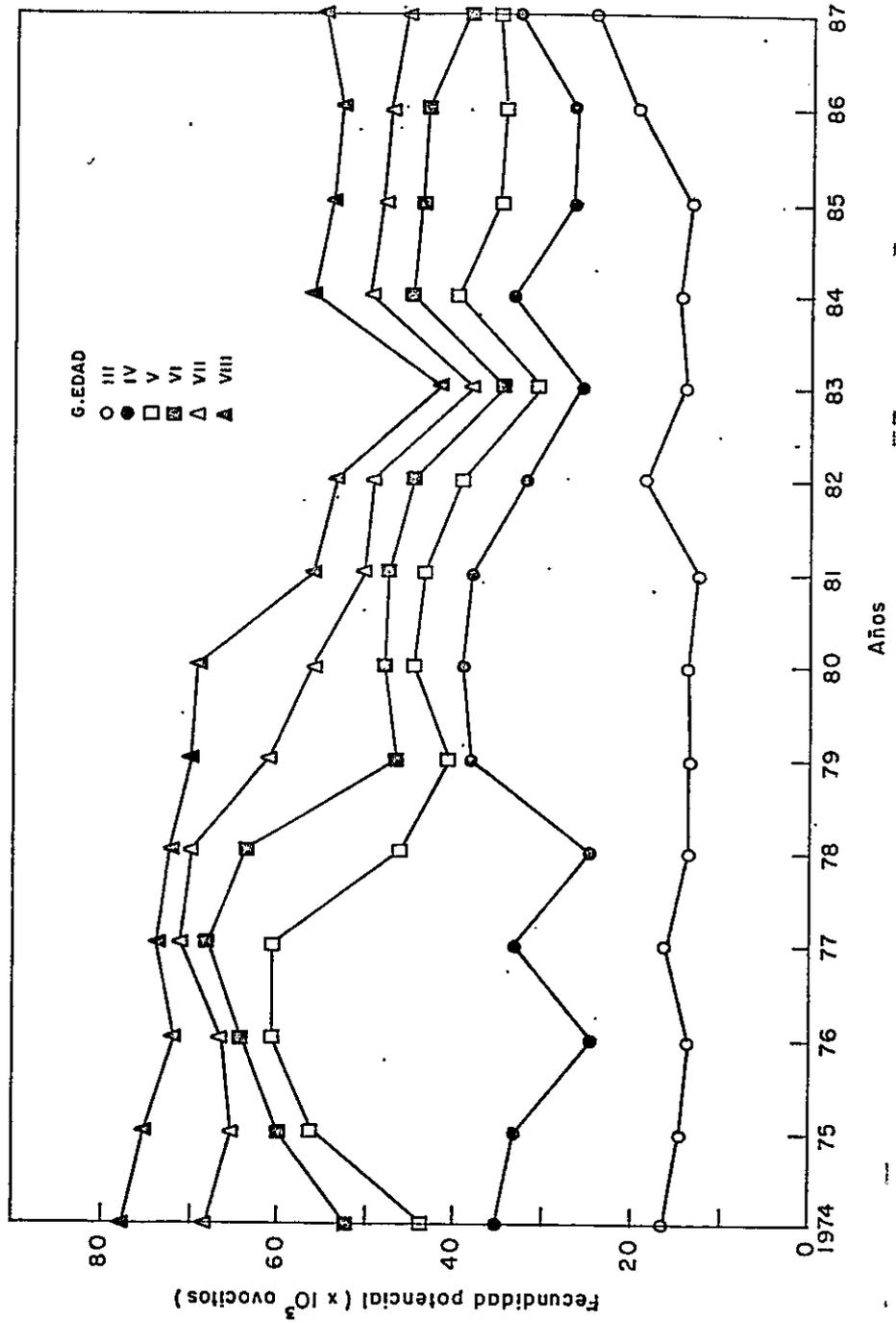


Figura 18 Fecundidad potencial por grupo de edad, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

Tabla VII
 Fecundidad potencial anual por grupo de edad, de la población de sardina
 en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

C.EDAD	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987
3	16610	14690	13845	16396	13845	13845	14036	12799	18777	14478	15114	13845	19872	24548
4	35399	33285	24548	33285	24774	38480	39196	38480	32118	25906	33988	27044	26815	33285
5	43279	56053	60815	60815	46191	40631	44732	43521	39435	30723	40152	35399	34928	35399
6	52328	60040	64354	68172	63847	46922	48144	47900	44732	36928	45218	44247	43521	35399
7	68427	65369	66842	71245	70219	61319	56302	50354	49616	38480	50108	48634	47900	45947
8	77700	75368	72016	73819	72531	70219	69451	56302	53814	42073	56552	54311	53318	55305
9	81605	82911	78999	77959	77440	75368	77700	64861	62382	45218	68683	63087	62076	55904

de 30 mil huevos. Durante los años 1986 y 1987 el grupo de edad III, tuvo una fecundidad potencial de 15 mil huevos y se incrementó a 20 mil huevos por hembra madura.

Después de El Niño 1982-83, todos los ejemplares de sardina pertenecientes a los grupos superiores a III, incrementaron su fecundidad potencial y se estabilizaron en ese nuevo nivel. En la Tabla VII, se entregan las magnitudes absolutas de las fecundidades potenciales por grupo de edad. Se destaca que la fecundidad potencial del grupo de edad VIII en 1974 fue superior en más de cuatro veces a la del grupo de edad III. Esta diferencia se ha reducido en los últimos años a 2,6 veces.

1.12 Madurez sexual

El porcentaje de individuos sexualmente maduro por grupo de edad de la población de sardina, durante el período principal de reproducción (julio-septiembre), fue altamente variable entre años y edades. Es importante mencionar que durante el período 1974-82, las sardinas del grupo de edad III no estuvieron maduras (Figura 19 y Tabla VIII). A partir de 1983, se constató que alrededor de un 5% de las hembras pertenecientes a esa clase anual habían desovado.

Por su parte el grupo de edad IV presentó ciclos con períodos de dos años, cuyas amplitudes se redujeron entre 1978 y 1984.

Los grupos de edad V, VI, VII y VIII tuvieron ciclos periódicos de cuatro años entre 1974 y 1982, empero después aumentaron su frecuencia acortando el período a dos años.

Es importante resaltar que entre 1978 y 1982, disminuyó el porcentaje de sardinas maduras en todo el stock y en general sus magnitudes fueron más altas que en el período 1983-87.

1.13 Producción anual de huevos

La producción anual de huevos de los grupos de edad de la población de sardina fue cíclica. Al comparar los períodos de los grupos de edad IV y V (Figura 20 y Tabla IX), se constata que el primero tuvo

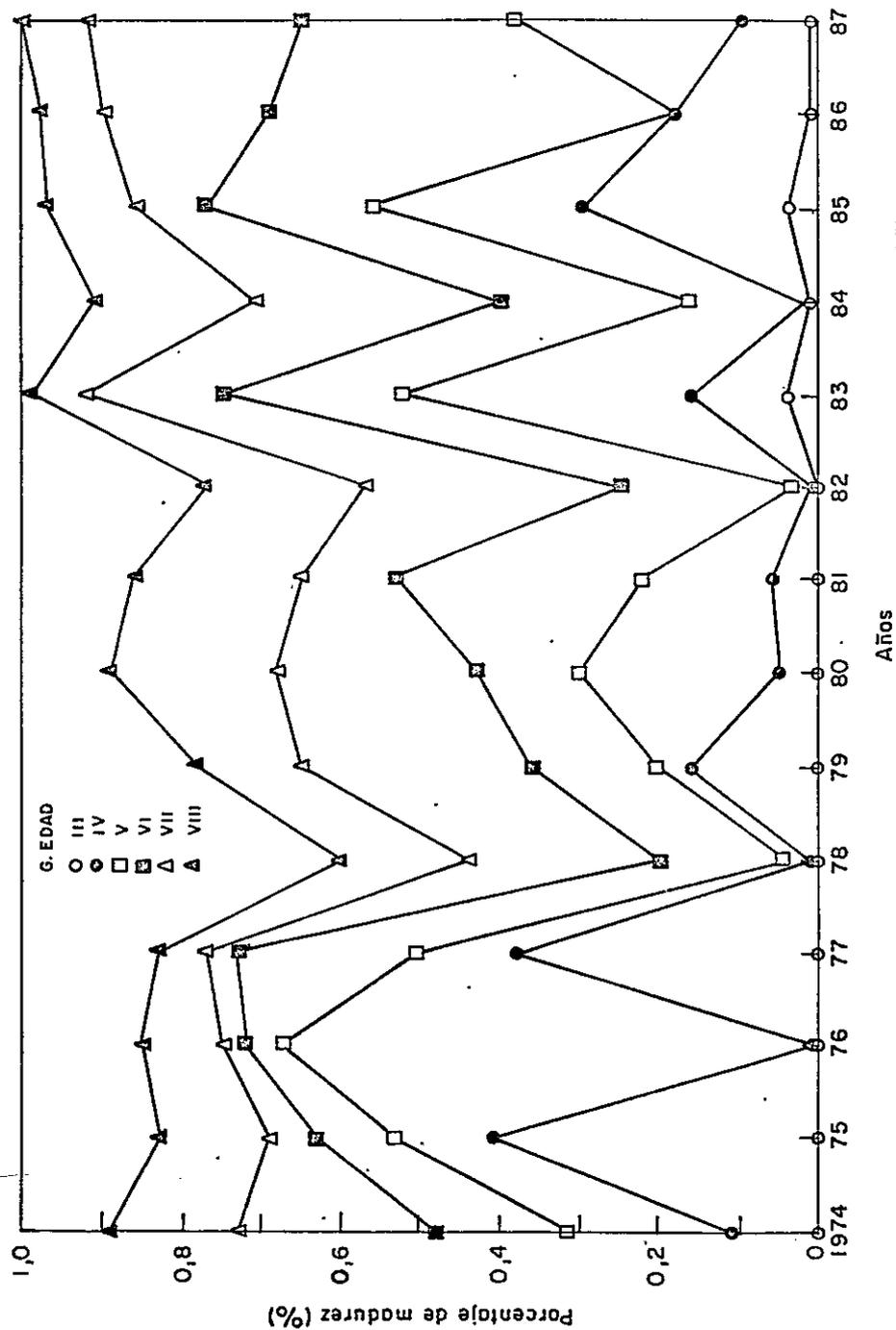


Figura 19 Porcentaje de madurez sexual por grupo de edad, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

Tabla VIII

Porcentaje de madurez sexual por grupo de edad, de la población de sardina
en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

G. EDAD	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987
3	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,01	0,04	0,01	0,01
4	0,11	0,41	0,00	0,39	0,01	0,16	0,05	0,06	0,01	0,16	0,02	0,30	0,18	0,10
5	0,31	0,53	0,67	0,50	0,04	0,20	0,30	0,22	0,03	0,52	0,16	0,56	0,18	0,38
6	0,48	0,63	0,72	0,73	0,20	0,36	0,43	0,53	0,23	0,75	0,40	0,77	0,69	0,65
7	0,73	0,69	0,75	0,77	0,44	0,65	0,68	0,65	0,57	0,92	0,71	0,86	0,90	0,92
8	0,89	0,83	0,85	0,83	0,60	0,78	0,89	0,86	0,77	0,99	0,91	0,97	0,98	1,00
9	0,95	0,95	0,96	0,90	0,82	0,89	0,96	0,96	0,97	1,00	1,00	0,99	1,00	1,00

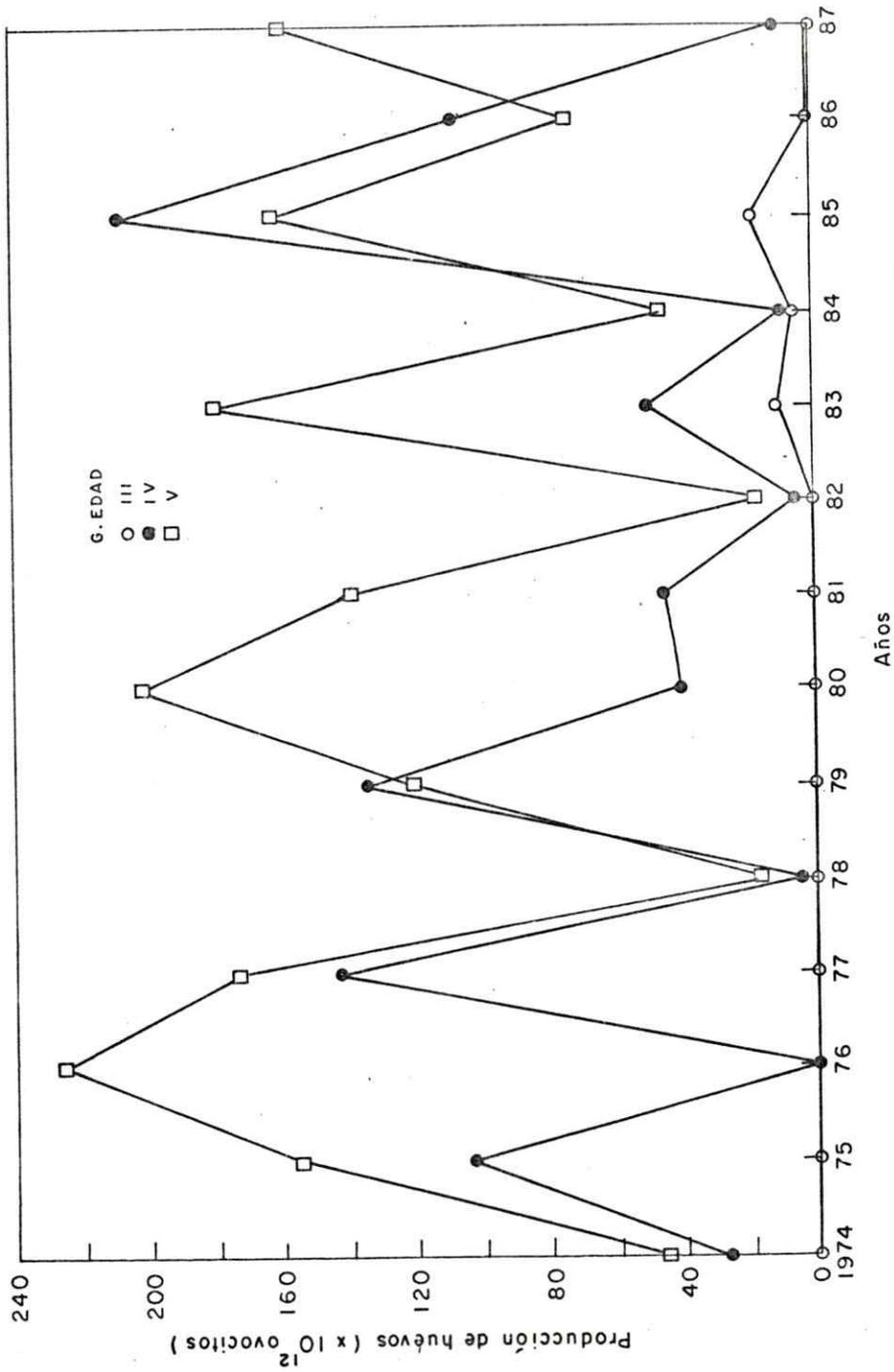


Figura 20 Producción anual de huevos de los grupos de edad III, IV y V de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

ciclos más cortos. El grupo V, tuvo períodos de cuatro años que se redujeron a dos años después de 1982. Simultáneamente su amplitud mostró una tendencia amortiguada y convergente.

El grupo III integró el stock desovante entre 1983 y 1986, y efectuó su contribución más importante en 1985, año en que se juvenilizaron las capturas. En 1987, la proporción de ejemplares de esta clase fue mínima.

El grupo de edad VI tuvo entre 1974 y 1983 un patrón equivalente al V, y en 1984 presentó una producción de alrededor de 75 billones de huevos (Figura 21).

Los grupos de edad VII, VIII y IX tuvieron una menor variación que los anteriores y se constató que las edades VIII y IX no participaron en el stock desovante desde 1986 y 1983, respectivamente.

1.14 Peso promedio a inicio de año

Los pesos promedios a inicio de año por grupo de edad de la población de sardina, tuvieron una tendencia decreciente. Los pesos de los grupos de edad III y IV, tuvieron niveles promedio de 60 y 120 g, respectivamente (Figura 22 y Tabla X).

Por su parte, los grupos de edad mayores, redujeron sus magnitudes entre 1974 y 1982. En el período siguiente 1983 a 1987 los pesos promedios se estabilizaron. Si se compara el peso promedio de las sardinas del grupo de edad VIII entre 1974 y 1987, se cuantifica una reducción en el peso de un 30%.

Durante 1982, sólo se advirtió el aumento del peso promedio del grupo de edad III.

1.15 Tasa de crecimiento en peso

Las tasas de crecimiento en peso por grupo de edad de la población de sardina presentaron magnitudes diferentes entre años y edades durante el período 1974-78, el grupo III, presentó pulsos erráticos

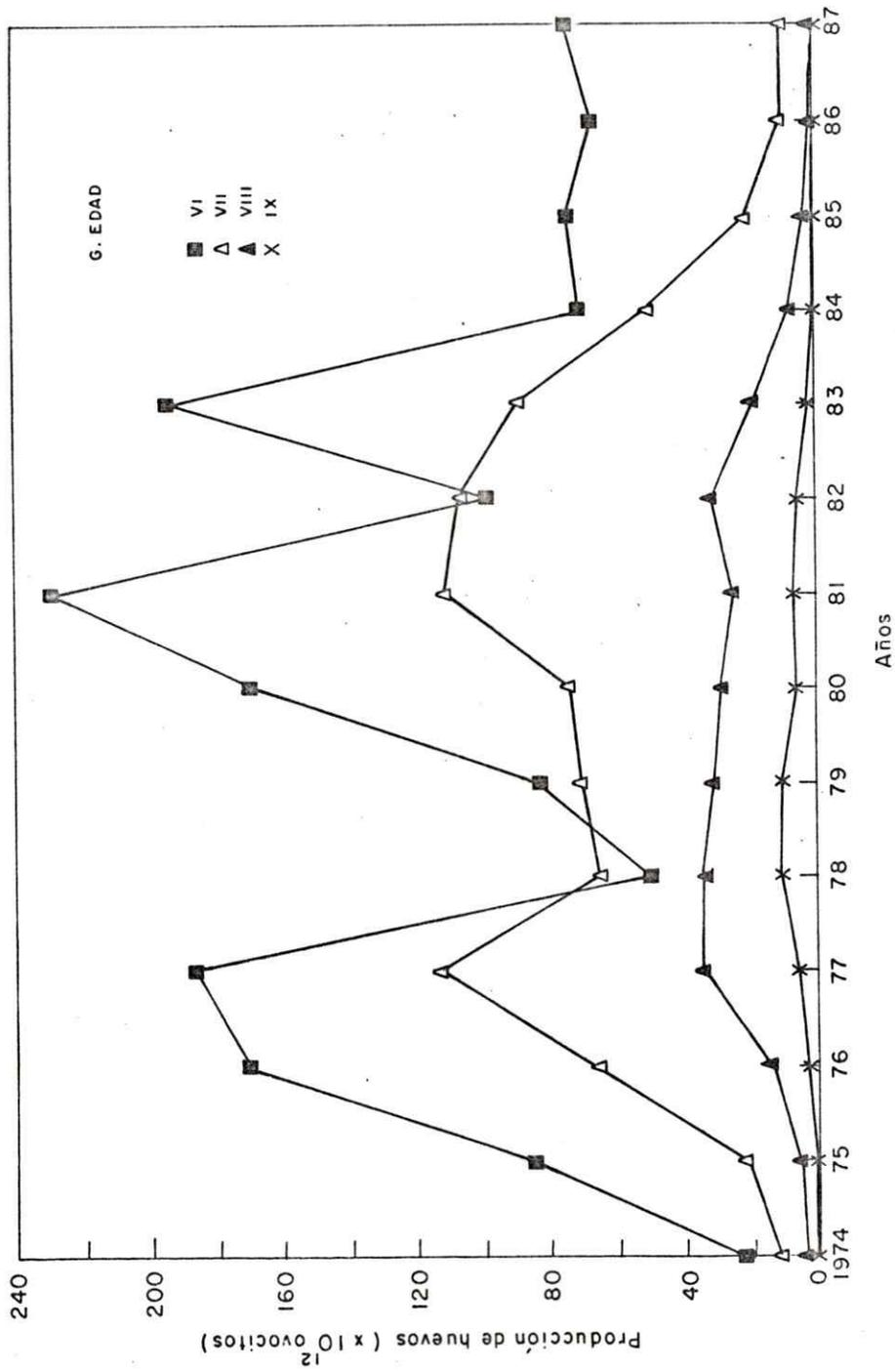


Figura 21 Producción anual de huevos de los grupos de edad VI, VII, VIII y IX, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

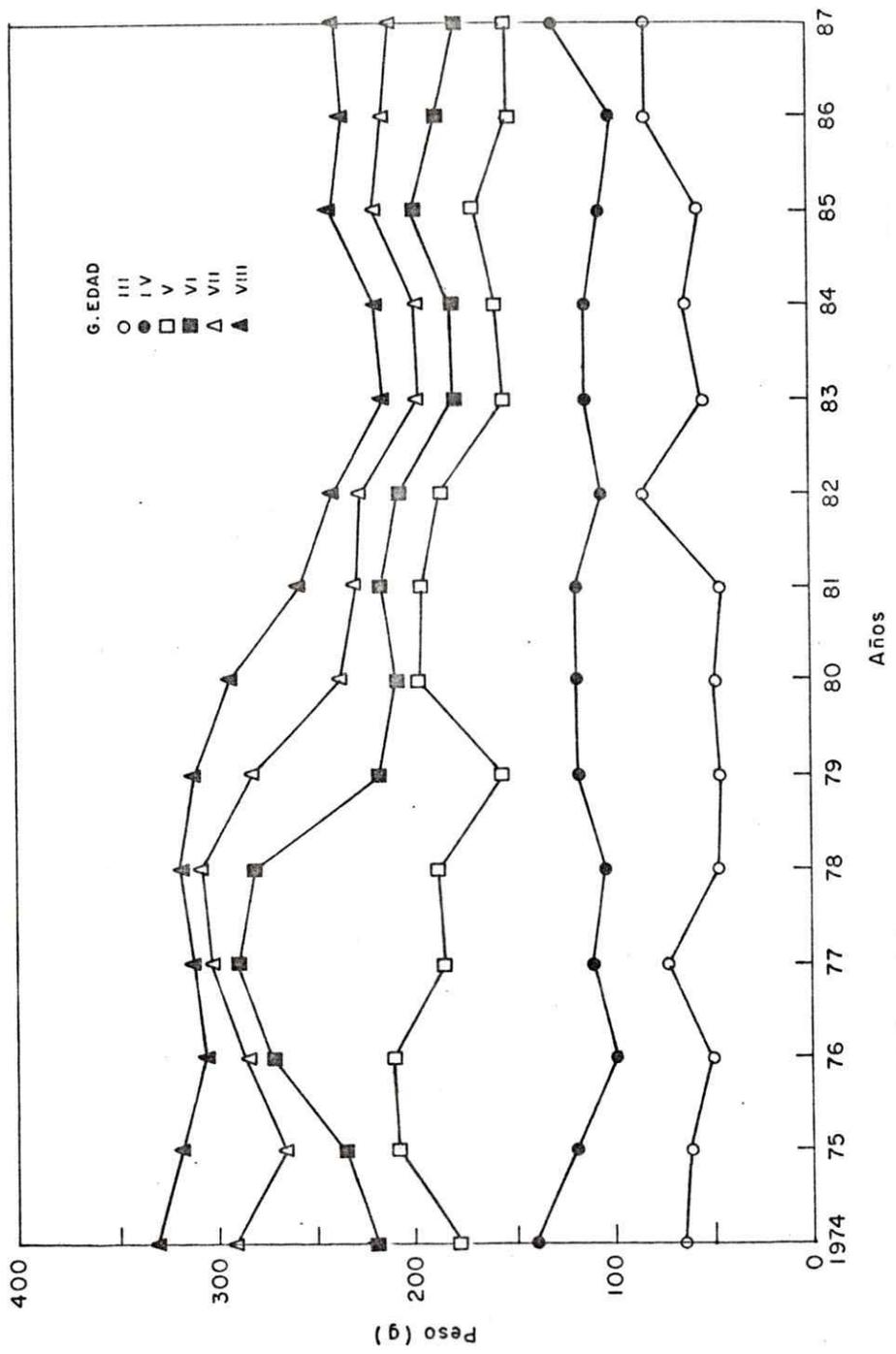


Figura 22 Pesos promedio a inicio de año por grupo de edad, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

Tabla X

Pesos promedio a inicio de año por grupo de edad (G), de la población de sardina
en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

G. EDAD	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987
3	65	63	51	73	48	47	49	47	85	54	63	56	92	82
4	140	119	99	110	104	117	118	118	105	113	113	105	100	129
5	177	209	211	185	187	155	197	196	186	154	158	168	151	151
6	219	236	272	289	281	217	208	216	207	178	179	199	187	177
7	292	266	285	302	308	282	237	228	226	197	198	219	215	210
8	331	318	306	312	318	312	293	257	240	214	218	240	235	238
9	351	351	339	330	333	326	326	300	269	229	247	271	264	250
10		371	371	353	354	347	338	356	282	295	196	379	298	297

y sus principales decrementos coincidieron con el fenómeno ENOS 1975, 1977 y 1982, años en que la tasa de crecimiento fue menor a la del grupo de edad IV (Figura 23 y Tabla XI).

Sin embargo durante 1978-81, las tasas de crecimiento fueron altas, en particular durante 1978-81, con niveles promedio $G = 0,85$ y aún superiores a las observadas entre 1983 y 1984. En los tres años subsiguientes la tasa de crecimiento fluctuó alrededor de $G = 0,5$.

La tasa de crecimiento en peso del grupo de edad IV, tuvo un incremento desde 1974 hasta 1976, y logró su mayor magnitud $G = 0,6$. Sin embargo, en los años siguientes hasta 1978, tuvo una fuerte declinación. Si se analiza la tasa de crecimiento en peso en forma absoluta se advierte que desde 1974 a 1982, hubo una tendencia decreciente. Sin embargo, esta situación se revirtió entre 1983 y 1987. Por otra parte, el grupo de edad V, tuvo un crecimiento exponencial entre 1974 y 1977, después su tendencia fue decreciente hasta 1982, año en que se obtuvieron tasas negativas $G = -0,04$ y en los años siguientes se incrementó a valores promedio de $G = 0,15$.

Todas las tasas de crecimiento de los grupos de edad VI al IX, tuvieron una tendencia descendente hasta 1982 (Figura 24) y en 1978 se cuantificaron tasas de crecimiento cercanas a cero.

En 1982, todas las sardinias enflaquecieron, excepto las pertenecientes al grupo de edad IX, consecuentemente presentaron tasas de crecimiento negativas. En el período 1983-1987, las tasas de crecimiento fueron de igual magnitud, registrándose valores de $G = 0,1$ y $0,2$, y fueron superiores a sus niveles históricos.

1.16 Producción somática

La producción somática por grupo de edad de la población de sardina señala que los diferentes grupos de edad aportaron diferencialmente a la producción somática del stock. Es evidente que los grupos III y IV fueron los más importantes en la producción somática en el transcurso de la historia del stock de sardina (Figura 25 y Tabla XII).

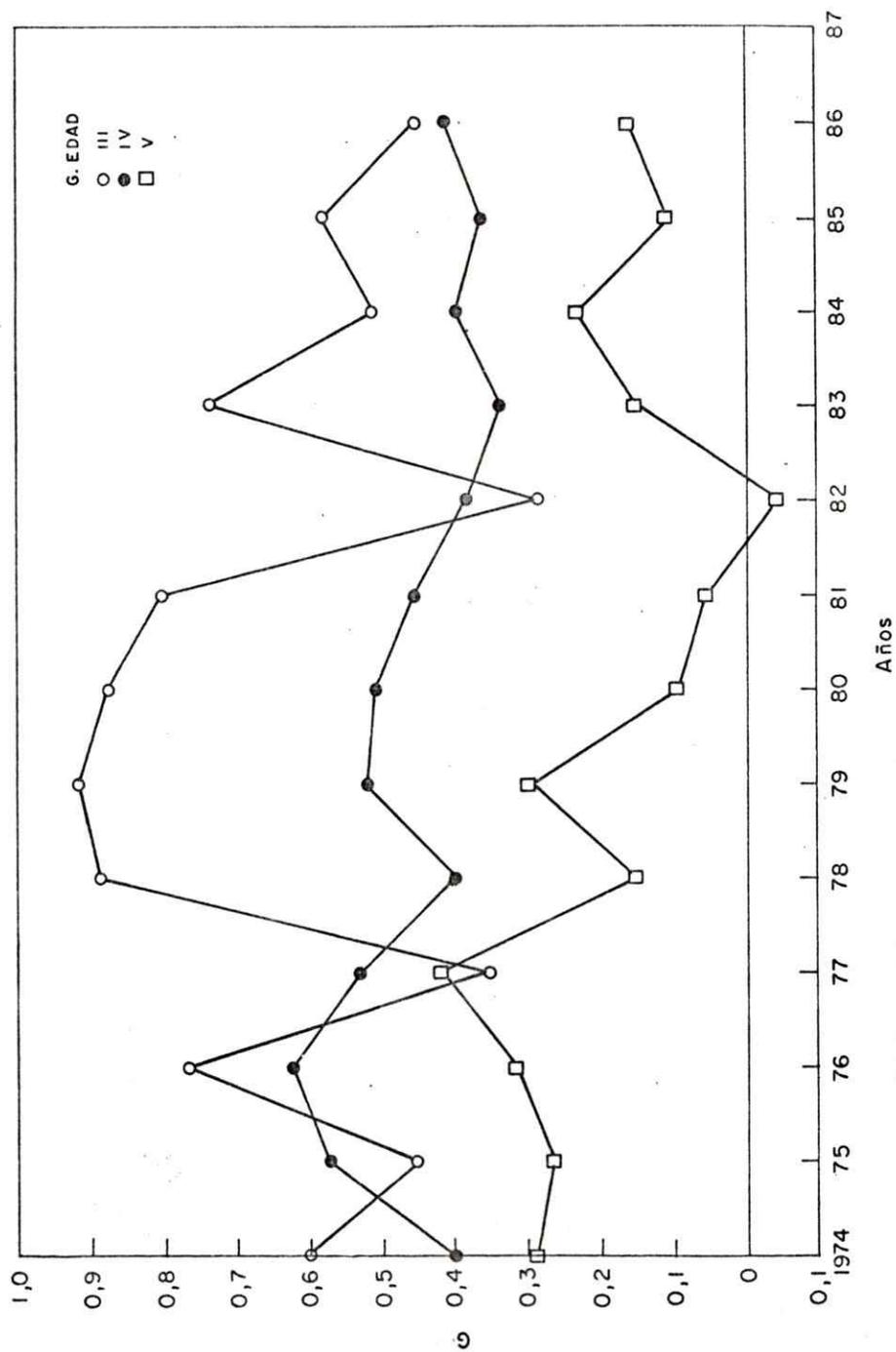


Figura 23 Tasa de crecimiento en peso (G) de los grupos de edad III, IV y V, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

Tabla XI

Tasa de crecimiento en peso (G) por grupo de edad, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

G.EDAD	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987
3	0,40474	0,45199	0,76865	0,35393	0,69097	0,92054	0,67886	0,80361	0,28474	0,73840	0,51083	0,57882	0,45309	
4	0,40069	0,57273	0,62524	0,53063	0,39903	0,52103	0,50743	0,45506	0,38299	0,33521	0,39658	0,36332	0,41211	
5	0,28728	0,26367	0,31457	0,41800	0,14879	0,29411	0,09207	0,05460	-0,04396	0,15043	0,23071	0,10714	0,15887	
6	0,19442	0,18856	0,10462	0,06367	0,00355	0,08816	0,09181	0,04526	-0,04932	0,10648	0,20169	0,07733	0,11600	
7	0,08530	0,14009	0,09051	0,05162	0,01290	0,03827	0,00102	0,05129	-0,05456	0,10129	0,19237	0,07051	0,10163	
8	0,05267	0,06395	0,07551	0,06514	0,02485	0,04389	0,02361	0,04564	-0,04692	0,14341	0,21762	0,09531	0,04188	
9	0,05542	0,05542	0,04047	0,07020	0,04118	0,03615	0,00803	-0,06189	0,09226	-0,15561	0,42815	0,09497	0,11778	
3+	0,4104	0,3747	0,4085	0,3326	0,3805	0,4637	0,3692	0,2949	0,1285	0,3201	0,3850	0,3667	0,3079	
4+	0,3313	0,3557	0,3061	0,3228	0,2055	0,3518	0,2594	0,2047	0,0972	0,1917	0,3039	0,2668	0,2934	
5+	0,2468	0,2300	0,2063	0,2164	0,0739	0,2063	0,0893	0,0502	-0,0469	0,1273	0,2163	0,0581	0,1495	
6+	0,1582	0,1737	0,0990	0,0400	0,0102	0,0685	0,0857	0,0457	-0,0495	0,1056	0,2001	0,0764	0,1140	
7+	0,0780	0,1234	0,0867	0,0551	0,0178	0,0395	0,0689	0,0467	-0,0496	0,1038	0,1966	0,0731	0,0981	
8+	0,0579	0,0625	0,0697	0,0658	0,0279	0,0421	0,0342	0,0250	-0,0298	0,1149	0,2295	0,0953	0,0631	

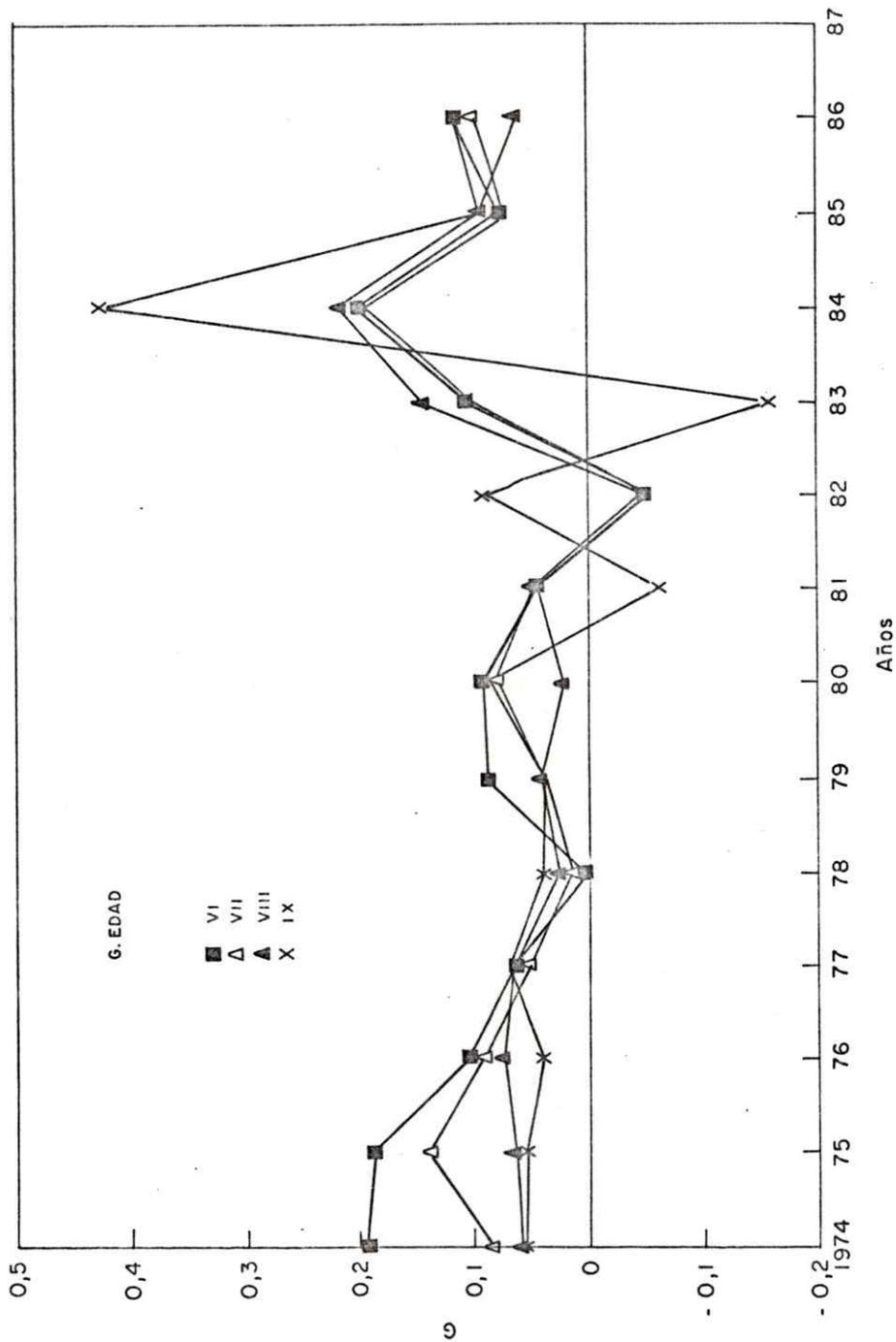


Figura 24 Tasa de crecimiento en peso (G) de los grupos de edad VI, VII, VIII y IX de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

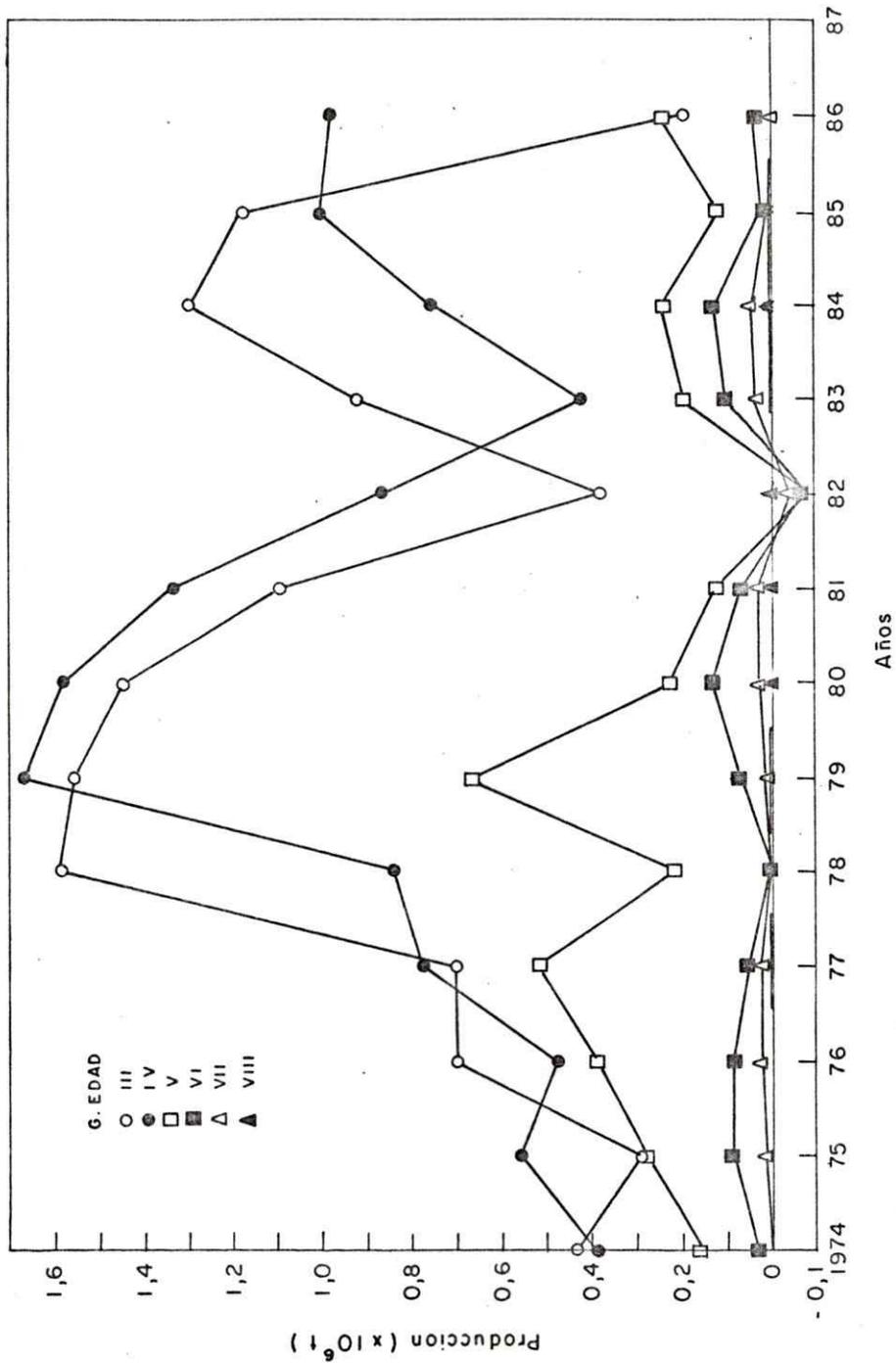


Figura 25 Producción (P) por grupo de edad de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

Tabla XII

Producción somática (PS) por grupo de edad (t), de la población de sardina
en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

C.EDAD	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987
3	43749	298903	704637	708306	1594980	1563482	1450934	1098397	385553	926851	1303566	1183583	197775	
4	390305	564664	480413	777595	843828	1671669	1583258	1330793	866649	424969	762879	1004467	985003	
5	157688	281668	384531	522942	212547	670394	233537	130122	-94396	203583	248071	119709	248073	
6	33870	92140	86658	58141	3199	76339	135449	72875	-72955	106924	133264	27948	42177	
7	4920	15991	28588	27240	6792	15175	32124	32730	-37879	37497	51014	6632	4308	
8	922	1662	4433	9593	5100	6388	2745	4989	-7147	10677	6980	994	257	
9	289	299	479	1641	1965	1575	2088	-1604	1968	-1223	819	45	11	
3+	1023473	1255526	1691760	2103657	2866413	4005022	3440034	2676303	1041793	171278	2586594	2345382	1477604	
4+	587994	954422	987122	1397151	1073433	2441541	1989121	1577906	656241	784427	1203027	1161797	1278830	
5+	197889	391759	506709	619556	229804	769872	405862	239113	-210408	359458	440148	153330	294827	
6+	48001	110091	122178	96614	17057	94778	172326	108991	-116012	153873	192077	35621	46753	
7+	6131	17951	33520	38474	13858	23139	36877	36115	-43057	46951	58813	7873	4577	
8+	1211	1960	4932	11234	7065	7964	4753	3385	-5179	9444	7800	1041	268	

Se alcanzaron producciones máximas de 1,6 y 1,7 millones de toneladas en 1978 y 1979, respectivamente. En los años siguientes 1979-1982, se detectó una declinación importante.

En el período 1974-1982, los grupos VI-VIII aportaron producciones inferiores a 100 mil toneladas, siendo importante destacar que tuvieron un crecimiento negativo en 1982, año en el cual se detectaron disminuciones entre un 10% y 20% en el peso promedio de las sardinias.

El grupo de edad V, presentó entre 1974 y 1977 una tendencia creciente de tipo lineal, durante el año 1977 fue de 500 mil toneladas. En 1978 tuvo una disminución importante y se incrementó en 1979, lográndose la producción máxima de 600 mil toneladas. En los años siguientes se observa una fuerte declinación.

1.17 Producción neta

La producción neta por grupo de edad de la población de sardina presentó cambios similares a la producción somática debido a que si a esta última, se le descuenta la fracción en peso de las sardinias que mueren por causas naturales, es posible obtener la producción neta.

Es evidente que los grupos III y IV aportaron niveles significativos a la producción neta, particularmente el grupo de edad III, con niveles de 1,1 millones de toneladas (Figura 26 y Tabla XIII).

Es importante destacar que durante el ENOS 1982-83 no hubo producción neta y el stock no tuvo excedentes de producción.

En el período 1983-85, el grupo de edad III tuvo un aporte cercano a las 600 mil toneladas y en 1986 declinó abruptamente.

La producción neta del grupo VI, a diferencia de las otras edades fue más estable en el período 1974-1978 y aportó 250 mil toneladas como promedio. En 1979 su producción se incrementó a 580 mil toneladas y luego declinó en forma sostenida hasta 1983. Fue el único grupo de edad que tuvo una producción neta positiva ese año. En los años siguientes su tendencia cambió, y fue creciente, alcanzando en 1986 valores de 250 mil toneladas.

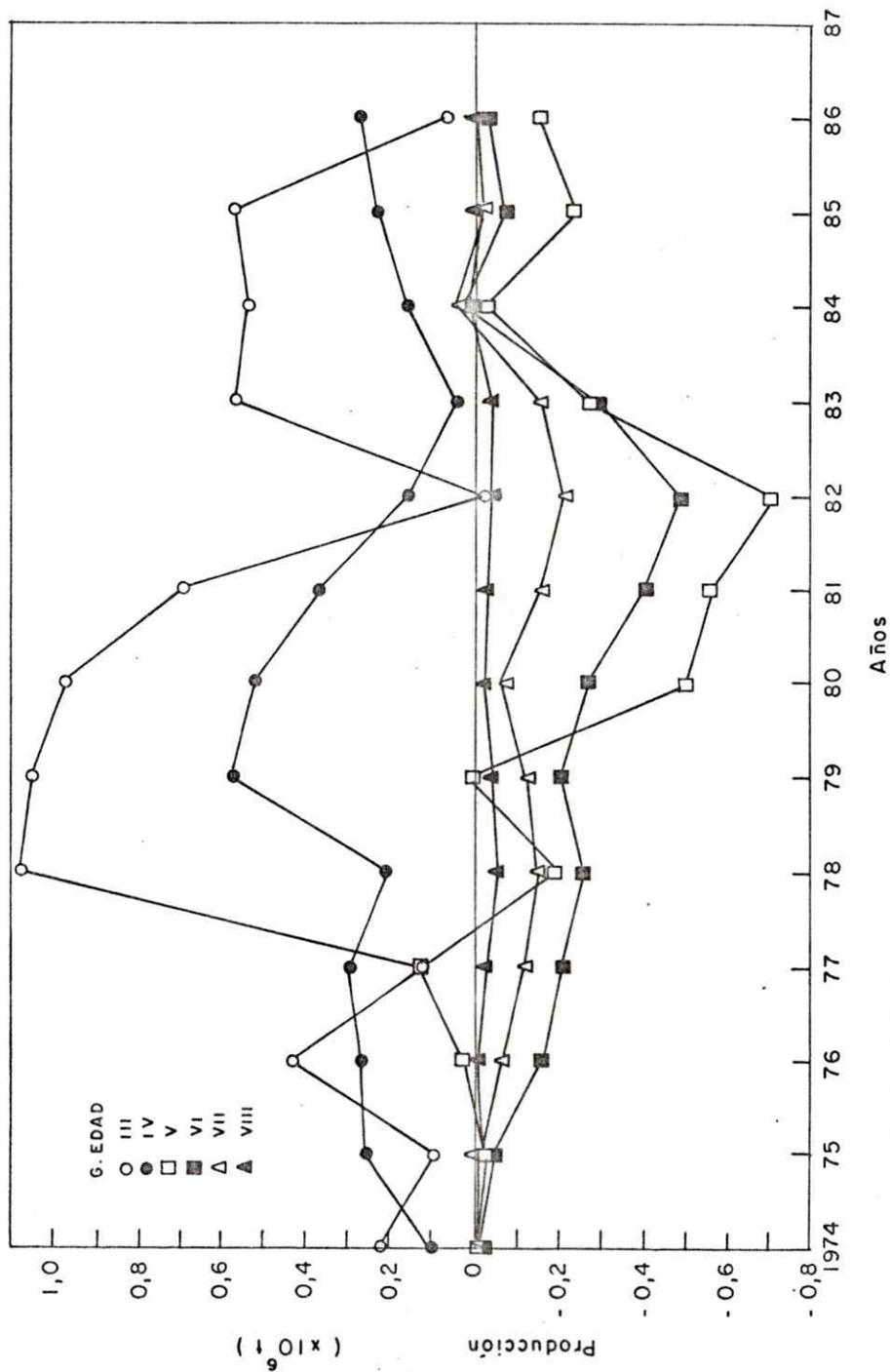


Figura 26 Producción neta (PN) por grupo de edad de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

Tabla XIII

Producción neta (PN) por grupo de edad (t), de la población de sardina
en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

G.EDAD	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987
3	225503	99669	43265	124127	1080242	1054643	974931	698561	-23510	566326	536876	570340	66319	
4	100499	260487	271178	296957	210766	576936	520430	368194	156027	41026	161670	232335	275754	
5	-6459	-36085	20010	127258	-195810	2114	-499765	-560683	-709110	-267594	-25769	-239020	-153075	
6	-17223	-47857	-182312	-208787	-259407	-202601	-270172	-601038	-486941	-289512	22209	-70816	-33433	
7	-12086	-16388	-65296	-122545	-148411	-120220	-66166	-160755	-214794	-157360	38491	-16882	-7726	
8	-3892	-5887	-12682	-31706	-57022	-41831	-24572	-30406	-37141	-44223	11546	-1336	-462	
9	-3848	-4970	-10476	-18298	-36836	-23207	-14950	-21188	-9205	-5198	864	-52	-7	
3*	281293	248768	473686	167006	593541	1245814	619276	-107318	-1324673	-136835	745887	472770	147550	
4*	56790	149299	40421	42880	-486721	191171	-355175	-805879	-1301163	-723161	207011	-97570	81031	
5*	-43709	-111187	-230757	-254078	-697487	-385745	-875605	-1174670	-1457191	-764187	47341	-330105	-194722	
6*	-37250	-75103	-250767	-381336	-501677	-387879	-375840	-613387	-748081	-496593	73111	-91085	-41647	
7*	-19427	-27246	-88455	-172549	-242270	-185228	-105668	-212359	-261140	-207081	50902	-20269	-8195	
8*	-7541	-10657	-23158	-50004	-93858	-65058	-39522	-51594	-46346	-49721	12410	-1388	-469	

1.18 Tasa de renovación

La tasa de renovación por grupo de edad de la población de sardina, manifestó cambios interanuales importantes.

La tasa de renovación "turnover rate", señala la relación entre la producción generada en un año con respecto a la biomasa inicial de la población en dicho período.

El grupo de edad III, generó producciones superiores a su biomasa inicial, lo cual puede apreciar especialmente en los años 1976, 1978, 1979 (Figura 27 y Tabla XIV).

El grupo IV, presentó amplias oscilaciones y una tendencia amortiguada para los últimos años. Hasta 1982 se evidenció en los grupos de edad superior a V, una la tendencia descendente, con tasas de renovación inferiores al 20% de la biomasa inicial. Durante ENOS 1982-83, se obtuvieron tasas inferiores a cero, lo cual provocó la aparición de producciones negativas, debido a que la tasa de mortalidad superó la tasa de crecimiento en peso.

1.19 Tiempo de reemplazo

El tiempo de reemplazo por grupo de edad de la población de sardina, presentó amplias variaciones interanuales y el efecto de la pesca se manifiesta claramente en esta variable.

La razón B/P indica el tiempo necesario que requiere cada cohorte o población en generar su respectiva biomasa inicial. Al cuantificar las tasas de renovación de las cohortes, se constató que los grupos de edad III, IV, V demoraron menos tiempo en regenerarse que las edades superiores (Figura 28 y Tabla XV). Los grupos de edad mayores a V no fueron capaces de reproducir su biomasa inicial, pues su tasa de mortalidad natural fue superior al crecimiento en peso.

Así por ejemplo, el grupo de edad VI, demoraría alrededor de 340 años en reponer la biomasa inicial de 1978, situación que biológicamente es imposible.

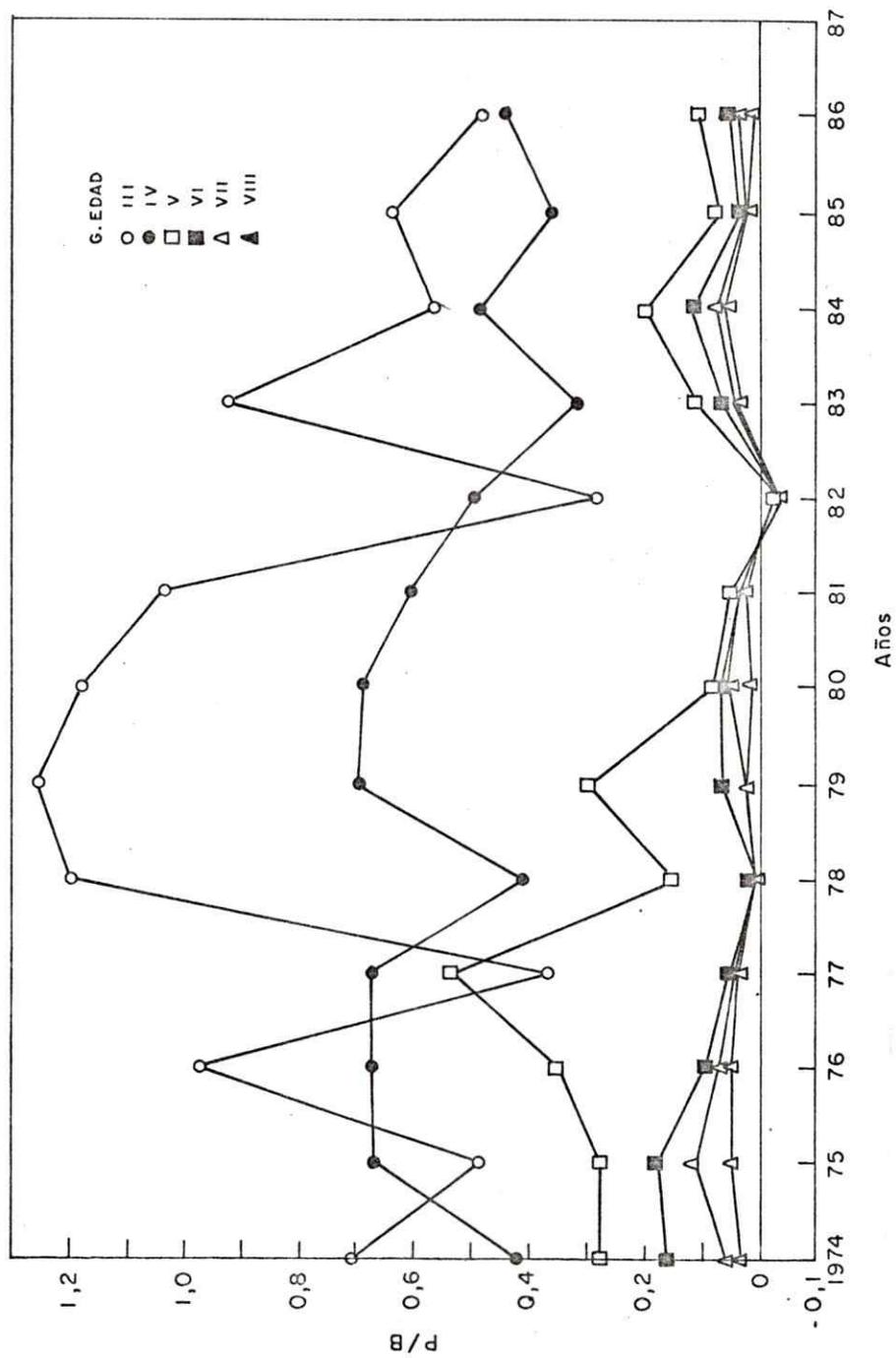


Figura 27 Tasas de reemplazo (P/\bar{B}), por grupo de edad de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

Tabla XIV

Tasa de reemplazo (P/B) por grupo de edad, de la población de sardina
en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

G. EDAD	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987
3	0,709	0,489	0,975	0,367	1,199	1,256	1,181	1,039	0,293	0,926	0,568	0,639	0,485	
4	0,422	0,671	0,676	0,674	0,411	0,700	0,689	0,608	0,494	0,318	0,488	0,357	0,444	
5	0,276	0,276	0,349	0,533	0,147	0,299	0,060	0,047	-0,037	0,108	0,199	0,073	0,108	
6	0,160	0,177	0,092	0,054	0,003	0,063	0,068	0,035	-0,038	0,063	0,116	0,037	0,055	
7	0,057	0,115	0,070	0,038	0,009	0,021	0,051	0,033	-0,032	0,037	0,075	0,025	0,034	
8	0,033	0,046	0,052	0,041	0,014	0,018	0,013	0,025	-0,019	0,032	0,061	0,020	0,014	
9														
3+	0,419	0,396	0,422	0,343	0,377	0,465	0,370	0,285	0,113	0,235	0,355	0,317	0,253	
4+	0,321	0,373	0,300	0,332	0,187	0,348	0,246	0,190	0,084	0,125	0,253	0,210	0,236	
5+	0,218	0,228	0,196	0,202	0,062	0,146	0,070	0,039	-0,035	0,073	0,138	0,057	0,092	
6+	0,119	0,157	0,083	0,046	0,008	0,042	0,060	0,033	-0,033	0,050	0,099	0,033	0,051	
7+	0,050	0,098	0,065	0,039	0,012	0,020	0,042	0,029	-0,027	0,034	0,074	0,024	0,031	
8+	0,032	0,045	0,048	0,041	0,016	0,017	0,019	0,013	-0,012	0,026	0,065	0,020	0,014	

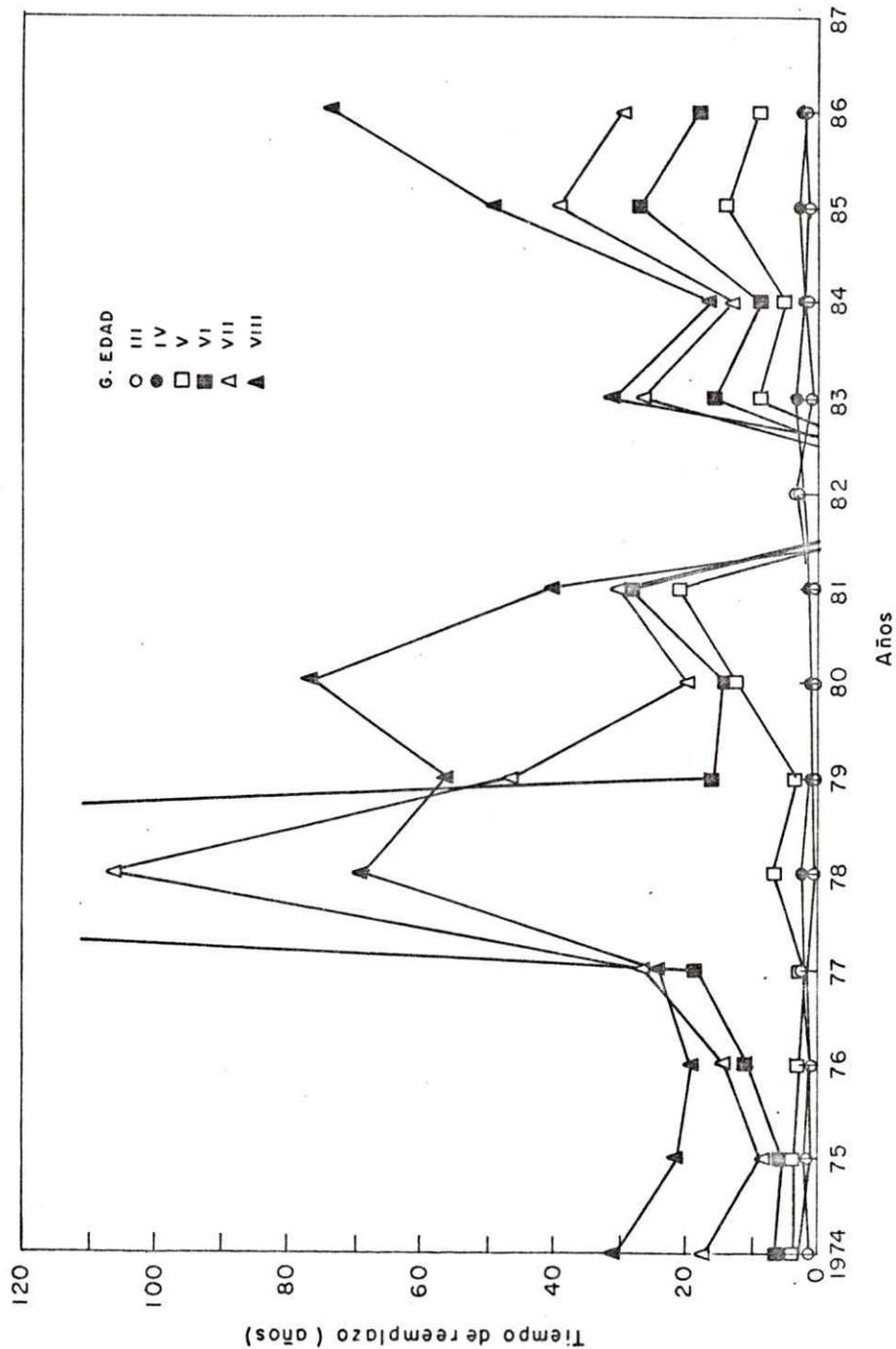


Figura 28 Tiempo de reemplazo (Tr), por grupo de edad de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

Tabla XV

Tiempo de reemplazo (Tr) por grupo de edad (años), de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

G.EDAD	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987
3	1,4	2,0	1,0	2,7	0,8	0,8	0,8	1,0	3,5	1,1	1,8	1,6	2,1	
4	2,4	1,5	1,5	1,5	2,4	1,4	1,5	1,6	2,0	3,1	2,0	2,8	2,3	
5	3,6	3,6	2,9	1,9	6,8	3,3	12,5	21,4	-26,8	9,2	5,0	13,7	9,3	
6	6,2	5,6	10,9	18,7	339,4	15,9	14,6	28,8	-26,6	15,8	8,6	27,3	18,2	
7	17,5	8,7	14,3	26,5	107,1	46,6	19,7	30,2	-31,1	26,7	13,3	39,8	29,8	
8	30,5	21,5	19,3	24,5	69,4	56,4	76,6	40,6	-53,6	31,1	16,4	49,5	73,8	
3+	2,4	2,5	2,4	2,9	2,7	2,1	2,7	3,5	8,8	4,3	2,8	3,2	4,0	
4+	3,1	2,7	3,3	3,0	5,4	2,9	4,1	5,3	12,0	8,0	4,0	4,8	4,2	
5+	4,6	4,4	5,1	4,9	16,1	6,0	14,2	25,6	-29,0	13,8	7,3	17,5	10,9	
6+	8,4	6,4	12,1	21,5	131,8	24,0	16,6	30,6	-30,7	19,9	10,1	30,3	19,6	
7+	20,2	10,2	15,3	25,9	83,9	50,7	24,0	34,3	-37,5	29,2	13,6	41,1	32,3	
8+	31,0	22,1	20,9	24,3	61,6	58,6	53,0	74,4	-84,2	38,8	15,5	49,5	72,3	

Durante 1982, la mayoría de los grupos de edad excepto el grupo III, tuvieron tiempos de reemplazo negativos, situación que no fue factible en las escalas de tiempo ecológicas.

En la figura 29 se indicaron las tasas y tiempo de reemplazo para la población total, es importante mencionar que la tasa de renovación (P/B) entre 1974 y 1979, fluctuó entre 0,11 y 0,55, y en el período 1984 a 1986 tuvo una tendencia negativa.

2. Análisis de los componentes del excedente de producción

Los componentes del excedente de producción indican que desde 1974 hasta 1977 aumentó en forma considerable y se cuantificaron magnitudes superiores a los 2 millones de toneladas. En 1978 se logró el valor más alto de la fase de crecimiento del recurso cercano a 2,5 millones de toneladas, declinando en forma sostenida en los años siguientes, hasta llegar a cero, en 1982 (Figura 30, Tabla XVI).

3. Análisis de los componentes clave del reclutamiento

Las tasas de mortalidad total y parciales, permiten realizar el análisis del componente clave.

El análisis secular de las tasas de mortalidad k_1 y k_2 (Figura 31 y Tabla XVII), señala que tuvieron cambios sustanciales desde 1981 y 1978, respectivamente.

En particular k_1 , comenzó a aumentar su magnitud en 1981, y en los últimos años se incrementó debido a cambios en el patrón de explotación del stock.

En forma similar k_2 , comenzó a aumentar tres años antes debido a que el grupo de edad IV se incorporó al stock explotable con anterioridad al III, siendo ascendente desde esa fecha.

El desarrollo histórico de la mortalidad k_0 , señala que desde 1974 hasta 1982 fue relativamente estable, salvo el decremento experimentado en 1978, año en que se incrementó en forma lineal y ascendente, situación que predomina actualmente en la pesquería. .

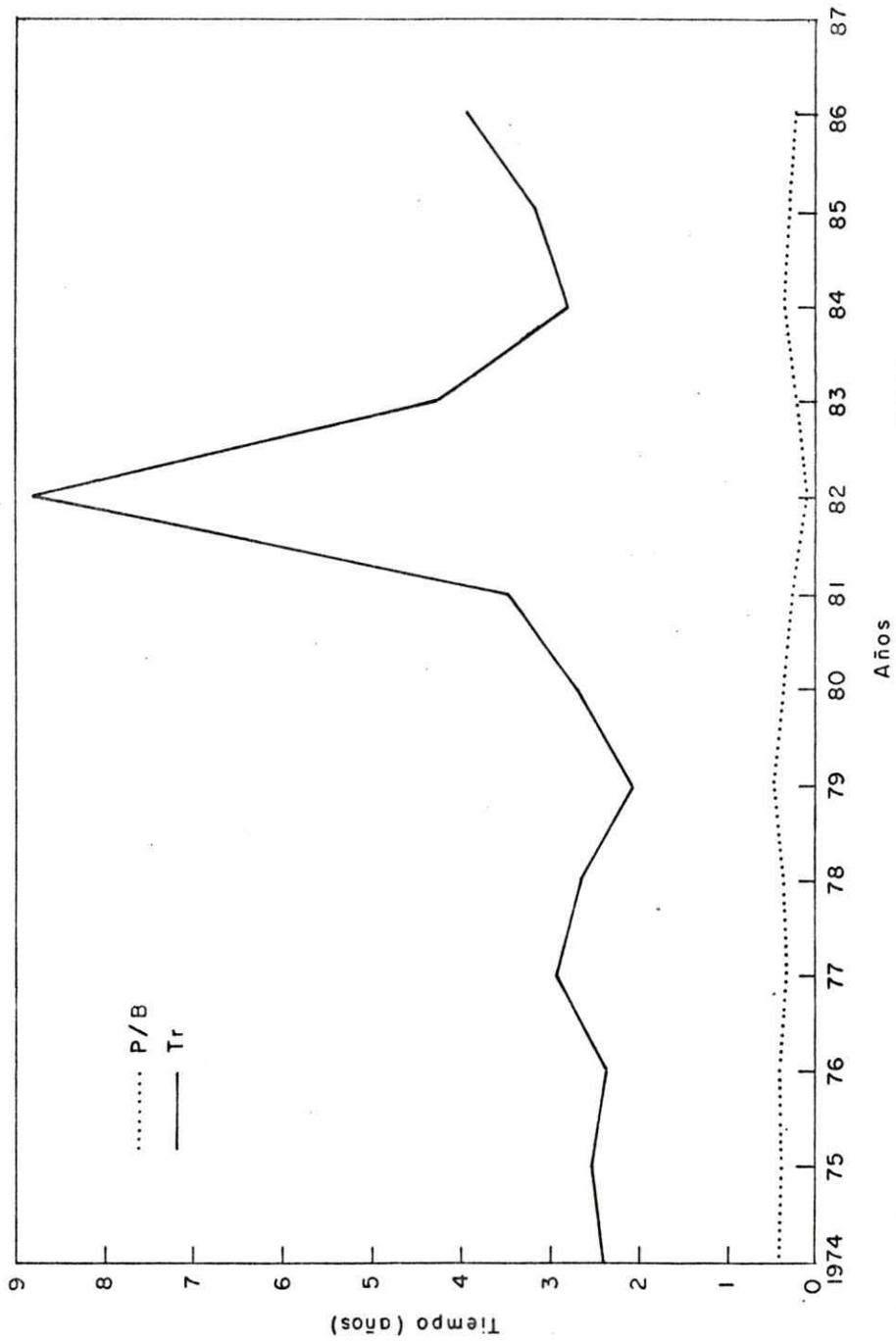


Figura 29 Tasa y tiempo de reemplazo, de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

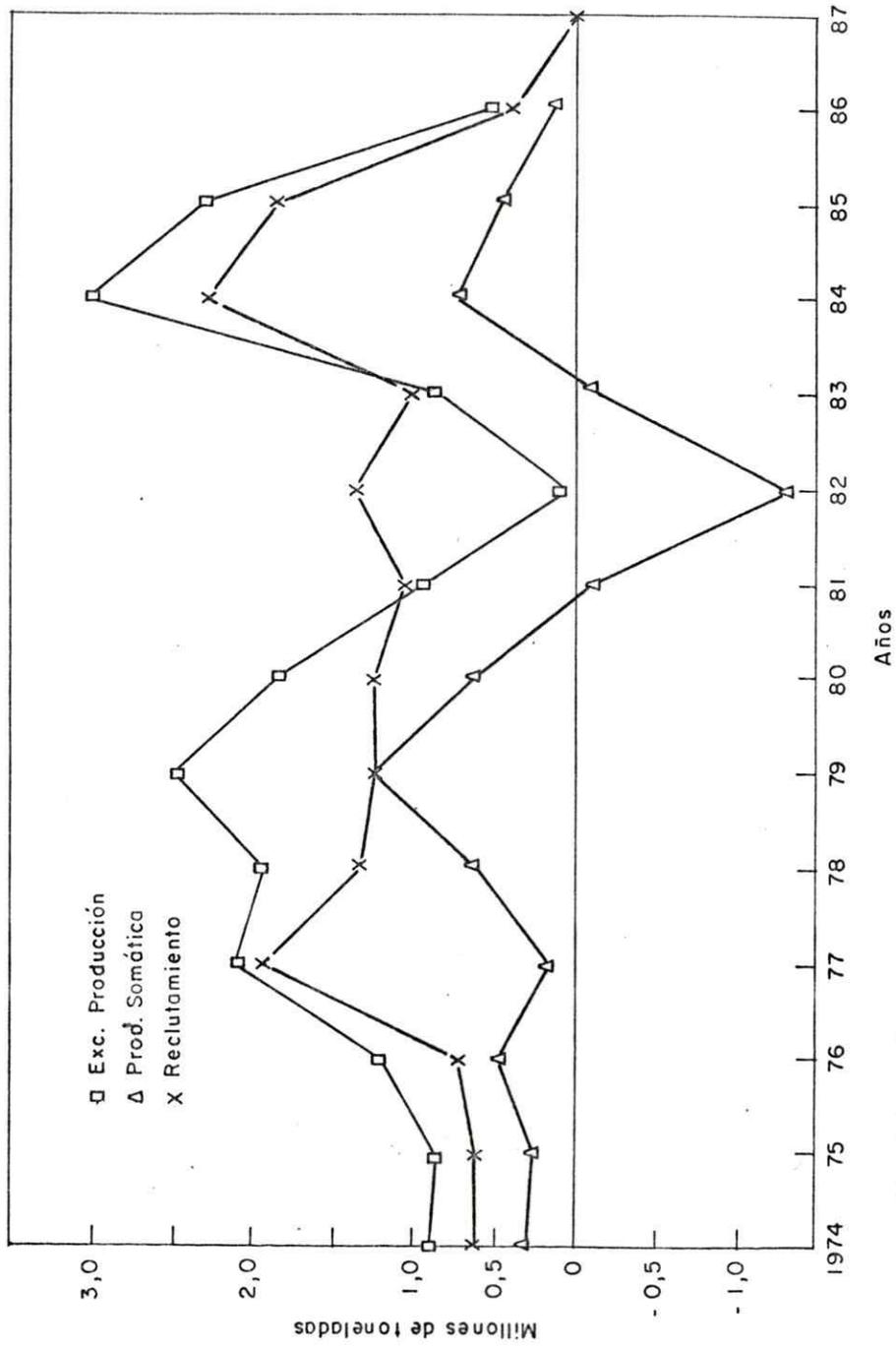


Figura 30 Análisis de los componentes de la producción de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

Tabla XVI

Análisis de los componentes del excedente de la producción (t), de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987
RECLUTAS	61220	611020	72427	1927704	1330423	1245182	1228987	1057239	1361957	1001100	2294759	1852409	408005	10132
P. SOMB.	281293	248788	473886	167006	593541	1245814	619276	-107319	-1324673	-156835	743887	472770	147530	
E. PROD.	898583	857788	1198113	2094710	1923964	2490996	1848263	949921	37284	844265	3040646	2325179	555555	

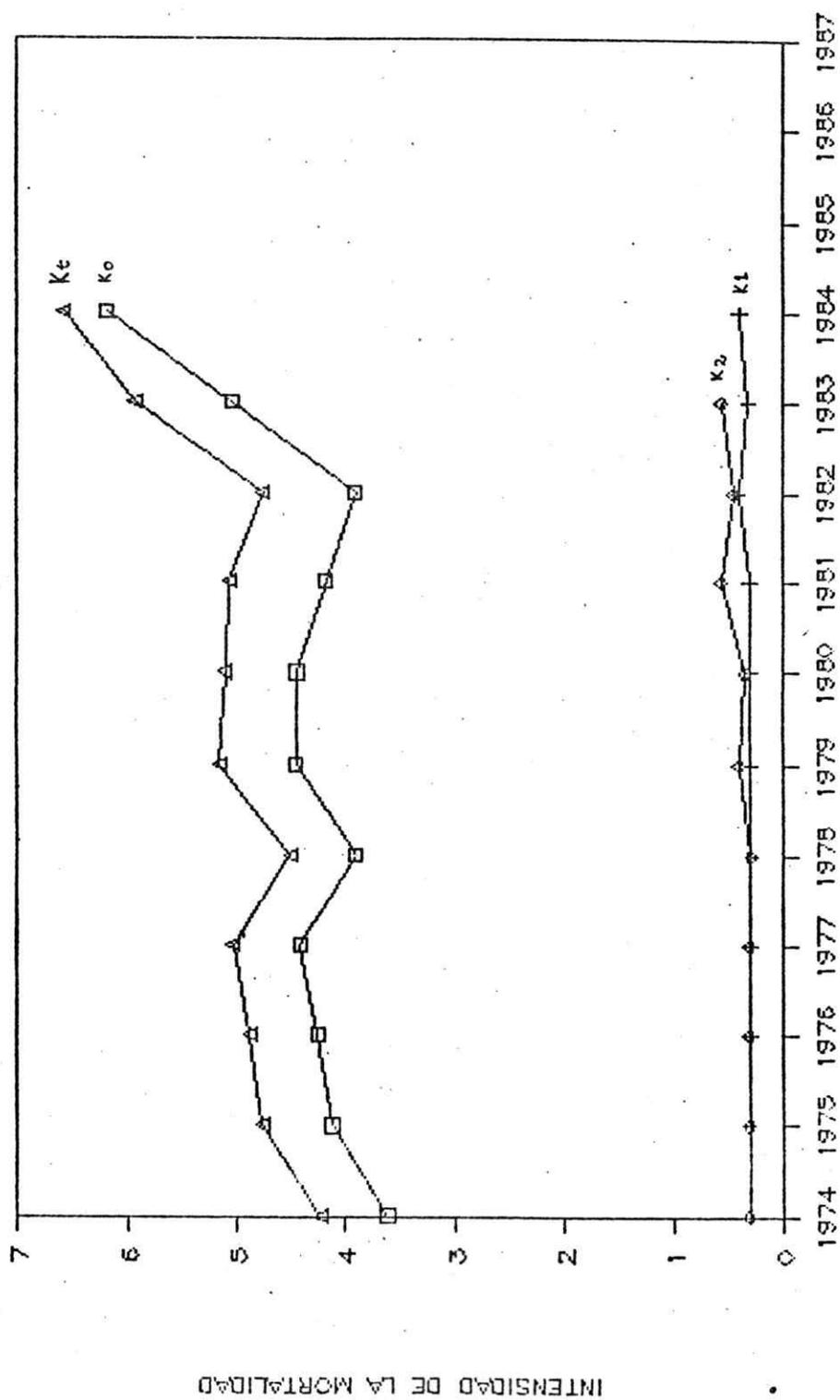


Figura 31 Análisis del componente clave del reclutamiento de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

Tabla XVII

Análisis del componente clave del reclutamiento de las clases anuales de la población de sardina en la Zona Norte de Chile (1974-1987)

	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987
K0	3,6277	4,1284	4,2625	4,4174	3,9049	4,4508	4,4466	4,1863	3,9048	5,0427	6,1896			
K1	0,3001	0,3119	0,3003	0,3015	0,3022	0,3018	0,3046	0,3042	0,3994	0,3267	0,3973			
K2	0,3099	0,3162	0,3112	0,3119	0,3047	0,4008	0,3421	0,3705	0,4493	0,5653				
Ktotal	4,2376	4,7566	4,8740	5,0308	4,5117	5,1534	5,0932	5,0611	4,7535	5,9347				

El análisis del componente clave, indica que el factor que determina el nivel del reclutamiento es k_0 , y es además clave. Es decir, además de determinar la magnitud, es responsable de la variación de la mortalidad total durante la fase de prerreclutamiento. Esto último se constató a partir de su alto coeficiente de correlación $r = 0,90$, el cual fue estadísticamente significativo.

Este resultado señala la importancia de efectuar investigaciones para entender los procesos que actúan en la fase de prerreclutamiento con el propósito de efectuar predicciones de la fortaleza del reclutamiento de la sardina.

ANEXO 4

Métodos para probar la densodependencia

Los métodos desarrollados para establecer la densodependencia tratan de medir si tasa neta de cambio de una población es modificada por la densidad. En tal sentido, se recomienda calcular una relación lineal entre el logaritmo de la razón de abundancia en dos años consecutivos $\text{Log } (N_{t+1}/N_t)$ y el $\text{Log } (N_t)$, si el coeficiente de regresión es significativamente diferente de uno, se evidenciaría la densodependencia en dicha población.

Por su parte, Watt (1964), propone realizar una relación en números absolutos sin transformación logarítmica y Tanner (1966), señala la utilidad de efectuar la relación entre la tasa discreta de cambio en número de la población con respecto a la abundancia.

Para probar si hay densodependencia en una población, Morris (1959) sugirió y propuso una prueba estadística, llamada posteriormente el gráfico de Morris, que consiste en calcular una regresión lineal entre la variable dependiente $\text{Log } (N_{t+1})$ y la variable independiente $\text{Log } (N_t)$. Si el coeficiente de regresión lineal b es menor que 1, hay tendencias de regulación en la población.

Otro método para probar densodependencia es mencionado por Varley y Gradwell (1960, 1970), es similar al de Morris, pero posee un procedimiento adicional para superar las dificultades ya señaladas. El método consiste en determinar la relación funcional entre el $\text{Log } (N_{t+1})$ y $\text{Log } (N_t)$ y viceversa, y probar si el coeficiente de regresión de ambos ajustes es estadísticamente distinto de 1.

Las pruebas mencionadas anteriormente son específicas para probar densodependencia a nivel de la población, pero Morris (1959) y Varley y Gradwell (1970), propusieron un método para probar la

mortalidad densodependiente en cohortes de una población. Este método consiste en efectuar una regresión lineal entre la tasa de mortalidad $\text{Log} (N_t/N_s)$ y la densidad de la cohorte $\text{Log} (N_t)$, antes que se manifieste el proceso de mortalidad. La variable dependiente es conocida como el valor k de Haldane, siendo N_t = número de individuos presente en la cohorte antes que se inicie el proceso de mortalidad, y N_s = número de individuos de la cohorte que sobrevive en un lapso.

May et al. (1974), analiza modelos que contienen parámetros densodependientes y propone una ecuación general:

$$N_{t+1} = f(N_t) N_t$$

donde:

$f(N_t)$ = función densodependiente, de índole general

N_t = abundancia de la cohorte, en el año t

N_{t+1} = abundancia de la cohorte, en el año $t+1$.

También analiza la relación de Varely y Gradwell (1970), que se menciona en la expresión:

$$\text{Log} (N_t/N_s) = \text{Log} \lambda + b \text{Log} (N_t) \quad (45)$$

La ecuación (45), es sólo adecuada para describir aquellas partes de la relación, en la cual las observaciones se ordenan en forma lineal.

Hassell (1975), postuló el siguiente modelo, para probar la densodependencia en las tasas de mortalidad, entre cohortes que pertenecen a poblaciones con generaciones discretas y cuyos valores empíricos, no se ordenan linealmente.

$$N_s = \lambda(1 + a N_t)^{-b} N_t \quad (46)$$

La expresión (46), en forma logarítmica es:

$$\text{Log } (N_t/N_s) = \text{Log } (\lambda) - b \text{ Log } (1 + a N_t) \quad (47)$$

donde:

λ = tasa neta de incremento

La magnitud del parámetro b mide el tipo de competencia intraespecífica: "contest" o "scramble", que determina la tasa de mortalidad densodependiente.