MODELACION DE LA DINAMICA POBLACIONAL DEL RECURSO CONGRIO DORADO *Genypterus blacodes* SCHNEIDER (1801)

TESIS
CARRERA DE BIOLOGIA MARINA
FACULTAD DE CIENCIAS DEL MAR
UNIVERSIDAD DE VALPARAISO

ADRIANA PAZ ARANGUIZ ACUÑA

2002

62m

marc 52460

M
AR662m
2002

MODELACIÓN DE LA DINÁMICA POBLACIONAL DEL RECURSO CONGRIO DORADO *Genypterus blacodes* SCHNEIDER (1801)

UNIVERSIDAD DE VALPARAISO
FACULTAD DE CIENCIAS DEL MAR
BIBLIOTECA
T0094

Tesis presentada por

Adriana Paz Aránguiz Acuña

A la

Facultad de Ciencias del Mar

Universidad de Valparaíso

Para optar al

Título Profesional de Biólogo Marino

Esta tesis es parte de los requisitos para obtener el
Título Profesional de Biólogo Marino

ADRIANA PAZ ARÁNGUIZ ACUÑA

Aprobada por la Comisión de Tesis en octubre de 2002

Prof. Sr. Eduardo González Olivares
Director de Tesis

Dr. Rodrigo Ramos Jiliberto
Co-director de Tesis

Dr. Gerardo Leighton Sotomayor
Miembro Comisión de Tesis

CONTENIDOS

APROBACIÓN ii

CONTENIDOS iii

AGRADECIMIENTOS v

LISTA DE FIGURAS vii

RESUMEN ix

I. INTRODUCCIÓN 1

II. ANTECEDENTES GENERALES 7

II.1. Clasificación 7

II.2. Distribución espacial 7

II.3. Aspectos biológicos 9

II.4. Aspectos pesqueros 17

OBJETIVO GENERAL 23

OBJETIVOS ESPECÍFICOS 24

HIPÓTESIS 25

III. MATERIALES Y MÉTODOS 26

III.1. Aspectos teóricos 26

III.2. Obtención datos de captura 32

III.3. Estimación de serie de abundancia por clase de edad 33

III.4. Construcción de modelos matriciales en presencia de explotación 34

III.5. Parametrización de modelos matriciales en presencia de explotación 36

III.6. Construcción de un modelo matricial en ausencia de explotación 46

III.7. Análisis de los modelos 48

IV. RESULTADOS 54

IV.1. Construcción y parametrización de modelos matriciales en presencia de explotación 54

IV.2. Construcción y parametrización del modelo matricial en ausencia de explotación 69

IV.3. Análisis de los modelos 72

V. DISCUSIÓN 91

VI. CONCLUSIÓN 102

VII. LITERATURA CITADA 104

Anexo 118

AGRADECIMIENTOS

Mi mayor gratitud, amor, alabanza, y adoración profunda a mi Padre Dios, a quien todo debo y de quien todo espero. Que este trabajo contribuya a tu mayor gloria, Señor Todopoderoso, sea mi única recompensa.

Agradezco muy sentidamente el apoyo y la ayuda inestimable, de mi director de tesis Sr. Eduardo González Olivares, de la Universidad Católica de Valparaíso, quien, con disposición sin igual, me recibió en su oficina, atendió respetuosamente mis dudas, me enseñó con generosidad y llaneza, participó entusiastamente de mis logros y me animó en mis períodos de tribulación. Para Ud., Profesor, y su hermosa familia, toda mi gratitud y cariño sincero.

Igualmente agradezco al co-director de esta tesis, Dr. Rodrigo Ramos Jiliberto, quien con cordialidad sincera, paciencia única y siempre buena disposición, toleró serenamente mi ignorancia y las infinitas dudas que surgieron en el transcurso de este trabajo, las visitas a su oficina y los constantes correos electrónicos que respondió con siempre atenta prontitud. Muchas gracias, Rodrigo, por permitirme vislumbrar la modelación matemática bajo tu certera y siempre amable dirección.

Al Dr. Gerardo Leighton, por formar parte de esta Comisión de Tesis, y por permitirme trabajar en diversas ocasiones en su Laboratorio.

Al Sr. Rodrigo Pardo, del programa de Magister de la Universidad de Chile, sin cuya muy valiosa colaboración y ayuda esta tesis no habría tenido una feliz culminación.

Agradezco al Instituto de Fomento Pesquero, a través del Sr. Jorge Farías y Sr. Claudio Bernal, por su ayuda en la obtención de los datos necesarios para la realización de esta tesis.

Al Sr. David Donoso de la Escuela de Ciencias del Mar de la Universidad Católica de Valparaíso, por su generoso esfuerzo en enseñarme el uso de MATLAB.

Al Dr. Ricardo Bravo, de la Facultad de Ciencias del Mar, por su invaluable intervención.

A la Sra. Jeanette Santana y Sra. Pamela Contreras, de la Biblioteca de la Facultad de Ciencias del Mar, y a la Sra. Verónica Bernal, Secretaria del Capítulo Académico de la Universidad Católica de Valparaíso por toda su amabilidad y calurosa recepción.

A mi familia, en particular a mi mamá, por su cariño y compañía inquebrantable, y a mi hermana muy querida, cuyas oraciones continuas y su tierno recuerdo animaron mi trabajo. A Iván, por toda su ayuda, colaboración, respeto, apoyo y cariño.

A cuantos con sus oraciones, buenos deseos y palabras afectuosas contribuyeron a la realización y culminación de esta tesis.

Esta tesis contó con el financiamiento parcial del Proyecto FONDECYT 1010399.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Estimación de producción de huevos por edad para el período 1985-98 37

Figura 2: Comparación de la proyección de la matriz de Leslie, obtenida mediante el método de programación cuadrática, y los datos observados de abundancia de hembras de congrio dorado para el período 1982-98. 56

Figura 3: Comparación de la proyección de la matriz estado estructurada (4 estados), obtenida mediante el método de programación cuadrática, y los datos observados de abundancia de hembras de congrio dorado para el período 1982-98. 59

Figura 4: Comparación de la proyección de la matriz estado estructurada (5 estados), obtenida mediante el método de programación cuadrática, y los datos observados de abundancia de hembras de congrio dorado para el período 1982-98. 62

Figura 5: Comparación de la proyección de la matriz estado estructurada (6 estados), obtenida mediante el método de programación cuadrática, y los datos observados de abundancia de hembras de congrio dorado para el período 1982-98. 65

Figura 6: Comparación de la proyección de la matriz estado estructurada (8 estados), obtenida mediante el método de programación cuadrática, y los datos observados de abundancia de hembras de congrio dorado para el período 1982-98. 68

Figura 7: Comparación curva de abundancia con captura y proyección del modelo sin captura de la población de congrio dorado agrupada en 5 estados para el período 1982-1998. 70

Figura 8. Comparación curva de abundancia con captura y proyección del modelo sin captura de la población de congrio dorado agrupada en 6 estados para el período 1982-1998. 71

Figura 9: Superficie poblacional ajustada mediante programación cuadrática a los datos de tamaño poblacional de congrio dorado agrupados en 5 estados para el período 1982-98. 73

Figura 10: Superficie poblacional ajustada mediante programación cuadrática a los datos de tamaño poblacional de congrio dorado agrupados en 6 estados para el período 1982-98. 74

Figura 11: Superficie poblacional ajustada mediante programación cuadrática a los datos de tamaño poblacional de congrio dorado sin captura agrupados en 5 estados para el período 1982-98. 75

Figura 12: Superficie poblacional ajustada mediante programación cuadrática a los datos de tamaño poblacional de congrio dorado sin captura agrupados en 6 estados para el período 1982-98. 76

RESUMEN

En este estudio se modeló la dinámica poblacional de la población de congrio dorado (*Genypterus blacodes*) de la pesquería demersal austral (43°00'-57°00'S), primariamente mediante modelos matriciales de tipo Leslie (edad estructurados) y finalmente con matrices de Lefkovitch (estado estructurados), estructuradas en 5 y 6 estados.

La parametrización de estas matrices se realizó mediante el método de programación cuadrática (Wood 1994), por el cual se obtuvo una matriz única para una serie temporal de diecisiete años (1982-1998) de datos de abundancia anual de hembras por clase de edad, que por ser provenientes de las capturas comerciales, contemplan las edades reclutadas a la pesquería, es decir, desde la edad 3 a la edad 14+.

Se probó la calidad del ajuste de las curvas observadas y las trayectorias obtenidas por la proyección de las matrices estimadas, mediante permutaciones aleatorizadas, lo que mostró una ajuste significativo ($p < 0.05$) en ambos modelos estado estructurados.

A partir de las matrices poblacionales obtenidas, se calculó tasa de crecimiento poblacional, tasa neta reproductiva, valor reproductivo, estructura de edad estable, y se realizó un análisis de perturbación.

Se propuso un modelo matricial estado estructurado para la misma población, en que, bajo iguales condiciones iniciales, la población presentara un crecimiento natural, sin el efecto de la pesquería, y se realizaron los mismos análisis que para el modelo con captura.

Los resultados del análisis de las matrices de proyección poblacional reflejaron una tasa de decrecimiento para la población actual de 0.9707 para el modelo estructurado en 5 estados y 0.9526 para el modelo estructurado en 6 estados.

El análisis de perturbación reflejó que la tasa de crecimiento poblacional es más sensible a las perturbaciones de la tasa de sobrevivencia de las hembras adultas de edades entre 7 y 10 años.

La tasa de crecimiento de la población de congrio dorado sin el efecto de la captura es de 1.079 para la estructura de 5 estados, y 1.086 para la estructura de 6 estados, lo que significó un crecimiento exponencial, que probado mediante permutaciones confirmó la diferencia significativa de la serie de tamaños poblacionales observada de la población de congrio dorado, comparado con la serie estimada sin el efecto de la pesquería.

Mediante un test χ^2 se probó con una significancia de 0.01 que la población presenta una estructura estado estable.

Con estos resultados es posible afirmar que la población de congrio dorado presenta una tasa de crecimiento un 11.2% menor a la que tendría de no existir captura, y que esta tasa refleja un decrecimiento sostenido de la población debido al régimen de captura al que ha sido sometida.

Se recomienda concentrar el esfuerzo de manejo en la protección de las hembras maduras entre 7 y 10 años, puesto que variaciones de sus mortalidades alterarán mayormente el crecimiento de la población.

MODELACIÓN DE LA DINÁMICA POBLACIONAL DEL RECURSO CONGRIO DORADO *Genypterus blacodes* SCHNEIDER (1801)

Adriana Paz Aránguiz Acuña

2002

I. INTRODUCCIÓN

El congrio dorado es una especie demersal que se distribuye en Chile desde Coquimbo (30°00'S) hacia el sur.

Este recurso ha sido explotado desde 1977 por la pesquería demersal austral (43°00'-57°00'S), y junto con la merluza austral, especie objetivo de la pesquería, ha sido declarada en plena explotación. La merluza del sur ha sido sometida a medidas de manejo mediante vedas reproductivas, que afectan a la totalidad de la pesquería, sin embargo ha mantenido su régimen de sobreexplotación.

Los desembarques de congrio dorado disminuyeron a partir de 1990; y desde 1995 se han estabilizado en torno a las 6.000 t. Aguayo *et al.* (2000) señalan que la biomasa desovante actual corresponde al 27% de lo que podría haber existido de no haber captura.

En este contexto, una pesquería multiespecífica, como es la demersal austral, no ha logrado recuperar o mantener los niveles adecuados de sus recursos por la falta de una visión sistémica que consiga integrar el conocimiento biológico y ecológico de las poblaciones explotadas y las flotas pesqueras como un depredador de esas poblaciones.

Resulta esencial en cualquier pesquería el conocimiento de la dinámica de las poblaciones involucradas, puesto que éste permitirá realizar adecuadas evaluaciones de los recursos. Su análisis incluye intentar formular predicciones acerca de nacimientos, muertes, crecimiento y migraciones de las poblaciones (Hilborn & Walters 1992), herramientas que a su vez permitirán a la autoridad tomar medidas de manejo, cuando menos, más informadas.

Existen diferentes aproximaciones al estudio de los sistemas ecológicos (Linkens 1985 *fide* Jørgensen 1993), todas ellas válidas y complementarias, como son:

1. Estudios empíricos, donde parte de la información es recogida para intentar integrarla y ensamblarla en una imagen completa de la realidad,
2. Estudios comparativos, en los cuales son contrastados algunos componentes estructurales y funcionales para un tipo de ecosistemas,
3. Estudios experimentales, donde se manipula un ecosistema completo para identificar y explicar mecanismos, y
4. Estudios de modelación o simulación computacional.

Yodzis (1989) sugiere por definición de "modelo" una representación hipotética, cuyo propósito no es otorgar una descripción literal de un sistema, sino una conceptualización o representación de éste en sus componentes. Por tanto, si bien cualquier modelo será inevitablemente incompleto y aún falso en algunos aspectos, es una herramienta válida y útil para entender y manejar un sistema. Consecuentemente, un modelo ecológico debe contener las características relevantes y adecuadas al problema (científico o técnico) que se desea resolver mediante el uso de dicho modelo.

Los modelos matemáticos han prevalecido en ecología básicamente porque los sistemas en estudio tienden a ser complejos, y la matemática es propia de la expresión de relaciones complejas en una forma de entender sus consecuencias. Así, Jørgensen (1993) se refiere a la aplicación de modelos en ecología como una práctica casi obligatoria si se quiere entender la función de sistemas complejos.

El primer paso para formular un modelo ecológico es generar la información pertinente y necesaria de las poblaciones aisladas, sus aspectos ecológicos y demográficos,

que permitan aproximarse a reconocer y explicar variaciones poblacionales y los procesos que las generan.

Existen diversas aproximaciones al estudio de la dinámica poblacional, aún cuando todas ellas buscan entender, bajo diferentes perspectivas, las causas de las fluctuaciones, temporales y espaciales, y su magnitud.

Una de ellas es la demografía, que describe el desarrollo de los individuos a través de sus ciclos de vida. Las respuestas de las tasas vitales, como nacimientos, crecimiento, desarrollo y mortalidad al ambiente, determinan la dinámica de la población en tiempo ecológico y la evolución de las historias de vida en tiempo evolutivo (Caswell 1989, Caswell & Brault 1992, Brault & Caswell 1993). Entendemos por dinámica poblacional los cambios a través del tiempo en la abundancia y la estructura de la población (Caswell & Brault 1992), las que pueden ser causa y consecuencia de la realización de las tasas vitales (Brault & Caswell 1993).

Es posible hacer clasificaciones generales de los modelos matemáticos bajo diferentes criterios (Yodzis 1989, Jørgensen 1993), entre las más relevantes para los objetivos de este trabajo, es posible considerar:

1. Modelos estratégicos y modelos tácticos. En los primeros se incluyen tantas variables de interés como sea posible, con el propósito de hacer más real el modelo. Por lo mismo muchas veces la matemática resulta limitada y es necesario intentar simulaciones computacionales. En los segundos en cambio, se utiliza una formulación más generalista que permita el uso de la teoría ecológica a través de principios generales.

2. Modelos deterministas y modelos estocásticos. Los modelos deterministas, para un valor de la variable independiente, predicen un valor dependiente único. En los estocásticos, en cambio, el valor predicho se asocia a una distribución de probabilidad.

3. Modelos estáticos y modelos dinámicos. En los primeros, las variables que definen el sistema no son dependientes del tiempo, y en los segundos, las variables que definen el sistema son una función del tiempo, y en algunos casos, del espacio.

4. Modelos continuos y modelos discretos. En los primeros, el crecimiento de la población es continuo y su estudio involucra ecuaciones diferenciales en las que se relaciona la tasa a la cual la población cambia, al tamaño poblacional en cada instante de tiempo. En los segundos, el crecimiento de la población depende del tiempo como una variable discreta. Este tipo de modelo involucra ecuaciones en diferencia.

5. Modelos mecanicistas y modelos fenomenológicos. Los modelos mecanicistas explican el comportamiento poblacional a partir de los componentes de la población (individuos o grupos de individuos) y sus interacciones (Metz & Diekmann 1986, McCauley *et al.* 1990, Gurney *et al.* 1990, De Angelis & Gross 1992). Los modelos fenomenológicos, al otro extremo, centran su atención en los procesos generales que determinan la dinámica observada, sin incluir una definición biológica específica ni sus mecanismos subyecentes (Lomnicki 1992, Lima & Jaksic 1999).

Entre los modelos poblacionales basados en características a nivel del organismo sobresalen en la actualidad:

a) Modelos basados en el individuo (De Angelis & Gross 1992),

b) Modelos poblacionales estructurados, por edades, estados de desarrollo, tamaño (Caswell 1989), o fisiológicamente (Metz & Diekmann 1986),

c) Modelos basados en la fisiología (Gutiérrez & Baumgaertner 1984, Gutiérrez 1992, Gutiérrez *et al.* 1994), y

d) Modelos metafisiológicos (Getz 1991, 1993, 1994, Getz & Owen-Smith 1999, Ramos-Jiliberto & González-Olivares 2000, Ramos-Jiliberto *et al.* 2002).

Dentro de los modelos estructurados, se encuentran aquellos donde la población es posible de separar en edades o estados. Los modelos matriciales son ordenamientos dinámicos discretos, por lo tanto basados en sistemas de ecuaciones en diferencia y son bien utilizados en poblaciones con generaciones no superpuestas, es decir, donde es posible distinguir claramente edades o estados diferenciados. En el caso en que el número de clases de edad o estado sea igual a uno, se asume que no existen diferencias individuales y el modelo poblacional será no-estructurado, por lo que el crecimiento de la población no dependerá de su estructura interna.

Las matrices más simples (Leslie 1945) asumen que las tasas vitales edad-específicas permanecen constantes sobre un período de tiempo, que sólo las hembras son de interés en la dinámica reproductiva, y que el crecimiento de la población no depende de su tamaño actual. Estos supuestos se han ido convenientemente modificando para obtener modelos denso-dependientes, de dos sexos, o afectados por variables estocásticas.

La aproximación matricial permite conocer e interpretar las propiedades asintóticas de las matrices de proyección, que corresponden a características de las historias de vida,

tales como tasas de crecimiento, tasa neta reproductiva, valor reproductivo y estructura estable; a la vez que es posible analizar los efectos de perturbaciones sobre esas propiedades asintóticas, por lo que es utilizado para evaluar consecuencias de cambios hipotéticos en el ciclo de vida de la población estudiada (van Groenendael *et al.* 1988, Caswell 1989).

Estos modelos matemáticos han sido utilizados como una herramienta para comprender la dinámica y hacer predicciones sobre poblaciones que se desean manejar, tanto aquellas que se desean conservar, como las poblaciones recurso, como aquellas que se desean mantener bajo control, como las plagas (Caswell 1989, Caswell & Brault 1992, Benton & Grant, 1999).

En modelación de poblaciones explotadas, como son las pesquerías, es necesario identificar la captura como un elemento más del ambiente, puesto que en una población sometida a explotación, la dinámica variará respecto de aquella antes de ser capturada, por ejemplo, desestabilizando la estructura de edad y patrones demográficos. Por ello es necesario diferenciar ambos escenarios, y cuantificar esa variación para, de esa manera, reconocer el estado actual de las pesquerías y el efecto de la captura sobre su dinámica.

En este trabajo de tesis se intenta entender la dinámica de una población explotada, el congrio dorado, mediante la construcción, análisis e interpretación de modelos dinámicos poblacionales tácticos y deterministas de tipo matricial.

II. ANTECEDENTES DEL SUJETO DE ESTUDIO

II.1. Clasificación

El congrio dorado pertenece a la Clase Osteichthyes, Subclase Actinopterygii, División Teleostei, Subdivisión Euteleostei, SuperOrden Paracanthopterygii, Orden Ophidiiformes, Familia Ophidiidae, Género *Genypterus*, Especie *Genypterus blacodes*.

II.2. Distribución espacial

El género *Genypterus* se ha señalado sólo para el Hemisferio Sur, en las costas de Sudamérica, Sudáfrica, Australia, Tasmania y Nueva Zelandia (Chong 1984, Chong & Aguayo 1990). Cuenta con 5 especies descritas, tres de las cuales son posibles encontrar en Chile: *G. chilensis, G. maculatus* y *G. blacodes* (Villalba & Fernández 1986). En trabajos anteriores se considera una cuarta especie descrita para Chile, *G. reedi* (Bahamonde & Pequeño 1975 *fide* Chong 1984), la que resultó estar en sinonimia con *G. blacodes* (Chong 1984).

El congrio dorado es la especie del género que tiene la más amplia distribución geográfica, y se encuentra en todas las localidades señaladas, excepto en Sudáfrica (Chong & Aguayo .1990). Esta especie circunda el cono sur de América, se encuentra entre Coquimbo (30°00'S) por el Pacífico hasta Río Grande en el límite entre Brasil y Uruguay (Boré & Martínez 1980, Young *et al* 1984). Su distribución batimétrica se extiende entre los 50 y los 500 m, y según Horn (1993) y Colman (1995) la extensión alcanzaría hasta los 800 y 900 m, siendo más vulnerable entre los 200 y 400 m de profundidad (Boré &

Martínez 1980, Bahamonde & Zavala 1981, Young *et al* 1984). Según lo señalado por Bahamonde & Zavala (1981) es probable que algunos ejemplares de *G. blacodes* suban por cañones submarinos hacia zonas más someras, "donde las condiciones ecológicas son similares a aquellas donde habitan".

Se distribuye sobre la plataforma y el talud continental, en los bordes de los cañones submarinos con un desplazamiento hacia la costa en los meses de verano, noviembre a marzo (Renzi 1986). Los juveniles se encuentran en aguas someras de la plataforma continental (Kailola *et al* 1993 *fide* Froese & Pauly 2001).

II.3. Aspectos biológicos

El congrio dorado es una especie demersal, es decir, un organismo hidrobiológico que durante su fase adulta vive en las inmediaciones del fondo del medio acuático y que depende de un sustrato para realizar algunas de sus funciones vitales (Young *et al* 1984).

Para poder estimar la tasa de crecimiento individual de los peces es fundamental determinar su edad (Ricker 1977, FAO 1982). Para determinar la edad de los recursos en general, se han utilizado diversos métodos, como son el análisis de frecuencias de tallas (Petersen 1892 *fide* Ricker 1977). Sin embargo, el método directo más importante y utilizado para determinar la edad en los peces de aguas templadas es a través de la lectura de marcas estacionales o anuales que aparecen en las partes duras del cuerpo, como son escamas, huesos operculares, y otolitos, entre otros (Lagler *et al* 1977, Ricker 1977). Observaciones realizadas en otolitos sagitales de *G. blacodes* revelan la formación de un anillo hialino en invierno, con un máximo en agosto, y un anillo opaco en primavera-verano (Chong & Aguayo 1990). En machos se observó la formación de hasta 14 anillos y 16 en hembras.

Como otros peces demersales, *Genypterus blacodes* presenta crecimiento diferencial entre sexos (Renzi 1986, Chong & Aguayo 1990), en el que las hembras alcanzan tallas mayores que los machos a partir de la edad V, es decir, en la fracción de la población perteneciente a la cohorte de edad media igual a 5 años (Sparre & Venema 1997), y una mayor longevidad (Chong & Aguayo 1990). Sin embargo, el estudio realizado por Horn (1993) no evidenció diferencias en la tasa de crecimiento individual de hembras y machos.

Diversos autores han utilizado la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy (1934, 1938 *fide* Sparre & Venema 1997) para modelar el crecimiento corporal de *Genypterus blacodes*:

$$L(t) = L_{\infty} \cdot [1 - \exp(-K \cdot (t - t_0))] \quad (1)$$

donde

$L(t)$: Longitud a la edad t

L_{∞} : Longitud asintótica o máxima teórica. Longitud promedio de peces muy viejos.

K : Parámetro de curvatura. Rapidez con que el pez alcanza L_{∞}

t_0 : Parámetro de condición inicial. Teórico, edad a la que el pez tiene talla 0.

Este modelo considera la talla corporal como función de la edad, y se ha utilizado ampliamente en biología pesquera, como submodelo en otros modelos más complejos que describen la dinámica de las poblaciones de peces (Sparre & Venema 1997). Los parámetros de la ecuación estimados por distintos autores para el crecimiento de *G. blacodes* se presentan a continuación:

Tabla 1. Parámetros de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy estimados para *Genypterus blacodes*.

Autor	Sexo	L_{∞} (cm)	K	t_0
Chong & Aguayo (1990)	Macho	111.6	0.43486	-1.60871
	Hembra	128.7	0.31683	-2.03588
Allen (1966 *fide* Ojeda *et al* 1986, Chong & Aguayo 1990)	Macho	117.8	0.17879	-0.54025
	Hembra	137.8	0.14135	-0.67275

Sin embargo, el rango de tallas representado por las capturas de la pesquería de arrastre, es de 65-99 cm para machos y 70-114 cm para hembras, según Young *et al* (1984), y de 30-124 cm en machos y 10-124 cm en hembras, conforme a lo observado por Aguayo *et al* (1987). Renzi (1986) en un trabajo realizado en el Atlántico, señala que entre los paralelos 39° y 42° S, las tallas más frecuentemente representadas están entre los 90 y 120 cm, casi no estando presentes aquellas bajo los 72 cm, mientras que más hacia el sur (42°-48° S) las tallas disminuyen, con una mayor frecuencia los ejemplares de talla 60-90 cm. Bahamonde & Zavala (1981) señalan que el congrio dorado no presenta tallas menores a 40 cm en las zonas de captura, esto porque los individuos menores requerirían un hábitat diferente, lo que implicaría movimientos migratorios selectivos de la población. Sin embargo, Boré & Martínez (1980) consideraron las tallas entre 25 y 134 cm al sur del paralelo 40°, con una mayor frecuencia de individuos entre 40 y 44 cm. Esta distribución diferencial concentraría a los juveniles en zonas costeras y presumiblemente en la región de los canales a profundidades menores a 100 m, donde las aguas son menos salinas, más temperadas y con mayores niveles de oxígeno (Boré & Martínez 1980).

Otro parámetro de interés en la dinámica de una población es la estimación de la mortalidad natural. Ojeda *et al* (1986) mediante métodos bioanalógicos estimaron la mortalidad natural M para machos, entre 0,22 y 0,30, y entre 0,18 y 0,26 para hembras. Sin embargo, los mismos autores señalan que estos métodos subestiman los parámetros por no considerar apropiadamente el efecto de la depredación sobre la población.

Respecto de la maduración sexual, se ha observado en el área al sur del paralelo 43°S, hacia fines de invierno y principio de primavera, ejemplares con gónadas en maduración y evacuación durante los meses de agosto y septiembre (Young *et al* 1984, Aguayo *et al* 1987). Sin embargo, Chong (1993) registró un mayor porcentaje de maduros

y predesovantes durante los meses de octubre y noviembre. Aguayo *et al* (2001) señalan la variabilidad en el tiempo del desove, considerando que el año 1999 la mayor actividad reproductiva ocurrió entre septiembre y noviembre, mientras que el año 2000 se encontró en agosto y septiembre. Balbontín *et al* (2000) completan la información señalando una máxima actividad reproductiva en los meses de agosto a noviembre en la zona norte exterior (41°-48°59'S), pudiendo extenderse hasta los meses de verano, como sucede en la zona sur exterior (50°-53°). A pesar de la variabilidad, se estima que el máximo desove ocurre en septiembre, pudiendo abarcar desde agosto a octubre, y en algunos años hasta noviembre (Aguayo *et al* 2001). Además, la presencia de ovocitos en diferentes estados de desarrollo en una misma gónada y en diferentes meses del año, permite decir que el congrio dorado es un desovante parcial o múltiple (Payá *et al* 2000, Aguayo *et al* 2001). La frecuencia del desove es de 22 días, y considerando que el congrio puede desovar durante tres meses, significa que puede expulsar cuatro tandas de ovocitos durante el período de desove (Aguayo *et al* 2001).

La talla de primera madurez sexual estimada por Chong (1993) mediante regresión lineal es de 90,7 y de 90,2 cm usando el modelo de von Bertalanffy. Otros antecedentes para el área de Talcahuano la señalan entre 0 y 90 cm (Aguayo *et al* 2001). Sin embargo, la talla 50% de la primera madurez sexual (*Tm*50%), a la que el 50% de la población se encuentra madura (Sparre & Venema 1997) se estimó en 82,2 cm LT y a una edad de madurez 50% de 6 años, mediante una determinación microscópica del estado de madurez sexual (EMS) (Aguayo *et al* 2001).

La principal área de desove en Chile, se encuentra en el área norte de la pesquería, desde Bahía San Pedro hasta la Península de Taitao, y secundariamente se produce desove entre el Golfo de Penas y el de Trinidad (50°S) y entre Golfo de Trinidad e Isla Desolación

(Aguayo *et al* 2001). El estudio de Aguayo *et al* (2001) señala que esta distribución indica que la zona de estudio no es estadísticamente homogénea, y que los dos focos reproductivos secundarios muestran notables variaciones tanto espaciales como estacionales, debido tal vez a problemas en la toma de la información (Aguayo *et al* 2001).

Se sabe de un comportamiento del congrio del Cabo, *Genypterus capensis*, que tiende a formar agregaciones durante el desove, característica que se extiende a toda la familia Ophidiidae (Punt & Japp 1994).

La etapa de huevo dura aproximadamente cinco a siete días (Balbontín *com.pers.*), a lo que continúa una etapa larval, que si bien no se encontró información para la especie, se sabe que en el congrio mediterráneo (*Conger conger*) dura dos años hasta alcanzar el estado adulto (Pontes 2002). En el caso de la merluza del sur, en condiciones de cultivo, al cabo de 2 meses desde la fecundación de las ovas se pueden obtener juveniles de 2-5 gr. (Fundación Chile 2002).

En términos teóricos, una enorme mortalidad opera sobre los individuos de la cohorte durante la fase planctónica, tras lo cual se presenta una fase de transición relativamente corta, en que la mortalidad se reduce gradualmente según el pez crece y cambia su forma de alimentación, llamada fase incierta o estocástica, hasta estabilizarse a niveles moderados o bajos, llamada fase determinista (Pereiro 1993).

El congrio dorado es especialmente ictiófago y carcinófago, con presas predominantemente demersales y bentónicas (Renzi 1986). De estudios de contenido estomacal se ha observado que el componente principal de la dieta son peces (70%), crustáceos (18%) y moluscos (9%) (Renzi 1986). En el estudio de Bahamonde y Zavala (1981) se muestra que los ítemes más comunes son *Coelorhynchus fasciatus* (pejerrata), *Heterocarpus reedi* (camarón nylon), *Pterygosquilla armata* (zapateador), *Pleuroncodes*

monodon (langostino colorado) y *Cervimunida johni* (langostino amarillo), y con una menor incidencia *Merluccius gayi* (merluza común). En aguas neozelandesas, se le ha capturado cercano al fondo mientras se alimenta de *Macruronus novaezelandiae* (hoki) durante su período de reclutamiento (Mitchell 1984, Froese & Pauly 2001).

Se han detectado variaciones en la composición de la dieta tanto en profundidad como regionales. Con el aumento de la profundidad se observó una disminución de peces y aumento de moluscos (Renzi 1986). Asimismo es más frecuente en golfos la depredación sobre crustáceos estomatópodos y decápodos, mientras que sobre la plataforma y regiones cercanas al talud, depreda preferentemente sobre peces, con bajos porcentajes de crustáceos (Renzi 1986).

En la plataforma submarina de Campbell Plateau, Nueva Zelandia, que alcanza una profundidad media de 400-600 m, Clark (1985a, b) estimó la importancia de las presas de siete especies de peces, mediante el "índice de importancia relativa" (Pinkas *et al* 1971 *fide* Clark 1985a), que se basa en mediciones de frecuencia de ocurrencia, número y peso de las presas (Hacunda 1981, Clark 1985a). Sus resultados arrojaron que los crustáceos decápodos natantes fueron la principal presa del congrio dorado (Clark 1985a, b) con *Campylonotus rathbunae* como la especie de presa más importante, mientras que el pejerrata *Coelorhynchus fasciatus* fue el pez macrúrido más importante en la dieta. El hoki (*Macroronus novaezelandiae*) y la merluza de tres aletas (*Micromesistius australis*) también aparecieron en los análisis estomacales del congrio dorado en Campbell Plateau, West Coast y South Island (Mitchell 1984, Clark 1985b). El trabajo de Mitchell (1984) también registra de manera importante la presencia de *Munida gregaria* en los estómagos de congrio dorado, resultando la principal presa en Chatham Rise, Nueva Zelandia.

El congrio se alimenta cerca del fondo (Clark 1985a). Entre sus presas, *C. rathbunae* es un decápodo natante bentónico, de fondos fangosos y arenosos (Yaldwyn 1960 *fide* Clark 1985a), los peces macrúridos, incluidas especies del género *Coelorhynchus*, son consideradas bentopelágicas (McLellan 1977, McCann & McKnight 1980, McMillan 1980 *fide* Clark 1985a), mientras que los ejemplares de hoki y de merluza de tres aletas encontrados, fueron probablemente capturados por el congrio durante horas del día, cuando estos animales "alimentadores platónicos", que realizan migraciones nictimerales en busca de sus presas, se encuentran cerca del fondo (Clark 1985a, b).

Existe también un cambio en la dieta con el tamaño del congrio (Clark 1985a), es así como la principal presa de los congrios adultos pequeños (80-90 cm) son los crustáceos decápodos y los macrúridos, mientras que el hoki fue la presa predominante de los congrios mayores de 100 cm (Mitchell 1984, Clark 1985a). Esto debido, probablemente a que el congrio no presenta movimientos rápidos o ágiles, necesarios para la persecución de sus presas, por lo que prefiere presas lentas o sedentarias, como el hoki y los peces macrúridos, o *Munida gregaria*, o que se encuentran en una condición desfavorable, como la merluza de tres aletas en períodos de desove (Mitchell 1984).

No existe una probada superposición de dietas entre *G. blacodes* y las restantes especies analizadas en los trabajos desarrollados en Campbell Plateau (Clark 1985b), como sucede entre *Macroronus novaezelandiae* (hoki), *Micromesistius australis* (merluza de tres aletas) y *Lepidorhynchus denticulatus* (javelin fish), que son todas especies planctívoras, y que en busca de su alimento realizan extensas migraciones verticales nictimerales, por lo que se alimentan preferentemente de noche, no así los alimentadores bentónicos, que permanecen cercanos al fondo donde encuentran sus presas, lo que les permite alimentarse durante el día (Clark 1985b). La superposición de dietas (estimadas por un "índice de

porcentaje de similitud") entre estos peces alimentadores planctónicos pelágicos es mayor que entre los alimentadores bentónicos (Permitin & Tarverdiyeva 1972 *fide* Clark 1985b). Sin embargo, el trabajo realizado en la costa atlántica por Hacunda (1981) muestra una alta superposición de dietas, estimada por el mismo método, entre 6 de 8 especies de peces demersales, entre las que se encontraban predadores activos, como el congrio rojo, *Urophycis chuss*, y el congrio Atlántico, *Gadus morhua*, y predadores sedentarios; así como se encontraban también especies altamente dependientes de presas nectónicas, en contraposición con aquellos que se alimentan de organismos de fondo.

Su condición de alimentante bentónico revela su característica de alimentante oportunista, debido a la variabilidad de su dieta y a que es capaz de explotar concentraciones de peces semi-pelágicos, como el hoki y la merluza de tres aletas, durante sus períodos de desove, cuando son más vulnerables (Mitchell 1984).

Respecto de sus depredadores, el conocimiento es mucho menor. Se sabe que en la costa de Nueva Zelandia, sur de Australia y Tasmania, existe depredación por parte del hoki *Macroronus novaezelandiae* en su estado adulto, especie demersal que vive en aguas profundas, siendo más abundante entre los 450 y 700 m (Froese & Pauly 2001). Otra especie que se piensa depredaría sobre el congrio dorado es la raya *Raja chilensis* (Froese & Pauly 2001), especie que sí se ha registrado en el Pacífico Sudeste y el Atlántico Sudoeste, desde Chile a la región Patagonia-Islas Falkland, y batimétricamente hasta los 500 m de profundidad (SERNAP 1983).

II.4. Aspectos pesqueros

En décadas pasadas, las especies del género, conocidas vernacularmente como "congrios" se capturaron en Chile sólo en forma artesanal, particularmente el congrio dorado, hasta 1979 en la zona pesquera centro-sur del país, comprendida entre San Antonio y Corral (Chong &. Aguayo 1990).

En 1977 comienza a desarrollarse en la región sur-austral de Chile (43°00'-57°00'S) la pesquería demersal austral (PDA) de carácter multiespecífico ya que se extraen simultáneamente de entre aproximadamente 100 especies, diversos recursos de interés (Arana 1990). Entre ellas que destacan: merluza del sur (*Merluccius australis*), congrio dorado (*Genypterus blacodes*), cojinobas (*Seriolella* spp), merluza de cola (*Macruronus magellanicus*), brótula (*Salilota australis*) y jurel (*Trachurus murphyi*) (Ojeda *et al* 1986, Pérez 2000). Estas especies aportan alrededor del 90% de la captura total de la pesquería (Aguayo 1986).

En la actualidad, las pesquerías de merluza del sur y congrio dorado están declaradas en plena explotación y bajo las medidas de ese régimen en el área de pesca comprendida entre las latitudes 41°28'6"S y 57°S, y desde la línea de base hasta el límite oeste de 60 millas náuticas para el área norte y 80 millas para el área sur (Payá *et al* 2000).

Tanto *M. australis* como *G. blacodes* concurren simultáneamente en la captura de cada lance de pesca debido a que el arte de pesca, no obstante la intencionalidad del patrón de pesca hacia la merluza del sur, igualmente captura una proporción de las especies que se encuentran dentro de su área de influencia. Por esta razón, todas las especies que son capturadas en el lance de pesca se pueden considerar interactuando tecnológicamente entre sí (Payá *et al* 2000, Aguayo *et al* 2000).

El área de pesca, para fines de administración de la pesquería tiene como límite norte el paralelo 41°28,6' S y límite sur los 57° S, la cual se subdivide en dos unidades de pesquería, una norte (41°28,6'-47° S.) y una sur (47°01'-57° S.), y cada una subdividida en aguas exteriores e interiores, teniendo como límite la línea imaginaria de base recta (IFOP 2001).

La PDA fue inicialmente de arrastre en aguas exteriores. En 1986 se incorpora el espinel industrial (Aguayo *et al* 2001). En la actualidad, en la pesquería sur austral de peces demersales participan tres tipos de flotas: la de buques factoría (espineleros y arrastreros), la de embarcaciones hieleras (arrastreros y hieleros) y finalmente una flota artesanal espinelera (Chong 1984, Aguayo *et al* 1987). La pesquería sur austral se desarrolla entre Papudo (32°30'S) y el Cabo de Hornos (57°00'S), siendo la zona más importante la correspondiente al área de operación de barcos factorías entre los paralelos 43°00' y los 57°00' (Aguayo & Gili 1984, Young *et al* 1984, Aguayo *et al* 1986).

La incorporación de las flotas espineleras incrementaron de manera importante las capturas de merluza del sur y especialmente de congrio dorado, que se muestra especialmente vulnerable a este arte de pesca (Aguayo *et al* 2001). Esto se corrobora con lo señalado por Punt y Japp (1994) para *Genypterus capensis* en Sudáfrica, donde la captura con espineles comenzó en 1983 resultando en un importante incremento en la captura total.

El congrio dorado se extrae también como fauna acompañante (FAC) en las faenas de arrastre industrial del langostino amarillo (*Cervimunida johni*) y del langostino colorado (*Pleuroncodes monodon*) entre los 35° y 37°S (Bahamonde & Zavala 1981), junto a merluza común (*Merluccius gayi*), congrio negro (*Genypterus maculatus*), jaibas, peces macrúridos, cangrejos araña y rayas (Bahamonde *et al* 1986).

La temporada de pesca abarca todo el año, a pesar de que en la zona central las más altas capturas se obtienen en primavera, y los niveles más bajos en verano. En la zona sur austral, se observa una estacionalidad, con un período de mayor captura en invierno e inicios de primavera (Young *et al* 1984).

Las operaciones de pesca se realizan sobre la plataforma y sobre el talud, en aguas interiores y exteriores de los canales del sur, dentro y fuera de las líneas de base recta que miden la Zona Económica Exclusiva (ZEE) entre la X y XII región (Arana 1990, George-Nascimento & Arancibia 1994). También se captura frente a la costa sur de Argentina y alrededor de las Islas Malvinas (George-Nascimento & Arancibia 1994).

En términos del número de embarcaciones que operan en la PDA, se observa un gran crecimiento desde 1976 a 1990, llegando a contar con 72 buques. Actualmente el congelamiento de los permisos mantiene en funcionamiento a unos 20 buques, 5 de ellos arrastreros fábrica, aproximadamente 7 arrastreros hieleros, 6 espineleros fábrica y 2 espineleros hieleros (Payá *et al* 2000). La flota de esta pesquería incluye, a partir de 1980, buques hieleros, que operan con una planta en tierra. Paralelo a esto, el crecimiento de la actividad artesanal ha sido sostenido, principalmente en la X Región (Aguayo *et al* 1987), cuya área de operación se concentra en el mar interior de Chiloé. La explotación de las especies de la pesquería demersal austral se ha intensificado en la zona interior de los canales de la XI Región, principalmente en el Canal Moraleda (Aguayo *et al* 1987). Así, se ha estructurado una flota de arrastre que opera en aguas exteriores a los canales y otra de espinel o palangre, conformada por industriales y artesanales, que operan dentro de la zona de los canales (Arana 1990).

La principal especie objetivo de la pesquería, *Merluccius australis*, en la actualidad se encuentra sobreexplotada (Aguayo *et al* 1991 *fide* George-Nascimento & Arancibia

1994) probablemente por la excesiva captura realizada durante los años 1985 y 1988 (37.000 t en 1980, 25.000 t en 1985, 70.000 t en 1988, para disminuir fuertemente hasta 21.000 t en 1993), especialmente desde aguas interiores de la XI región, lo que resultó en una disminución de las capturas desde entonces (Gerorge-Nascimento & Arancibia 1994).

A partir de 1992, la captura de este recurso ha estado sometida a un régimen de cuotas que usualmente no exceden las 5.000 t anuales, y categorizada como en plena explotación, desde 1993 (SERNAPESCA 2000). Las medidas destinadas al manejo del recurso merluza del sur de vedas reproductivas (entre los meses de agosto y septiembre) afectan la operación de la flota completa, puesto que la merluza del sur constituye prácticamente la especie objetivo de la pesquería. A pesar de ello, el régimen de sobrepesca se mantuvo hasta 1994, período en que las capturas, según lo referido en el estudio de Aguayo *et al* (2000), superaron los excedentes productivos.

El arte de pesca utilizado por las embarcaciones arrastreras corresponde a una red de fondo con portalones, cuyo diseño se basa en las redes japonesas de 6 paneles, y cuyo tamaño depende de la potencia del motor principal. El aparejo empleado por las embarcaciones espineleras corresponde a un espinel horizontal de profundidad, que consta de una línea madre de aproximadamente 15 millas a la que se le unen a través de reinales, unos 17 mil anzuelos (Aguayo *et al* 1987). La PDA ha experimentado una disminución de las flotas, juntamente con el hecho de que las embarcaciones han concentrado sus operaciones en la época y zonas de desove (Payá *et al* 2000).

Comparativamente, los desembarques de merluza de cola, alcanzaron en el área comprendida por las regiones XI y XII, litoral donde opera la flota de la pesquería demersal austral, 7.000 t, un 12,5% inferior a lo registrado en igual período el año 2000 (SUBPESCA 2001). La merluza austral registró un aumento en el desembarque respecto de aquel

registrado el año 2000. La merluza de tres aletas, en cambio, sufrió una disminución del 84,4 % de su desembarque respecto del año 2000 (SUBPESCA 2001).

En todas las flotas se ha presentado una reducción del esfuerzo de pesca en el período 1980-1998, excepto en la flota arrastrera hielera, que ha incrementado su esfuerzo de 2.000 horas de arrastre en 1985 a 20.300 horas de arrastre en 1998. El esfuerzo de la flota arrastrera fábrica disminuyó desde 28.000 horas de arrastre en 1981 a 6.000 horas de arrastre en 1998. La flota espinelera fábrica incrementó su esfuerzo hasta 45 millones de anzuelos en 1991, para luego disminuir hasta 8 millones de anzuelos en 1998. El esfuerzo de loa espineleros hieleros creció hasta 26 millones de anzuelos en 1990, para caer a tan sólo 1.900 anzuelos en 1998 (Payá *et al* 2000).

Las capturas totales de congrio dorado aumentaron de 3.800 t en 1980 hasta 14.500 t en 1988 (Payá *et al* 2000). En 1989 y 1990 se observó un repunte aparente, debido al incremento de las capturas de las edades 4 a 6 de machos en 1990 (Aguayo *et al* 1991). La mortalidad por pesca presentó en igual período una tendencia creciente (Aguayo *et al* 1991).

Los desembarques totales de congrio dorado han disminuido a partir de 1990, donde se obtuvo un desembarque total de 13.200 t. Para 1995 se obtuvo un desembarque total de 5.400 t, tras lo cual se ha estabilizado en torno a las 6.000 t (SERNAPESCA 2000). Los indicadores provenientes de la evaluación de stock, así como los indicadores biológicos calculados, consignaron una tendencia a una disminución progresiva de los reclutamientos y de las abundancias entre 1986 y 1996, para luego mostrar algún grado de recuperación, situación que también se aprecia en la biomasa total mediante estimados de abundancia del programa ADAPT (Aguayo *et al* 2000) y ADASIM (Payá *et al* 2001).

Aguayo *et al* (2000) señalan que la biomasa desovante, estimada a partir de un Análisis Secuencial de Población modificado, y el uso de claves talla edad anual, se encuentra disminuida a un 38% de su máximo histórico y que corresponde a un nivel de un 27% de la que podría haber existido sin captura.

OBJETIVO GENERAL

El objetivo general de este trabajo de tesis es contribuir al conocimiento de la dinámica poblacional del congrio dorado *Genypterus blacodes* de la pesquería demersal austral, determinando tasas de fertilidad y sobrevivencia por clases de edad y propiedades asintóticas de la población, mediante el uso de modelos matemáticos de tiempo discreto (modelos matriciales).

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

En virtud de este objetivo general, se plantearon los siguientes objetivos específicos:

1. Construir, parametrizar y analizar modelos matriciales que describan la dinámica de crecimiento de una población de *Genypterus blacodes* cuando es sometido a explotación.

2. Construir, parametrizar y analizar modelos matriciales que describan el comportamiento del recurso congrio dorado en ausencia de explotación.

3. Inferir el efecto actual de la explotación sobre la dinámica poblacional del congrio dorado.

HIPOTESIS

En este trabajo se propusieron las siguientes hipótesis nulas:

H_{01}: Es posible describir la dinámica poblacional del congrio dorado mediante modelos matriciales.

H_{02}: La captura de las clases juveniles tiene un efecto más importante que la captura de las clases adultas, sobre el crecimiento de la población sometida a explotación.

H_{03}: La captura de las clases juveniles tiene un efecto más importante que la captura de las clases adultas, sobre el crecimiento de la población sin explotación.

H_{04}: La población de congrio dorado de la pesquería demersal austral ha visto alterada su dinámica debido al régimen de capturas al que ha sido sometida.

H_{05}: La población de congrio dorado de la pesquería demersal austral presenta una estructura de edad estable.

III. MATERIALES Y METODOS

III.1. Aspectos teóricos

Los modelos de proyección matricial son muy usados en la biología poblacional para proyectar el estado presente hacia el futuro, tanto en un intento de pronosticar la dinámica de la población como para evaluar consecuencias de largo tiempo debido a cambios hipotéticos en ciclos de vida (Groenendael *et al* 1988).

Los modelos más simples de proyección matricial son discretos y lineales, como los propuestos por Leslie (1945, 1948), y describen el estado de la estructura de una población de un tiempo al siguiente. La matriz de Leslie representa un sistema de ecuaciones en diferencia, en que la población está estructurada en clases de edad y se conoce el paso de una clase de edad a otra y la fecundidad de cada clase fértil. Estos modelos asumen que el paso de un tiempo a otro depende sólo del estado actual de la población (Groenendael *et al* 1988).

El modelo de Leslie se puede expresar como:

$$\mathrm{A} \cdot \mathrm{x}(t) = \mathrm{x}(t+1)\,, \qquad (2)$$

donde A matriz de transición, $x(t)$ es el vector de abundancias en el tiempo t y $x(t+1)$ el vector de abundancias en el tiempo $t+1$.

De otra forma, la ecuación (2) se puede escribir como

$$\begin{bmatrix} F_1 & F_2 & F_3 & F_{s-1} & F_s \\ G_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & G_2 & 0 & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & G_{s-1} & 0 \end{bmatrix} \cdot \begin{pmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \\ x_3(t) \\ \vdots \\ x_s(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_1(t+1) \\ x_2(t+1) \\ x_3(t+1) \\ \vdots \\ x_s(t+1) \end{pmatrix}, \qquad (3)$$

donde:

x_i indica el número de hembras vivas en el grupo de edad i a $i+1$ en el tiempo t,

F_i expresa la fertilidad de las hembras de la clase i, esto es, el número promedio de hijas nacidas por hembra viva, durante el período de tiempo que permanece en la clase de edad i, y que sobrevivirán para llegar a la edad 1 en el tiempo siguiente,

G_i indica las sobrevivencias, es decir, la probabilidad que una hembra de edad i al tiempo t sobreviva para estar en el grupo de edad $i+1$ en el tiempo $t+1$

Así, dado el vector abundancia (x) para cada clase de edad al tiempo t y suficiente información de sobrevivencia y fertilidad, uno podría hacer una proyección de la población al tiempo $t+1$ mediante una matriz de proyección A (Caswell 1989).

La ecuación (3) es equivalente al siguiente sistema de ecuaciones en diferencia:

$$
\begin{aligned}
\mathbf{x}_1(t+1) &= \sum_{i=1}^{s} F_i \cdot \mathbf{x}_i(t) \\
\mathbf{x}_2(t+1) &= G_1 \cdot \mathbf{x}_1(t) \\
\mathbf{x}_3(t+1) &= G_2 \cdot \mathbf{x}_2(t) \\
&\vdots \\
\mathbf{x}_s(t+1) &= G_{s-1} \cdot \mathbf{x}_{s-1}(t)
\end{aligned}
\qquad (4)
$$

El modelo de Leslie supone que la duración entre dos tiempos sucesivos de observación sea igual a la duración de los intervalos de edad, es decir, que los intervalos de edad y tiempo sean idénticos en longitud, de modo que todas las hembras de la clase de orden *i+1* en el tiempo *t+1*, estaban en la clase de orden *i* en el tiempo *t* (Rorres & Anton 1979, Frauenthal 1988). Esto significa que no hay permanencia de hembras en una clase de edad *i* en un intervalo de tiempo *t*.

Sin embargo, hay ocasiones en que las propiedades demográficas de los individuos no se relacionan estrechamente con la edad, y sus tasas vitales dependen de características cuasi - independientes de la edad, como por ejemplo el tamaño o el estado de desarrollo del ciclo de vida. Por otro lado, en muchas poblaciones naturales los individuos son más fácilmente caracterizados por tamaño, y por lo tanto los elementos de las matrices de transición son más fáciles de estimar si las transiciones se definen por tamaño más que por edad. Es de esta manera que han surgido clasificaciones por estado, que originan las matrices de Lefkovitch (1965) o la matriz de Goodman, que se clasifica por ambas, edad y talla (Law & Edley 1990).

Los valores propios de las matrices de proyección tienen una función fundamental en la solución de sistemas lineales de ecuaciones en diferencia, proporcionando una completa información dinámica (Caswell 1989). Los valores propios de A, que se anotan λ,

son las raíces del polinomio característico correspondiente $p(\lambda) = \det(\mathbf{A} - \lambda \mathbf{I}_n)$, o las soluciones de la ecuación característica $\det(\mathbf{A} - \lambda \mathbf{I}_n) = 0$ (Rorres & Anton 1979), donde I_n es la matriz identidad de orden n. Un vector propio x es aquel con la propiedad de que su multiplicación por una matriz es equivalente a multiplicarlo por el valor propio asociado λ, esto es

$$\mathbf{A} \cdot \mathbf{x} = \lambda \cdot \mathbf{x} \tag{5}$$

Reordenando, se tiene

$$\mathbf{A} \cdot \mathbf{x} - \lambda \cdot \mathbf{x} = \theta, \tag{6}$$

donde θ es el vector nulo compuesto sólo de ceros. Entonces

$$(\mathbf{A} - \lambda \mathbf{I}_n)\mathbf{x} = 0 \tag{7}$$

Toda matriz de Leslie A tiene un único valor propio positivo λ_1, y un vector propio asociado x_1 cuyas componentes son todas positivas, por lo tanto la matriz de transición puede tener sólo tres posibles soluciones: aumento exponencial del crecimiento de la población si $\lambda_1 > 1$, disminución exponencial del crecimiento de la población si $\lambda_1 < 1$, o, al menos teóricamente, una población de tamaño estable si $\lambda_1 = 1$ (Carlsson & Callaghan 1991).

Si $\lambda_j = \alpha_j + \beta_j i \in C$ es mayor en magnitud que los restantes valores propios, se dice que es el *valor propio dominante*. A este valor propio corresponde una vector propio dominante x tal que se cumpla la ecuación (5). A ese vector propio se le llamará en adelante vector propio derecho o *valor reproductivo* y se denotará w. Si se multiplica la matriz A por la izquierda con un vector fila, es posible definir el análogo vector propio izquierdo, donde

$$\mathbf{v}' \cdot \mathbf{A} = \lambda \cdot \mathbf{v}' \tag{8}$$

Al vector propio v se le llamará vector propio dominante izquierdo, conocido como *estructura de edad (estado) estable* (Caswell 1989).

El estado de equilibrio para poblaciones modeladas con modelos discretos ocurre cuando dada (5) x es un vector propio de A, correspondiente a $\lambda = 1$ (Rorres & Anton 1979, Caswell 1989).

Una distribución etaria estable tiene como consecuencia en la población que para períodos largos de tiempo, la proporción de la población en cualquier grupo de edad permanece constante (Hoppensteadt 1982). La población alcanza una distribución etaria estacionaria si existe un tiempo t_0 y una constante $\lambda > 0$ tal que

$$\mathbf{x}(t+1) = \lambda \mathbf{x}(t), \ldots \forall t > t_0 \tag{9}$$

En este caso λ es llamada *tasa de crecimiento neto de la población* (Kirkland & Neumann 1990). Usando la ecuación de Euler $e^{r\Delta t} = \lambda$ donde $\Delta t = 1$ (un intervalo de

tiempo básico), o sea, $r = \ln \lambda$, y r es la *tasa intrínseca de crecimiento* (Yodzis 1989, Caswell 1989).

Otro fenómeno que se puede presentar en las matrices de Leslie son las oscilaciones u ondas de población. En este caso

$$\mathbf{A}^k \mathbf{x} = \lambda \mathbf{x}, \tag{10}$$

donde cada k períodos de tiempo, de la proyección de la matriz A se obtiene un múltiplo del vector original x. Esto se debe usualmente a que λ_1 no es un valor propio estrictamente dominante.

Por otra parte, la dinámica poblacional denso-dependiente es mucho más complicada que aquella en que las densidades dependen sólo de la estructura de edad (denso-independientes), ya que se tienen muchas nuevas y complicadas posibilidades, tanto dominios múltiples de atracción y caos (Yodzis 1989).

III.2. Obtención datos de captura

La información de captura utilizada se obtuvo para zona de aguas interiores y exteriores. En el primer caso, corresponde principalmente al espinel artesanal y espinel industrial, y en el segundo caso al arrastre (fábrica y hielero).

En el periodo 1982-86 se emplearon los datos de desembarques registrados por el Servicio Nacional de Pesca (SERNAPESCA). En el periodo 1987-91 se utilizaron las cifras correspondientes al Control de Cuota (CC) proporcionado por la Subsecretaría de Pesca (SUBPESCA). En 1992 se consideró la estadística de desembarque artesanal en aguas interiores, de SERNAPESCA separado por zona norte y sur, tanto para el espinel artesanal como para el industrial. Desde 1993 las cifras de captura corresponden al sistema de CC de SUBPESCA. Hasta 1986 las capturas corresponden sólo a las flotas de arrastre en aguas exteriores. Estas cifras corresponden a las estadísticas de SERNAPESCA. A partir de 1987 las capturas de congrio dorado, desagregadas por flotas (arrastre y espinel) y por Zona Norte y Sur, corresponden al CC.

III.3. Estimación de serie de abundancia por clase de edad

El método de cálculo utilizado para estimar en forma indirecta las abundancias de congrio dorado por clase de edad es el análisis secuencial de poblaciones (ASP). Este método requiere ingresar ciertos parámetros de entrada como valores conocidos; entre estos, los principales son: mortalidad natural, mortalidades por pesca por edades del año más reciente, y mortalidades por pesca de las edades mayores para cada año.

Para disminuir la subjetividad en los valores seleccionados, se han desarrollado procedimientos de calibración, que consisten en determinar los valores de los parámetros en función de una variable auxiliar externa, relacionada con la abundancia del recurso. En este caso se ha utilizado la captura por unidad de esfuerzo (CPUE), proveniente de la captura de la especie dividida por el esfuerzo total de la pesquería (Payá *et al* 2000).

La calibración del método con la CPUE emplea un procedimiento estadísticamente más robusto, denominado ADAPT (Payá *et al* 2000), que se basa en una estimación retrospectiva de las abundancias de las cohortes, a partir de valores tentativos de las mortalidades por pesca o abundancias de las edades terminales (de las edades más viejas y del último año), estima las mortalidades individualmente por edad sin hacer ninguna hipótesis específica sobre el patrón de explotación, y supone conocidas con exactitud las capturas por clase de edad.

La matriz de abundancia de congrio dorado de las edades 3 a 14+, así estimada para la serie 1982-1998, fue proporcionada por la SUBPESCA, y estimada por el Instituto de Fomento Pesquero (IFOP).

III.4. Construcción de modelos matriciales en presencia de explotación

A partir del modelo general dado en la ecuación (2), se construyeron distintas matrices de proyección *A* edad y estado estructuradas.

a) Modelo edad estructurado

Se desarrolló un modelo de Leslie, edad-estructurado, donde ***A*** es una matriz de transición para un intervalo de tiempo *t=1 año* y las tasas de sobrevivencia y las fecundidades varían a través del período de estudio.

Este modelo se planteó como un modelo de matrices periódicas (Caswell & Trevisan 1994), cuya periodicidad se debe a variaciones ambientales periódicas (estacionales o anuales), en este caso anuales. La matriz ***L***, es el producto de todas las matrices A_i, que son las matrices de proyección de cada fase *i* del ciclo *k*, proyecta la población a través del ciclo completo, es decir,

$$\mathbf{L} = \mathbf{A}_i \cdot \mathbf{A}_{i+1} \cdot \mathbf{A}_{i+2} \cdots \mathbf{A}_{i+k} \qquad (11)$$

b) Modelos estado estructurado

Se plantearon modelos en que se agruparon edades de manera variable, obteniendo modelos de 4, 5, 6 y 8 estados. Estas agregaciones dependieron de la capacidad del método utilizado para la estimación de parámetros de fecundidad, del comienzo de la etapa adulta y de las hipótesis planteadas.

III.5. Parametrización de modelos matriciales en presencia de explotación

a) Modelo edad estructurado

Sin pérdida de generalidad, se señaló el índice de tiempo t con $t=0,1,2,...$ y el índice de edad i, con $i=1,2,3,...$ Así se tiene:

$x_i(t)$: número de individuos en la población del grupo de edad o estado i en el tiempo t

$G_i(t)$: fracción de la población en el grupo de edad o estado i al tiempo t que sobrevive para llegar al grupo de edad o estado $i+1$ al tiempo $t+1$

$P_i(t)$: fracción de la población en el grupo de edad i al tiempo t que y que permanece dentro del mismo estado I al tiempo $t+1$

Se consideró la función reproductiva (desove) y la distribución de edad de la población de congrio dorado como la de una población con nacimientos discontinuos o por pulsos, en los cuales la reproducción se concentra en una corta estación reproductiva (Caswell 1989). La distribución de edad, y por tanto las tasas de sobrevivencia y fecundidad, dependen del intervalo de tiempo entre el pulso reproductivo y el momento en que la población es contada (censo). Sea p, con $0 < p < 1$, la fracción del intervalo de tiempo que transcurre entre el pulso reproductivo y el censo (Caswell 1989).

En este trabajo se tomó el inicio de la madurez sexual a partir de la edad 7, considerando que la edad de primera madurez 50% es 6 años, estimada por observaciones microscópicas (Aguayo *et al.* 2001).

En la figura 1 se muestran los resultados del método de producción de huevos para el período 1985-1998, que justifica la consideración anterior, puesto que la contribución de las clases de edad 3-6 es menor al 1.4% de la producción total de huevos en el año.

Se consideraron como reclutas a los individuos de 3 años, debido a que esa edad ya aparecen bien representados en la matriz de captura.

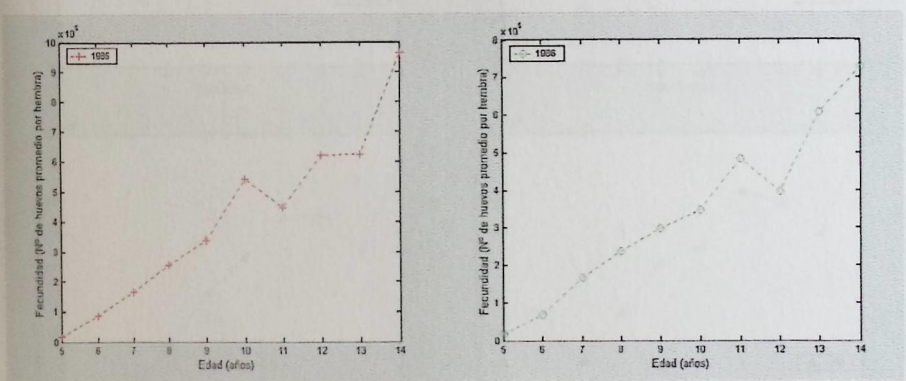


Figura 1. Estimación de producción de huevos por edad para el período 1985-98 (Continúa)

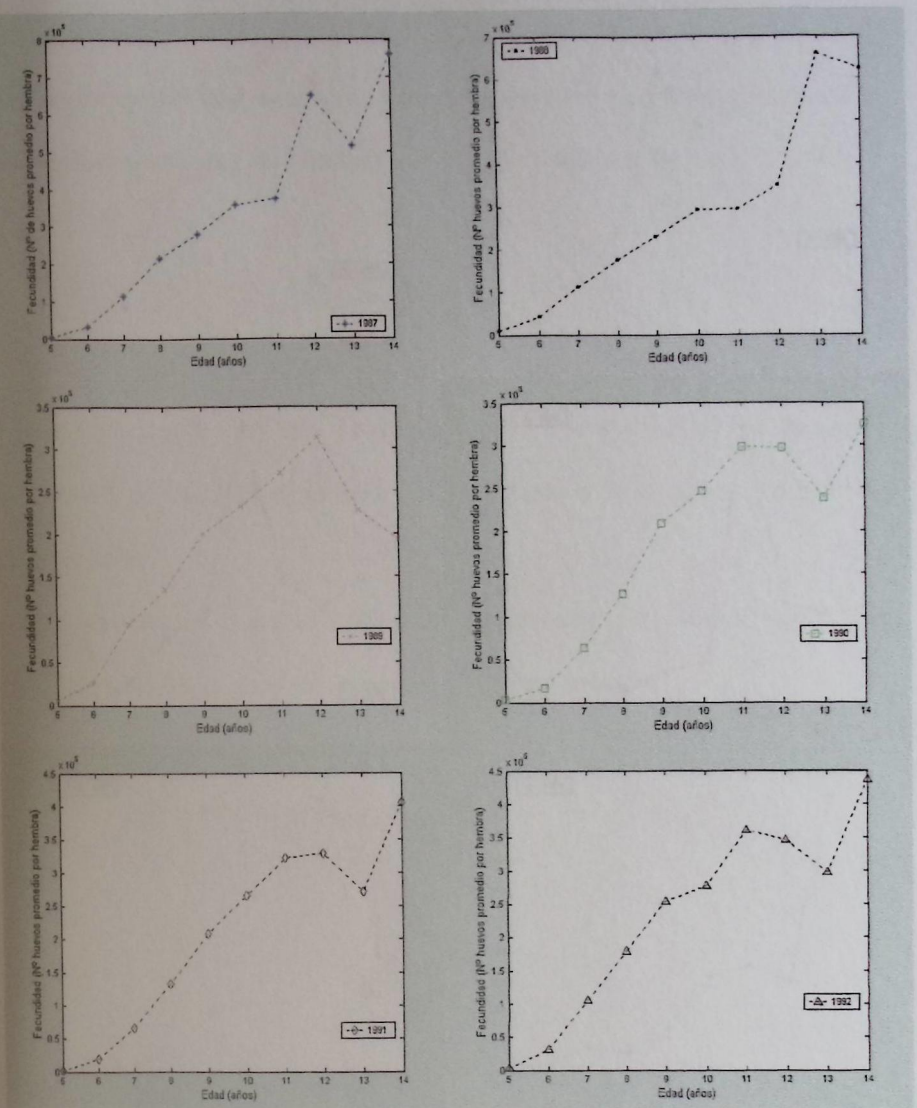


Figura 1. Estimación de producción de huevos por edad para el período 1985-98 (Continúa)

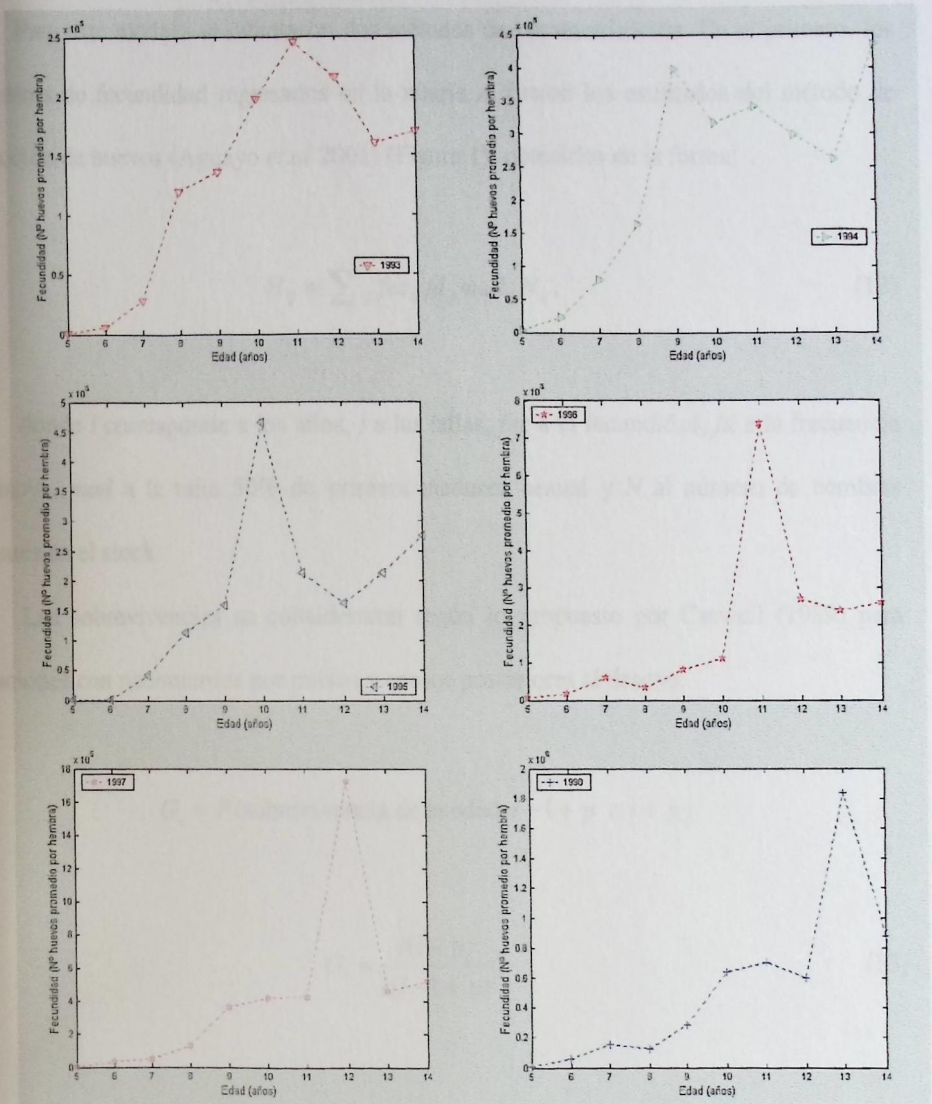


Figura 1. Estimación de producción de huevos por edad para el período 1985-98

Para este modelo se intentaron dos métodos de parametrización. En el primero, los parámetros de fecundidad ingresados en la matriz A fueron los estimados del método de producción de huevos (Aguayo *et al* 2001) (Figura 1), obtenidos de la forma:

$$H_{ij} = \sum_j fec_{ij} fd_j mad_{ij} N_{ij}, \tag{12}$$

donde i corresponde a los años, j a las tallas, *fec* a la fecundidad, *fd* a la frecuencia de desove, *mad* a la talla 50% de primera madurez sexual y N al número de hembras presentes en el stock.

Las sobrevivencias se consideraron según lo propuesto por Caswell (1989) para poblaciones con nacimientos por pulsos y censos posteriores al desove:

$$G_i = P(\text{sobrevivencia de la edad } i-1+p \text{ a } i+p)$$

$$G_i = \frac{l(i+p)}{l(i-1+p)}, \tag{13}$$

donde $l(x)$ es la función de sobrevivencia que describe la fracción de los nacidos que sobreviven a la edad x (Caswell 1989, Begon *et al* 1996, Rodríguez 2001).

En este caso particular, el censo se realiza posterior al nacimiento o desove ($p \to 0$), por lo que (13) se reduce a:

$$G_i = \frac{l_i}{l_{i+1}} \tag{14}$$

En un segundo intento se obtuvieron parámetros mediante el método de programación cuadrática de Wood (1994), que se detalla en la siguiente sección.

b) Modelos estado estructurados

Se propusieron otros cuatro modelos estado-estructurados, cuyos parámetros fueron estimados mediante el método de programación cuadrática de Wood (1994).

Suponiendo que se desea estimar mediante este método, los parámetros de cierta matriz *A* de orden 2, tal que:

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} P_1 & F_2 \\ G_1 & P_2 \end{pmatrix} \tag{15}$$

Dada la condición inicial *x(0)*, se sabe que la población en el tiempo siguiente está dada por

$$x_1(1) = P_1 \cdot x_1(0) + F_2 \cdot x_2(0) \tag{16a}$$

$$x_2(1) = G_1 \cdot x_1(0) + P_2 \cdot x_2(0) \tag{16b}$$

Ecuaciones que pueden ser escritas en forma matricial por

$$\mathbf{x}(1) = \begin{pmatrix} x_1(0) & 0 & x_2(0) & 0 \\ 0 & x_1(0) & 0 & x_2(0) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} P_1 \\ G_1 \\ F_2 \\ P_2 \end{pmatrix} \tag{17}$$

O, en términos generales,

$$\mathbf{x}(1) = (\mathbf{x}(0)^T \otimes \mathbf{I}_{2x2})vec(\mathbf{A}) \tag{18}$$

$$= \mathbf{N}_0 vec(\mathbf{A}), \tag{19}$$

donde $\otimes$ es el producto Kronecker, y *vecA* son las entradas no cero de la matriz *A* alineadas como vector columna.

Algunas de las entradas de *A* podrían ser cero, para lo que se crea un vector ***p*** que elimine los valores cero de *vec(A)* y la matriz M_0 para eliminar las correspondientes columnas de N_0. Con esto se puede re escribir (19) como

$$\mathbf{x}(1) = \mathbf{M}_0 \mathbf{p} \tag{20}$$

Suponiendo que se tiene una serie de tiempo *x(1), x(2),...,x(T)*. Se puede escribir

$$\begin{pmatrix} \mathbf{x}(1) \\ \mathbf{x}(2) \\ \vdots \\ \mathbf{x}(T) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathbf{M}_0 \\ \mathbf{M}_1 \\ \vdots \\ \mathbf{M}_{T-1} \end{pmatrix} \mathbf{p} \tag{21}$$

o

$$\mathbf{z} = \mathbf{M}\mathbf{p} \tag{22}$$

El vector **z** y la matriz *M* son cantidades observadas, los parámetros en ***p*** son desconocidos, y el objetivo de la estimación. Para lograrlo, se minimiza la suma de desviaciones cuadradas entre **z** y ***Mp***, esto es,

$$\text{minimizar } \|\mathbf{z}-\mathbf{Mp}\|^2 = (\mathbf{z}-\mathbf{Mp})^T(\mathbf{z}-\mathbf{Mp}) \quad (23)$$

$$= \mathbf{z}^T\mathbf{z} - \mathbf{z}^T\mathbf{Mp} - \mathbf{p}^T\mathbf{M}^T\mathbf{z} + \mathbf{p}^T\mathbf{M}^T\mathbf{Mp} \quad (24)$$

El primer término de (24) es independiente de $\boldsymbol{p}$ y puede ignorarse. Así, el problema de estimación se reduce a una minimización de formas cuadráticas sujetas a inecuaciones de restricción, donde la especificación del problema de programación cuadrática es

$$\text{minimizar } \frac{\mathbf{p}^T\mathbf{Gp}}{2} + \mathbf{f}^T\mathbf{p} \quad (25)$$

$$\text{sujeto a } \mathbf{Cp} \le \mathbf{b}, \quad (26)$$

donde $\mathbf{G} = \mathbf{M}^T\mathbf{M}$ y $\mathbf{f}^T = -\mathbf{zM}$, C es la matriz de restricción, $\boldsymbol{p}$ es el vector de coeficientes de la superficie, G es la matriz de coeficientes cuadráticos del problema de programación cuadrática, f es el vector de coeficientes lineales del problema de programación cuadrática y b es el vector de límites de restricciones lineales.

La matriz de proyección se estimó mediante una rutina de programación cuadrática en MATLAB (Math Works. Inc).

En la rutina se ingresan los datos de abundancia de las hembras por clase de edad para la serie de años, se define la matriz G y el vector f, y se ingresan como datos de entrada la matriz de restricción C y el vector de límites de restricciones lineales $\boldsymbol{b}$. Como resultado, el programa arroja una matriz estimada A con los parámetros requeridos.

El método de programación cuadrática de Wood (1994) representa una alternativa efectiva a los métodos de estimación de mortalidad, puesto que con datos simulados ha

demostrado ser una herramienta robusta a niveles moderados de errores de muestreo, y evita inestabilidades demográficas comunes a otros métodos (Wood 1994, Nisbet & Wood 1996, Ohman & Wood 1996), a la vez que proporciona mortalidades tanto tiempo como estado dependientes con intervalos de confianza.

III.6. Construcción de un modelo matricial en ausencia de explotación

Sea $x_i(t)$ el tamaño de la clase o estado de edad i en el tiempo t conocido, el que se supone medido en el instante previo a la captura, y $n_i(t)$ el tamaño de la clase o estado i inmediatamente después de haber ocurrido la captura.

Se define la fracción sobreviviente a la captura ocurrida en el instante t, como

$$H_i(t) = \frac{n_i(t)}{x_i(t)}, \tag{27}$$

Sea $M_i(t)$ el tamaño de la clase i si no hubiese habido captura. Entonces, se tiene que:

$$M_i(0) = x_i(0) \qquad \text{para todo } i \tag{28}$$

$$M_{i+1}(t+1) = \frac{M_i(t) \cdot G_i(t)}{H_i(t)} \qquad \text{para } 1 < i < k \tag{29}$$

donde k indica los estados adultos

$$M_1(t+1) = \frac{M_k(t) \cdot F_k(t)}{H_k(t)} \tag{30}$$

$$M_k(t+1) = \frac{M_{k-1}(t) \cdot G_{k-1}(t)}{H_{k-1}(t)} + \frac{M_k(t) \cdot P_k(t)}{H_k(t)} \tag{31}$$

Siendo $c_i(t)$ el número de hembras capturadas de la clase de edad i en el tiempo t

$$H_i(t) = \frac{x_i(t) - c_i(t)}{x_i(t)} \tag{32}$$

A continuación se modifica la matriz de proyección original $\boldsymbol{A}$ de manera de obtener una matriz $\boldsymbol{B}$ de transición que proyecte la población si no hubiese habido captura. De esta forma b_{ij} es el elemento de la matriz $\boldsymbol{B}$ ubicado en la fila i, columna j, que se obtuvo de la siguiente relación:

$$b_{ij}(t) = \frac{a_{ij}}{H_i(t)} \tag{33}$$

Así se obtuvieron matrices de transición $\boldsymbol{B_t}$, para cada instante de tiempo t, que proyectaron la población sin captura a partir del vector etario inicial ($t=0$). Con ello se obtuvieron una nueva serie de vectores para cada instante t.

Los vectores resultantes fueron utilizados en la rutina de programación cuadrática de manera de obtener una única matriz de la dinámica poblacional sin captura.

III.7. Análisis de los modelos

III.7.1. Ajuste de los modelos

En cada modelo se probó la calidad del ajuste entre la curva de datos observados y la curva obtenida de la proyección del modelo con programación cuadrática, mediante el método de permutaciones, según lo descrito por Manly (1997).

Este método consiste en generar dos nuevas series de tiempo formadas a partir de la división aleatoria de la suma de los pares de puntos, observados y proyectados, en cada instante de tiempo. A partir de un re-muestreo de Montecarlo se realizaron 2000 aleatorizaciones para cada prueba. Finalmente, se comparó la suma de cuadrados de las curvas observada y proyectada, con la suma de cuadrados de las combinaciones de curvas generadas al azar. El criterio utilizado fue el 5% < valor de prueba, donde el valor de prueba es la suma de cuadrados de las curvas observada y proyectada. Por lo tanto, si un porcentaje menor o igual al 5% de las variables generadas al azar muestra una suma de cuadrados menor al estadístico de prueba, se considera que las combinaciones generadas al azar muestran un peor ajuste que la curva proyectada respecto de la curva observada, y que, por lo tanto, ambas curvas pertenecen a una misma población estadística, con un nivel de significancia del 5%.

III.7.2. Análisis de perturbación

Los análisis de perturbación (sensibilidad y elasticidad) permiten identificar cuál debe ser el foco de atención en el manejo de poblaciones, o cuál estado de la historia de vida contribuye más al crecimiento poblacional, entre otras aplicaciones (Benton & Grant 1999).

III.7.2.1. Análisis de sensibilidad

El análisis de sensibilidad estima el impacto de un cambio absoluto en las tasas vitales sobre λ (de Kroon *et al* 1986, Caswell 1989, Benton & Grant 1999). La ecuación:

$$s_{ij} = \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{v_i w_j}{< w, v >}, \qquad (34)$$

donde s_{ij} es el elemento (i, j) de la matriz de sensibilidad $\boldsymbol{S}$, < > representa el producto escalar de los vectores. La ecuación (34) mide el impacto de un cambio infinitesimal en la transición a_{ij} sobre la tasa de crecimiento λ (de Kroon *et al* 1986).

III.7.2.2. Análisis de elasticidad

El análisis de elasticidad estima el efecto de un cambio proporcional en las tasas vitales sobre la tasa de crecimiento poblacional (de Kroon *et al* 1986, Benton & Gant 1999). La ecuación:

$$e_{ij} = \frac{a_{ij}}{\lambda}\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{\partial \ln \lambda}{\partial \ln a_{ij}}, \qquad (35)$$

donde e_{ij} es el elemento (i, j) de la matriz de elasticidad $\boldsymbol{E}$ resultante, a_{ij} es el elemento (i, j) de la matriz A, y v y w son los vectores propios dominantes izquierdo y derecho, respectivamente. La ecuación (35) determina el cambio proporcional en λ resultante de un cambio proporcional en a_{ij} (de Kroon *et al* 1986, Caswell 1989).

III.7.3. Cálculo de valores y vectores propios

Para la matriz de proyección, con sus parámetros estimados por el método de programación cuadrática de Wood (1994), se calculó la tasa de crecimiento poblacional (λ), la tasa neta reproductiva o número esperado de reemplazos (R_0),

$$R_0 = F_1 + P_1F_2 + P_1P_2F_3 + \cdots + P_1P_2 \cdots P_nF_n \tag{36}$$

La estructura de edad (o estado) estable (w), que corresponde al vector propio derecho

$$\mathrm{w} = \begin{pmatrix} 1 \\ G_1/(\lambda_1 - P_2) \\ G_1G_2/(\lambda_1 - P_2)(\lambda_1 - P_3) \\ G_1G_2G_3/(\lambda_1 - P_2)(\lambda_1 - P_3)(\lambda_1 - P_4) \\ \vdots \\ G_1G_2 \cdots G_{s-1}/(\lambda_1 - P_s)^{s-1} \end{pmatrix} \tag{37}$$

Los valores reproductivos (v), que corresponde al vector propio izquierdo,

$$\mathrm{v} = \begin{pmatrix} 1 \\ F_2/(\lambda - P_2) + G_2F_2/\lambda(\lambda - P_2)(\lambda - P_3) + \cdots + G_sF_s/\lambda(\lambda - P_{s-1})(\lambda - P_s) \\ F_2/(\lambda - P_2) + G_2F_2/\lambda(\lambda - P_2)(\lambda - P_3) + \cdots + G_{s-1}F_{s-1}/\lambda(\lambda - P_{s-2})(\lambda - P_{s-1}) \\ \vdots \\ F_s/\lambda - P_s \end{pmatrix} \tag{38}$$

III.7.4. Estructura de edad estable

Se probó la estabilidad de la estructura de edad de la población observada, para lo cual se calculó la estructura de edad para cada año y se promedió para el período de estudio, obteniendo un vector de estados w^{obs}, según lo descrito por Brault y Caswell (1993). Esta estructura se comparó con la estructura de edad estable, dada por el vector derecho w de la matriz de proyección A, mediante una prueba χ^2.

IV. RESULTADOS

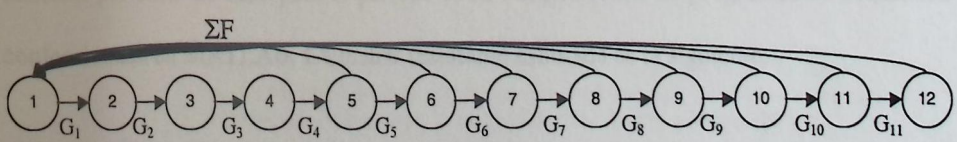
IV.1. Construcción y parametrización de modelos matriciales en presencia de explotación

IV.1.1. Modelo edad estructurado

Originalmente se planteó un modelo edad estructurado simple de Leslie de la forma:

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & F_7 & F_8 & F_9 & F_{10} & F_{11} & F_{12} & F_{13} & F_{14} \\ G_3 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & G_4 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & G_5 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & G_6 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & G_7 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & G_8 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & G_9 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & G_{10} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & G_{11} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & G_{12} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & G_{13} & 0 \end{pmatrix} \quad (39)$$

Cuya representación gráfica es:



Y responde al siguiente sistema de ecuaciones:

$$x_1(t+1) = \sum_{i=7}^{14} F_i \cdot x_i$$
$$x_{i+1}(t+1) = G_i \cdot x_i(t) \qquad (40)$$

Cuando se intentó construir un sistema de matrices anuales, cuyo producto reflejara la dinámica de la población para la totalidad del período, los parámetros de fecundidades ingresados en la matriz fueron los estimados por el método de producción de huevos (Aguayo *et al* 2001) y las sobrevivencias calculadas según lo descrito por Caswell (1989).

En el caso de considerar *A* como una matriz periódica, cada matriz $\boldsymbol{B_t}$ proyectó el vector *x(t)* para el tiempo *t+1* excepto en la primera clase de edad, lo que resultó en una matriz *A* (producto de todos los períodos anuales) cuya proyección mostró un crecimiento exponencial, muy por sobre los datos observados. Esto puede explicarse porque las estimaciones de fecundidad mediante el método de producción de huevos incluyen tanto machos como hembras, lo que significa un valor de fecundidad que bien podría duplicar el real. Por otro lado, esta estimación no considera la fuerte mortalidad que sufren huevos y larvas hasta llegar a la edad de reclutamiento, por lo tanto el valor considerado no correspondió al aporte de cada hembra promedio a la clase de edad 3.

En una segunda parametrización se ingresaron los datos originales de abundancia de hembras por clase de edad para el período 1982-98, a la rutina de programación cuadrática confeccionada en MATLAB. La matriz resultante estimada es la siguiente:

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0.7118 & 0 & 4.0512 & 0.5412 & 0 & 0 & 2.886 & 0 \\ 0.7733 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.7636 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.7402 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.7106 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.6723 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.6278 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.5829 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.5651 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.5773 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.6100 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.6296 & 0 \end{pmatrix} \quad (41)$$

Al multiplicar esta matriz de proyección por el vector de abundancias original *x(1982)* y proyectarla para todo el período de estudio, se obtuvo una curva que comparada con la curva de datos observados para igual período muestra la relación que se observa en la figura 2:

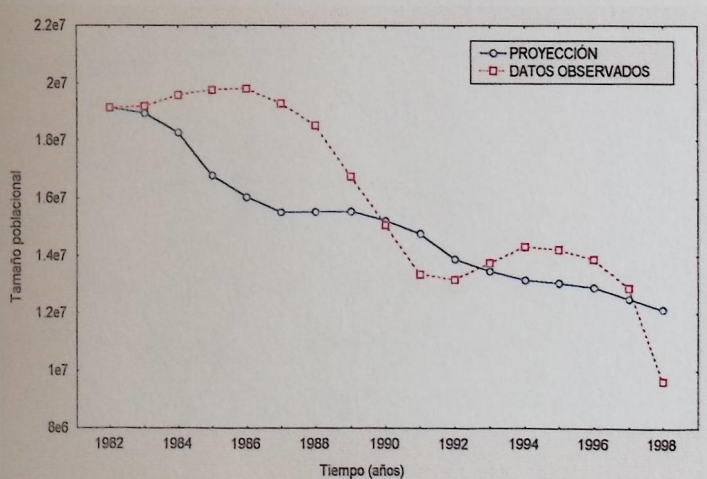


Figura 2: Comparación de la proyección de la matriz de Leslie, obtenida mediante el método de programación cuadrática, y los datos observados de abundancia de hembras de congrio dorado para el período 1982-98.

El método de programación cuadrática también presentó problemas en la obtención de los parámetros, ya que estimó sin problemas las tasas de paso de todas las clases de edad, no así las fecundidades, que al ser muchas (8) el método no discriminó a cuál de ellas adjudicarles el valor, distribuyendo erróneamente la natalidad total por lo que se perdieron tasas, como se puede ver en la matriz resultante del método, donde no aparecen las fecundidades para las edades 8, 11, 12 y 14.

Debido a la pérdida de parámetros, este modelo se descartó y no fue incluido en el análisis.

IV.1.2. Modelo estado estructurado

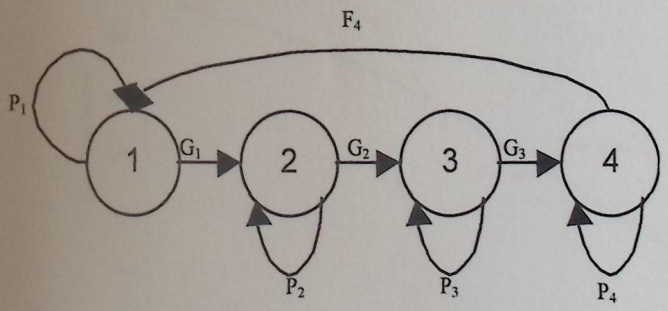
a. Modelo de cuatro estados

Se construyó un modelo de cuatro estados. En el estado I se agruparon las edades 3 y 4, en el estado II, las edades 5 y 6, en el estado III, las edades 7 a 10 y en el estado IV se agruparon las edades 11 a 14.

La siguiente es la matriz que representa esta ordenación:

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} P_1 & 0 & 0 & F_4 \\ G_1 & P_2 & 0 & 0 \\ 0 & G_2 & P_3 & 0 \\ 0 & 0 & G_3 & P_4 \end{pmatrix} \qquad (42)$$

Y su representación gráfica es:



Cuyo sistema de ecuaciones es:

$$x_1(t+1) = F_4 \cdot x_4(t) + P_1 \cdot x_1(t)$$
$$x_{i+1}(t+1) = G_i \cdot x_i(t) + P_{i+1} \cdot x_{i+1}(t) \qquad \text{con} \quad 1 < i \leq 4 \qquad (43)$$

Siguiendo el mismo procedimiento anterior, se ingresaron a la rutina de programación cuadrática las abundancias de hembras agrupadas en los mismos cuatro estados. La matriz estimada mediante este método es:

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0.8827 & 0 & 0 & 0.8411 \\ 0.1173 & 0.8439 & 0 & 0 \\ 0 & 0.1272 & 0.5770 & 0 \\ 0 & 0 & 0.0056 & 0.8498 \end{pmatrix} \qquad (44)$$

Al proyectar esta matriz estimada sobre el vector original se obtuvo una nueva curva, cuya comparación con la curva observada se muestra en la figura 3.

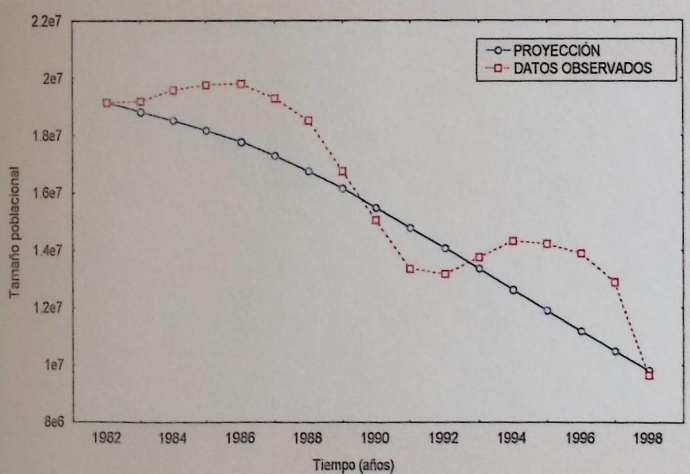


Figura 3: Comparación de la proyección de la matriz estado estructurada (4 estados), obtenida mediante el método de programación cuadrática, y los datos observados de abundancia de hembras de congrio dorado para el período 1982-98.

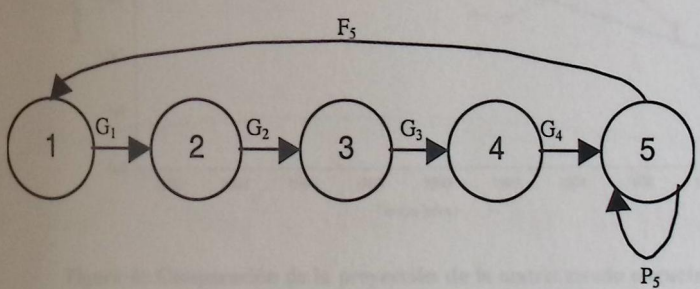
Este caso agrupa las clases juveniles en dos estados, por lo que se pierde la visión de las mortalidades juveniles que son consideradas de importancia, en particular para probar la hipótesis 3. Se optó por utilizar un modelo con clases juveniles separadas por edad, por lo que este modelo no se incluyó en el análisis.

b. Modelo de cinco estados

Se construyó el siguiente modelo de cinco estados, donde el estado I corresponde a la edad 3, el estado II corresponde a la edad 4, el estado III a la edad 5, el estado IV a la edad 6 y el estado V incluye las edades maduras 7 a 14.

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & F_5 \\ G_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & G_2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & G_3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & G_4 & P_5 \end{pmatrix} \qquad (45)$$

Su representación gráfica es:



Que responde al siguiente sistema de ecuaciones:

$$\begin{aligned} x_1(t+1) &= F_5 \cdot x_5(t) \\ x_{i+1}(t+1) &= G_i \cdot x_i(t) \qquad \text{con} \quad 1 < i \leq 4 \\ x_5(t+1) &= G_4 \cdot x_4(t) + P_5 \cdot x_5(t) \end{aligned} \qquad (46)$$

Siguiendo el procedimiento descrito, la matriz estimada mediante la rutina de programación cuadrática es:

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 1.0208 \\ 0.7733 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.7636 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.7401 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.3095 & 0.8152 \end{pmatrix} \tag{47}$$

Y la proyección del modelo comparada con los datos observados es:

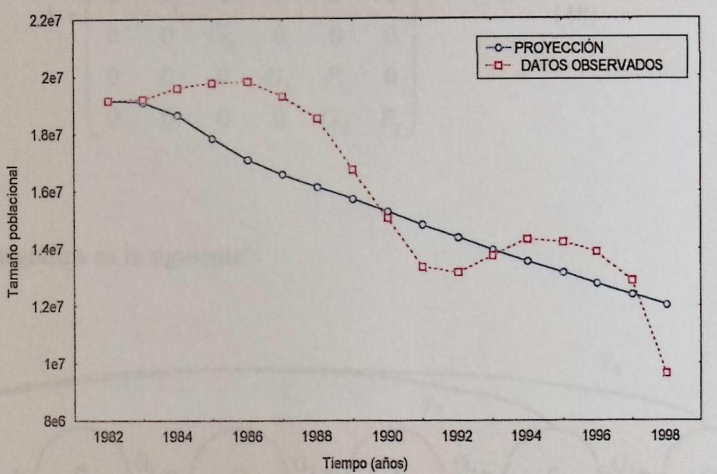


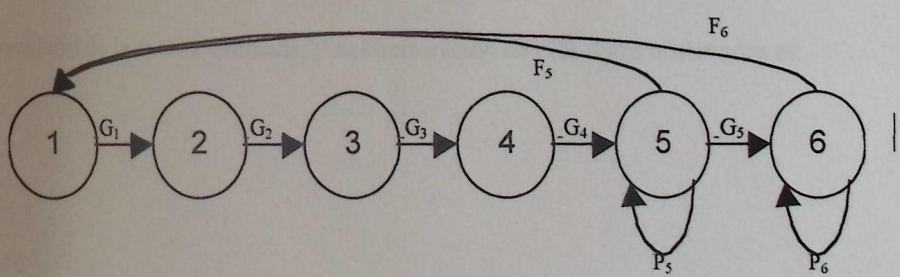
Figura 4: Comparación de la proyección de la matriz estado estructurada (5 estados), obtenida mediante el método de programación cuadrática, y los datos observados de abundancia de hembras de congrio dorado para el período 1982-98.

c. Modelo de seis estados

Se construyó el siguiente modelo de seis estados, donde el estado I corresponde a la edad 3, el estado II corresponde a la edad 4, el estado III a la edad 5, el estado IV a la edad 6, el estado V incluye las edades maduras 7 a 10 y el estado VI a las edades 11 a 14.

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & F_5 & F_6 \\ G_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & G_2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & G_3 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & G_4 & P_5 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & G_5 & P_6 \end{pmatrix} \qquad (48)$$

Cuya representación gráfica es la siguiente:



Y responde al siguiente sistema de ecuaciones:

$$x_1(t+1) = \sum_{i=5}^{6} F_i \cdot x_i(t)$$

$$x_{i+1}(t+1) = G_i \cdot x_i(t) \quad \text{con} \quad 1 \le i < 5 \tag{49}$$

$$x_{i+1}(t+1) = G_i \cdot x_i(t) + P_{i+1} \cdot x_{i+1}(t) \quad \text{con} \quad 5 \le i$$

Siguiendo el procedimiento descrito, la matriz obtenida mediante la programación cuadrática es:

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0.9857 & 1.219 \\ 0.7733 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.7636 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.7402 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.6092 & 0.6225 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.0029 & 0.8521 \end{pmatrix} \tag{50}$$

La proyección de la matriz estimada, y su comparación con los datos observados es:

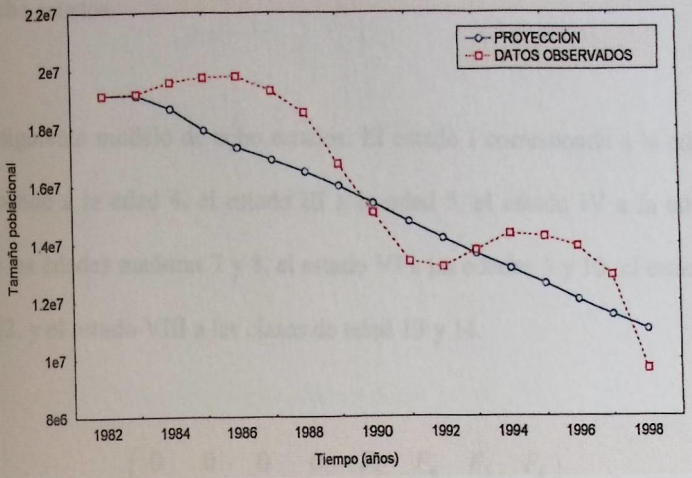


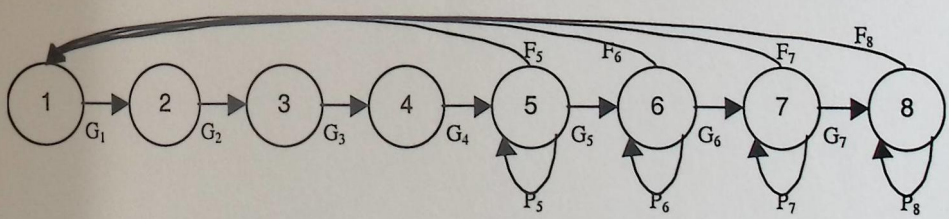
Figura 5: Comparación de la proyección de la matriz estado estructurada (6 estados), obtenida mediante el método de programación cuadrática, y los datos observados de abundancia de hembras de congrio dorado para el período 1982-98.

d. Modelo de ocho estados.

Se construyó el siguiente modelo de ocho estados. El estado I corresponde a la edad 3, el estado II corresponde a la edad 4, el estado III a la edad 5, el estado IV a la edad 6, el estado V incluye las edades maduras 7 y 8, el estado VI a las edades 9 y 10, el estado VII a las edades 11 y 12, y el estado VIII a las clases de edad 13 y 14.

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & F_5 & F_6 & F_7 & F_8 \\ G_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & G_2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & G_3 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & G_4 & P_5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & G_5 & P_6 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & G_6 & P_7 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & G_7 & P_8 \end{pmatrix} \quad (51)$$

Y su representación gráfica es la siguiente:



Que responde al siguiente sistema de ecuaciones:

$$x_1(t+1) = \sum_{i=5}^{8} F_i \cdot x_i(t)$$

$$x_{i+1}(t+1) = G_i \cdot x_i(t) \qquad \text{con} \quad 1 \le i < 5 \tag{52}$$

$$x_{i+1}(t+1) = G_i \cdot x_i(t) + P_{i+1} \cdot x_{i+1}(t) \qquad \text{con} \quad 5 \le i$$

La matriz obtenida mediante programación cuadrática es:

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0.539 & 2.5614 & 0 & 0.9842 \\ 0.7733 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.7636 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.7402 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.8574 & 0.2764 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.1185 & 0.6784 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.0342 & 0.7941 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.023 & 0.8069 \end{pmatrix} \tag{53}$$

La proyección de esta matriz, y su comparación con los datos observados es:

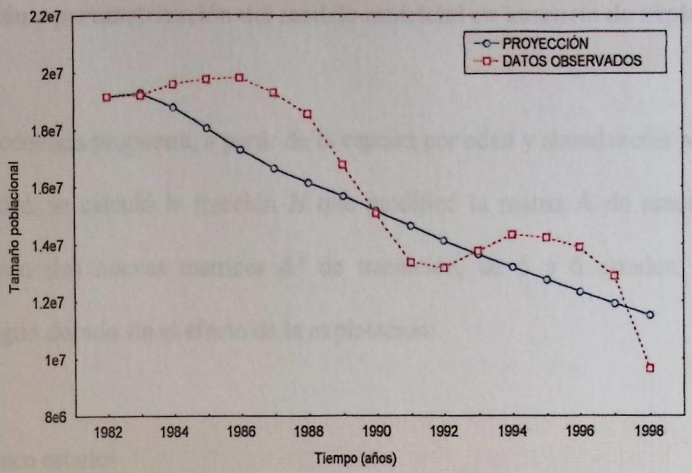


Figura 6: Comparación de la proyección de la matriz estado estructurada (8 estados), obtenida mediante el método de programación cuadrática, y los datos observados de abundancia de hembras de congrio dorado para el período 1982-98.

En la matriz se observa el problema referido al número de estados fértiles, donde se pierde el valor del parámetro para el estado VII, por lo que en lo sucesivo no se considerará este modelo en el análisis.

IV.2. Construcción y parametrización del modelo matricial en ausencia de explotación

Siguiendo la metodología propuesta, a partir de la captura por edad y abundancias previas a la captura por edad, se calculó la fracción H que modificó la matriz A de cinco y seis estados, obteniendo dos nuevas matrices A' de transición, de 5 y 6 estados, para la población de congrio dorado sin el efecto de la explotación:

a. Modelo de cinco estados

Se obtuvo la siguiente matriz de la dinámica poblacional no explotada, agrupada en cinco estados:

$$A' = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 1.0686 \\ 0.9892 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.8846 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.3817 & 0.817 \end{pmatrix} \quad (54)$$

La figura 7 muestra la comparación de la proyección de la matriz A' y los datos de abundancia sometida a explotación.

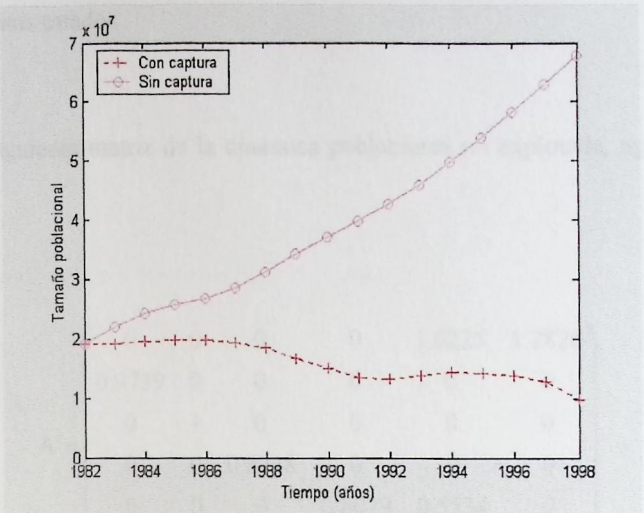


Figura 7. Comparación curva de abundancia con captura y proyección del modelo sin captura de la población de congrio dorado agrupada en 5 estados para el período 1982-1998.

b. Modelo de seis estados

Se obtuvo la siguiente matriz de la dinámica poblacional no explotada, agrupada en seis estados:

$$A' = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 1.0225 & 1.2826 \\ 0.9739 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.8748 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.8079 & 0.5534 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.0097 & 0.8561 \end{pmatrix} \quad (55)$$

La figura 8 muestra la comparación de la proyección de la matriz *A'* y los datos de abundancia sometida a explotación.

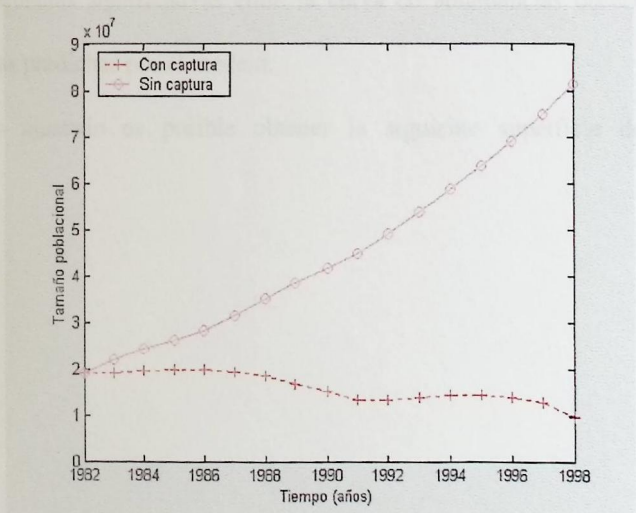


Figura 8. Comparación curva de abundancia con captura y proyección del modelo sin captura de la población de congrio dorado agrupada en 6 estados para el período 1982-1998.

IV.3. Análisis de los modelos

IV.3.1. Ajuste de los modelos

IV.3.1.a. Modelos matriciales en presencia de explotación

a. Modelo de cinco estados

El análisis de permutaciones arrojó que el valor de prueba o media de los mínimos cuadrados es 3.88E+13 y la media de mínimos cuadrados obtenidos al azar es 4.736E+15. Ninguna (0) de las combinaciones obtenidas aleatoriamente tuvo una diferencia menor a la del valor de prueba, por lo que es posible afirmar, con un nivel de significancia (α) del 5%, que no existen diferencias significativas entre la curva de abundancias observadas y la curva de abundancias predichas por el modelo.

Del modelo ajustado es posible obtener la siguiente superficie del tamaño poblacional:

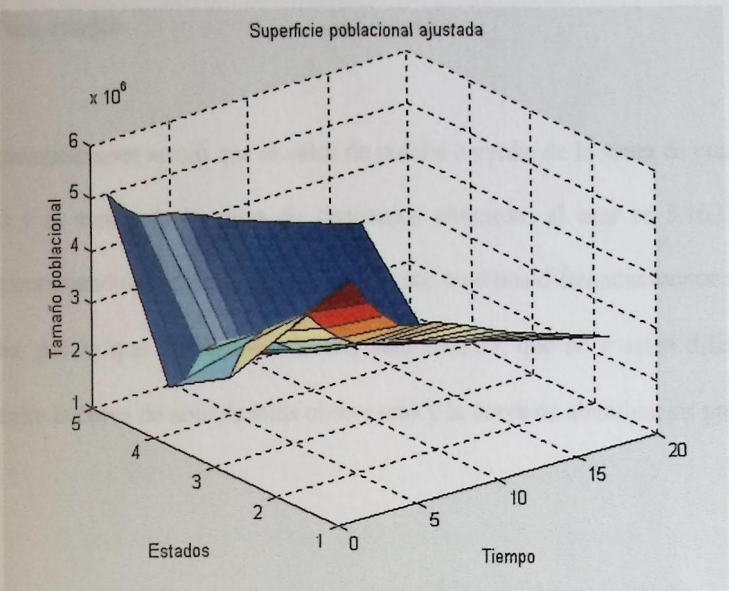


Figura 9: Superficie poblacional ajustada mediante programación cuadrática a los datos de tamaño poblacional de congrio dorado agrupados en 5 estados para el período 1982-98.

b. Modelo de seis estados

El análisis de permutaciones arrojó que el valor de prueba o media de la suma de cuadrados es 3.5369E+13 y la media de la suma de cuadrados obtenidos al azar es 5.1627E+15. Ninguna de las combinaciones obtenidas aleatoriamente tuvo una diferencia menor a la del valor de prueba, por lo que es posible afirmar, para α=0.05, que no existen diferencias significativas entre la curva de abundancias observadas y la curva de abundancias predichas por el modelo.

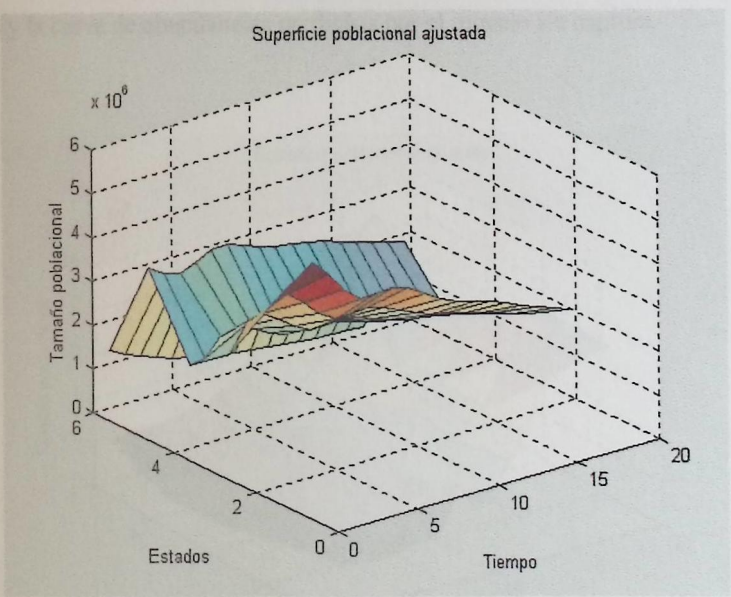


Figura 10: Superficie poblacional ajustada mediante programación cuadrática a los datos de tamaño poblacional de congrio dorado agrupados en 6 estados para el período 1982-98.

IV.3.1.b. Modelos matriciales en ausencia de explotación

a. Modelo de cinco estados

El análisis de permutaciones arrojó que el valor de prueba o media de la suma de cuadrados es 1.9784E+16 y la media de la suma de cuadrados obtenidos al azar es 2.2182E+16. Un porcentaje mayor al 5% de las combinaciones obtenidas aleatoriamente (985) tuvo una diferencia menor a la del valor de prueba, por lo que es posible afirmar, con un nivel de significancia del 5%, que existen diferencias significativas entre la curva de abundancias observadas y la curva de abundancias predichas por el modelo sin captura.

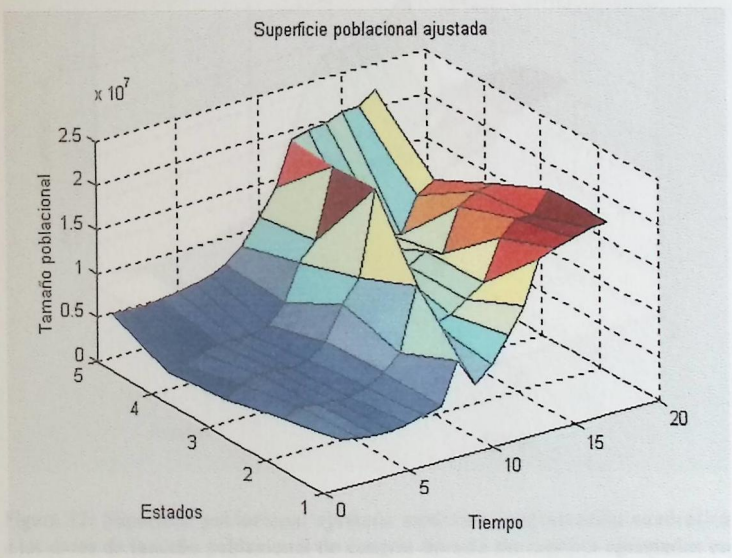


Figura 11: Superficie poblacional ajustada mediante programación cuadrática a los datos de tamaño poblacional de congrio dorado sin captura agrupados en 5 estados para el período 1982-98.

b. Modelo de seis estados

El análisis de permutaciones arrojó que el valor de prueba o media de la suma de cuadrados es 2.9982E+16 y la media de la suma de cuadrados obtenidos al azar es 4.0235E+16. De las 2000 combinaciones realizadas al azar, 1583 tuvieron una diferencia menor a la del valor de prueba, por lo que es posible afirmar, para α=0.05, que existen diferencias significativas entre la curva de abundancias observadas y la curva de abundancias predichas por el modelo.

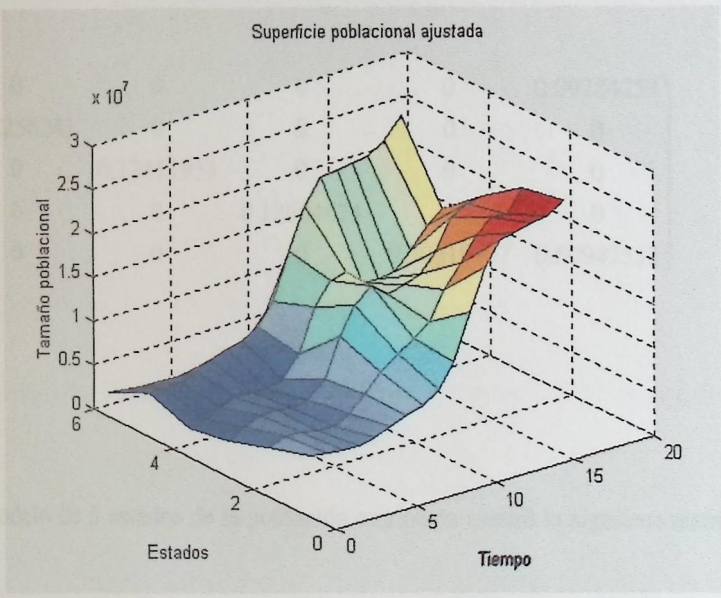


Figura 12: Superficie poblacional ajustada mediante programación cuadrática a los datos de tamaño poblacional de congrio dorado sin captura agrupados en 6 estados para el período 1982-98.

IV.3.2. Análisis de perturbación

IV.3.2.a. Modelos matriciales en presencia de explotación

a. Modelo de cinco estados

a.1. Sensibilidad

El análisis del modelo de 5 estados de la población explotada mostró la siguiente matriz de sensibilidad:

$$S = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0.09284253 \\ 0.12256241 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.12411933 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.12804674 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.30619487 & 0.60947532 \end{pmatrix} \quad (56)$$

a.2. Elasticidad

El análisis del modelo de 5 estados de la población explotada mostró la siguiente matriz de elasticidad:

$$E = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0.09763117 \\ 0.09763117 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.09763117 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.09763117 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.09763117 & 0.51184414 \end{pmatrix} \quad (57)$$

b. Modelo de seis estados

b.1. Sensibilidad

El análisis del modelo de 6 estados de la población explotada mostró la siguiente matriz de sensibilidad:

$$S = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0.12937712 & 0.003733136 \\ 0.17079852 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.17296817 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.17843623 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.21680646 & 0.40011288 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1.56947011 & 0.0452868 \end{pmatrix} \quad (58)$$

b.2. Elasticidad

El análisis del modelo de 6 estados de la población explotada mostró la siguiente matriz de elasticidad:

$$E = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0.13387216 & 0.00477792 \\ 0.13865008 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.13865008 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.13865008 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.13865008 & 0.2614279 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.00477792 & 0.04050888 \end{pmatrix} \quad (59)$$

IV.3.2.b. Modelos matriciales en ausencia de explotación

a. Modelo de cinco estados

a.1. Sensibilidad

El análisis del modelo de 5 estados de la población no explotada mostró la siguiente matriz de sensibilidad:

$$S = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0.1246 \\ 0.1345 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.1331 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.1505 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.3488 & 0.5068 \end{pmatrix} \quad (60)$$

a.2. Elasticidad

El análisis del modelo de 5 estados de la población explotada mostró la siguiente matriz de elasticidad:

$$\mathbb{E} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0.1233 \\ 0.1233 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.1233 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.1233 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.1233 & 0.3835 \end{pmatrix} \quad (61)$$

b. Modelo de seis estados

b.1. Sensibilidad

El análisis del modelo de 6 estados de la población no explotada mostró la siguiente matriz de sensibilidad:

$$S = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0.1607 & 0.0068 \\ 0.1777 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.1730 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.1978 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.2142 & 0.3249 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.8965 & 0.0378 \end{pmatrix} \quad (62)$$

b.2. Elasticidad

El análisis del modelo de 6 estados de la población no explotada mostró la siguiente matriz de elasticidad:

$$E = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0.1513 & 0.0080 \\ 0.1593 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.1593 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.1593 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.1593 & 0.1655 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.0080 & 0.0298 \end{pmatrix} \quad (63)$$

IV.3.3. Cálculo de valores y vectores propios

IV.3.3.a. Modelos matriciales en presencia de explotación

a.1. Modelo de cinco estados

Los valores propios de la matriz de cinco estados para la población sometida a explotación y sus respectivos módulos son:

λ_i	$\lvert\lambda_i\rvert$
0.970776945	0.97077694
0.354055151+ 0.558046816i	0.66088675
0.3540551516 - 0.55804682i	0.66088675
-0.43180899 - 0.37318863i	0.57072652
-0.43180899 + 0.373188628i	0.57072652

La tasa neta reproductiva R_0, definida en la ecuación (36), resultó ser 0.747636502.

El vector propio derecho, o estructura estado estable, para la población explotada agrupada en cinco estados es:

$$w = \begin{pmatrix} 0.259614164 \\ 0.206804314 \\ 0.162670448 \\ 0.124030541 \\ 0.246880533 \end{pmatrix} \qquad (64)$$

El vector propio izquierdo, o valor reproductivo, para la población explotada agrupada en cinco estados es:

$$\mathbf{v} = \begin{pmatrix} 0.0799411971 \\ 0.100356069 \\ 0.127583518 \\ 0.167330303 \\ 0.524788139 \end{pmatrix} \tag{65}$$

a.2. Modelo de seis estados

Los valores propios de la matriz de seis estados para la población sometida a explotación y sus respectivos módulos son:

λ_i	$\lvert\lambda_i\rvert$
0.952603086	0.952603086
0.845749132	0.845749132
0.360487054 + 0.684031547i	0.773207653
0.360487054 - 0.68403155i	0.773207653
-0.52236316 + 0.435312324i	0.679970657
-0.52236316 - 0.43531232i	0.679970657

La tasa neta reproductiva R_0, resultó ser 0.712127606.

El vector propio derecho, o estructura estado estable, para la población explotada agrupada en seis estados es:

$$w = \begin{pmatrix} 0.254572284 \\ 0.206655584 \\ 0.165653677 \\ 0.128717672 \\ 0.237546419 \\ 0.006854363 \end{pmatrix} \qquad (66)$$

El vector propio izquierdo, o valor reproductivo, para la población explotada agrupada en seis estados es:

$$\mathbf{v} = \begin{pmatrix} 0.047687221 \\ 0.058744335 \\ 0.073284487 \\ 0.094313738 \\ 0.147477935 \\ 0.578492284 \end{pmatrix} \tag{67}$$

IV.3.3.b. Modelos matriciales en ausencia de explotación

b.1. Modelo de cinco estados

Los valores propios de la matriz de cinco estados para la población no explotada y sus respectivos módulos son:

λ_i	$\lvert\lambda_i\rvert$
1.07967	1.079668
0.40735 + 0.70424i	0.813562
0.40735 - 0.70424i	0.813562
-0.53869 - 0.45746i	0.706721
-0.53869 + 0.45746i	0.706721

La tasa neta reproductiva R_0, resultó ser 1.950371.

El vector propio derecho, o estructura estado estable, para la población explotada agrupada en cinco estados es:

$$w = \begin{pmatrix} 0.2237 \\ 0.2049 \\ 0.1898 \\ 0.1555 \\ 0.2260 \end{pmatrix} \qquad (68)$$

El vector propio izquierdo, o valor reproductivo, para la población explotada agrupada en cinco estados es:

$$\mathbf{v} = \begin{pmatrix} 0.5512 \\ 0.6016 \\ 0.6495 \\ 0.7928 \\ 2.2424 \end{pmatrix} \tag{69}$$

b.2. Modelo de seis estados

Los valores propios de la matriz de seis estados para la población no explotada y sus respectivos módulos son:

λ_i	$\lvert\lambda_i\rvert$
1.086048221	1.086048221
0.840812207	0.840812207
0.402516879 + 0.857109117i	0.946919149
0.402516879 - 0.85710912i	0.946919149
-0.66119709 + 0.536860283i	0.851704502
-0.66119709 - 0.53686028i	0.851704502

La tasa neta reproductiva R_0, resultó ser 1.709137068.

El vector propio derecho, o estructura estado estable, para la población no explotada agrupada en seis estados es:

$$w = \begin{pmatrix} 0.2253 \\ 0.2020 \\ 0.1860 \\ 0.1498 \\ 0.2273 \\ 0.0096 \end{pmatrix} \tag{70}$$

El vector propio izquierdo, o valor reproductivo, para la población no explotada agrupada en seis estados es:

$$\mathbf{v} = \begin{pmatrix} 0.7072 \\ 0.7887 \\ 0.8565 \\ 1.0634 \\ 1.4295 \\ 3.9448 \end{pmatrix} \tag{71}$$

IV.3.4. Estructura edad estable

El siguiente es el vector de la distribución media de estados para la serie 1982-98 observados para la población agrupada en 5.

$$\mathbf{w}^{obs} = \begin{pmatrix} 0.251547604 \\ 0.21319146 \\ 0.168468171 \\ 0.126106428 \\ 0.240686337 \end{pmatrix} \tag{72}$$

Al comparar el vector de estructura de estados observada (72) con el vector de estructura de estados estable (64) y realizar una prueba χ^2, resultó que la distribución media de estados observada no es significativamente diferente de la distribución estado estable, ($\chi^2 = 0.01636$, df = 5, $P = 0.9999$).

El siguiente es el vector de la distribución media de estados para la serie 1982-98 observados para la población agrupada en 6 estados:

$$\mathbf{w}^{obs} = \begin{pmatrix} 0.251547604 \\ 0.21319146 \\ 0.168468171 \\ 0.126106428 \\ 0.210719639 \\ 0.029966698 \end{pmatrix} \tag{73}$$

Siguiendo la metodología descrita, se comparó el vector de estructura de estados observada (73) con el vector de estructura de estados estable (66), agrupados ambos en 6 estados, y tras realizar una prueba χ^2, resultó que la distribución media de estados observada no es significativamente diferente de la distribución estado estable (χ^2 = 0.00042, df= 4, $P = 0.9999$).

V. DISCUSIÓN

Este trabajo de tesis se realizó en base a los datos de abundancia proporcionados por el Instituto de Fomento Pesquero, y que estimadas mediante un análisis secuencial de poblaciones, que incluye métodos relacionados con la reconstrucción del tamaño poblacional a partir de los datos de captura comercial por edades. Por ello, es necesario señalar los supuestos respecto de la calidad de los datos utilizados y del modelo propuesto, sobre los cuales se desarrolla este trabajo:

- La edad de los ejemplares de congrio dorado obtenidos de la muestra utilizada ha sido correctamente determinada,
- Las abundancias obtenidas a partir de la matriz de captura están bien estimadas,
- La ojiva de madurez sexual corresponde con lo real y su variación es mínima, por lo que la edad de madurez sexual está bien determinada,
- Todos los individuos dentro de un estado son efectivamente idénticos (Brault & Caswell 1989),
- Las tasas de sobrevivencia y fecundidad para cada clase de edad son constantes para el período de tiempo estudiado,
- Las influencias estocásticas de tipo ambiental o demográfico tienen un efecto despreciable sobre la dinámica estudiada.

A pesar de que el método de Wood (1994), utilizado en la parametrización de las matrices formuladas en este trabajo, genera una única matriz de proyección para el período

de tiempo en consideración, es posible reconocer que si bien se pierde detalle en lo descriptivo del proceso, se gana valor en lo predictivo; por lo que estimamos que esta estrategia de modelación es una buena herramienta en el manejo de poblaciones explotadas., la cual tiene una reconocida robustez en la obtención de parámetros de mortalidad (Ohman & Wood 1995, Rodrigo Pardo *com. pers*).

A partir de la contrastación entre los datos observados y los predichos por los modelos, realizada por medio del método de permutaciones (Manly 1997), se observa que el modelo para la población de congrio dorado sometida a explotación agrupada en 5 estados, proyecta una dinámica que se ajusta de manera significativa ($p < 0.05$) a los datos de abundancia observados. Las trayectorias predichas por el modelo para la población de congrio dorado sometida a explotación, agrupada en 6 estados, se ajusta también significativamente ($p < 0.05$) a la curva de abundancias observadas. Con esto, se afirma que es posible describir la dinámica poblacional del congrio dorado mediante modelos matriciales, por lo que se acepta H_{01}.

El análisis de perturbación de la población explotada, agrupada en 5 estados, indica una mayor sensibilidad de λ (0.6095) a la permanencia P_5 del estado V (edades 7 a 10), seguido por la sobrevivencia G_4 del último estado juvenil (0.3062). Los restantes parámetros alcanzaron valores de sensibilidad muy por debajo de los señalados. El análisis de elasticidad para la población explotada agrupada en 5 estados mostró una mayor sensibilidad relativa de λ al parámetro P_5 (0.5118), mientras los restantes parámetros alcanzaron valores de elasticidad por debajo de 0.10 cada uno.

En el caso de la población explotada, agrupada en 6 estados, se observó una mayor sensibilidad a la sobrevivencia G_5 del estado V (edades 7 a 10) con un valor de (1.5694),

seguida de la permanencia P_5 del mismo estado (0.4001). Los restantes valores se encontraron muy por debajo de los valores señalados para estos parámetros. La elasticidad de la población explotada agrupada en 6 estados se concentró principalmente en el parámetro de permanencia del estado V, P_5 (0.2614), seguido de las tasas de paso de cada clase juvenil, G_1 ,G_2, G_3 y G_4 con valores de 0.1386 cada una.

Con esto, es posible afirmar que por el análisis de sensibilidad y elasticidad del modelo de 5 estados, la tasa de crecimiento poblacional es más sensible, tanto en términos absolutos como relativos, a variaciones en la sobrevivencia de los adultos dentro del estado.

Del análisis de perturbación en el modelo de 6 estados, es posible afirmar que la tasa de crecimiento poblacional es más sensible a variaciones en la sobrevivencia del estado adulto V, es decir, al paso de los adultos de edad 10 al estado siguiente, en que alcanzan la edad 11.

En la elasticidad se refleja una mayor importancia de la sobrevivencia dentro de este mismo estado, es decir, de la sobrevivencia de las clases de edad 7, 8 y 9, y que, por lo tanto sobreviven pero permanecen dentro del estado al tiempo siguiente.

De manera general, se destaca que, a pesar de lo hipotetizado, las tasas de paso en las edades juveniles explotadas no influyen en gran medida en las de crecimiento poblacional, sino que el parámetro de mayor relevancia es la permanencia o sobrevivencia de la clase adulta, en particular el rango de edad comprendido entre los 7 y 10 años de edad, por lo que se rechaza la hipótesis H_{02}.

La tasa de crecimiento poblacional, para el modelo de población explotada agrupada en 5 estados, es 0.9707, y su tasa neta reproductiva R_0, resultó ser 0.7476. Para el modelo agrupado en 6 estados, la tasa de crecimiento es 0.9526, y su tasa neta reproductiva 0.7121. En ambos casos, se refleja una disminución del tamaño poblacional levemente por debajo

de la tasa de crecimiento nulo, en el que la población permanece estacionaria (λ=1), lo que implica un decrecimiento lento pero sostenido del tamaño poblacional.

El valor propio dominante de *A* es la tasa de crecimiento poblacional, que resulta si las condiciones ambientales actuales son mantenidas constantes (Lefkovitch 1965, Caswell & Werner 1978, Caswell 1989), como podría esperarse aproximadamente en un ambiente demersal y a un nivel de esfuerzo pesquero constante. Sin embargo, es posible también analizar el comportamiento transitorio de la población, es decir, su comportamiento antes de que alcance la distribución estable y la tasa de crecimiento limitante (Caswell 1989). Así, en el modelo de 5 estados, los valores propios subdominantes son complejos de módulo menor a 1, por lo que su contribución a la dinámica poblacional decae con oscilaciones amortiguadas (Caswell 1989). En el caso de la matriz de 6 estados, un valor propio subdominante es real positivo menor a 1 y los restantes son complejos de módulo menor a 1, lo que muestra el decrecimiento exponencial de la población con una contribución de los restantes valores propios decreciente con oscilaciones amortiguadas (Caswell 1989).

El valor reproductivo *v* mide "el valor de un individuo como semilla para el crecimiento de la población futura" (Caswell 1989), y se define como la contribución relativa de descendientes de un individuo a la población, por reproducción presente y futura (Townsend *et al* 1999). El valor reproductivo de un estado es explicado por tres componentes: la probabilidad de sobrevivir para reproducirse, la salida reproductiva del estado y el tiempo requerido para la contribución.

La estructura del vector propio izquierdo o valor reproductivo de la población agrupada en 5 estados corrobora la importancia del estado adulto, tal como lo sugieren los resultados

de los análisis de perturbación, ya que muestra que justamente es el estado V el que posee un mayor valor reproductivo (0.5247), es decir, que contribuye de mayor manera a los nacimientos. El mayor valor reproductivo dado por el vector propio izquierdo de la matriz de 6 estados (0.5784), corresponde al del estado VI, de los adultos de edades 11 a 14. Estos resultados concuerdan parcialmente con los obtenidos por Aguayo *et al* (2001) a partir del cálculo de la producción de huevos por clase de edad. Estos autores informan un mayor aporte por parte de ejemplares de 7 a 9 años de edad.

En el modelo de población no explotada agrupada en 5 estados, el análisis de sensibilidad muestra una mayor relevancia del parámetro P_5 de permanencia en el estado adulto (0.5068), seguido del parámetro de sobrevivencia de la clase juvenil de edad 6 (G_4) con una sensibilidad de 0.3488. Los restantes parámetros alcanzaron valores considerablemente menores a estos. El análisis de elasticidad de la población no explotada agrupada en 5 estados mostró una mayor sensibilidad de λ al parámetro P_5 (0.3835), mientras los restantes parámetros se ubicaron por debajo de este valor.

En el caso de la población no explotada agrupada en 6 estados, se observó una mayor sensibilidad a la sobrevivencia G_5 del estado V (edades 7 a 10) con un valor de 0.8965, seguida de la permanencia P_5 del mismo estado (0.3249). Los restantes valores se encontraron muy por debajo de los valores de sensibilidad señalados para estos parámetros. El análisis de elasticidad reflejó una mayor sensibilidad relativa de la tasa de crecimiento de la población explotada agrupada en 6 estados al parámetro de permanencia del estado V, P_5 (0.1655), seguido muy de cerca por las tasas de paso de cada clase juvenil, G_1, G_2, G_3 y G_4, y la fecundidad del mismo estado V, F_5, con valores de 0.1593 cada una.

Con esto, es posible afirmar a partir de los análisis de sensibilidad y elasticidad del modelo de 5 estados de la población no explotada, que la tasa de crecimiento poblacional es más sensible a la sobrevivencia de los adultos dentro del estado.

Por otro lado, el análisis de perturbación en el modelo de 6 estados de la población no explotada, indica que la mayor sensibilidad de la tasa de crecimiento poblacional, es a las variaciones de sobrevivencia de la clase adulta comprendida entre las edades 7 y 10, es decir, en el paso de los adultos de edad 10 al estado siguiente, en que alcanzan la edad 11. En la elasticidad se refleja una mayor importancia del parámetro de sobrevivencia dentro de este mismo estado en los cambio de la tasa de crecimiento poblacional, es decir, de la sobrevivencia de las clases de edad 7, 8 y 9, y que, por lo tanto sobreviven pero permanecen dentro del estado al tiempo siguiente, y casi en igual magnitud, las sobrevivencias juveniles y la fecundidad de las hembras adultas de edades 7 a 10.

De manera general, la tasa de crecimiento poblacional es más sensible a las variaciones en las tasas de paso en las edades juveniles para la población sin captura que aquellas del modelo de población explotada. Sin embargo, el parámetro cuya variación afectaría en mayor medida la tasa de crecimiento poblacional continúa siendo la permanencia o sobrevivencia de la clase adulta, en particular el rango de edad comprendido entre los 7 y 10 años de edad. Por lo que se rechaza la hipótesis H_{03}.

Para el modelo de la población de congrio dorado no sometida a captura, las permutaciones realizadas sobre las predicciones de los modelos con agrupación tanto de 5 como de 6 estados, mostraron que existen diferencias significativas entre las series de abundancia observada para la población capturada y la estimada para la población sin captura.

El modelo propuesto para la población de congrio dorado no sometida a captura agrupada en 5 estados, mostró una tasa de crecimiento poblacional de 1.0796, con una tasa neta reproductiva R_0, de 1.950371. En la agrupación de 6 estados, la tasa de crecimiento es 1.0860, y su tasa neta reproductiva es 1.7091. En ambos casos es claro ver que en ausencia de explotación, el crecimiento de la población es positivo $\lambda>1$, lo que se confirma con las figuras 7 y 8, que muestran claramente el crecimiento exponencial de una población sin efecto limitante.

El valor reproductivo del modelo sin captura agrupado en 5 estados, se concentró en el estado V (2.2424), mientras que en modelo de 6 estados el mayor valor reproductivo (3.9448) lo alcanzó el estado VI, que agrupa las edades 11 a 14.

De lo observado, tanto de las permutaciones que muestran diferencias significativas entre la dinámica observada con captura y de la estimada para la población de congrio dorado no explotada, como de las diferencias entre las tasas de crecimiento poblacional y tasas netas reproductivas para ambos modelos (5 y 6 estados), es posible afirmar que la población actual de congrio dorado presenta una tendencia decreciente sostenida a lo largo del período de estudio, con tasa de crecimiento menores a 1. Con la misma condición inicial, sin el efecto del esfuerzo pesquero, la población muestra un crecimiento exponencial con tasas de crecimiento mayores a 1. Es posible afirmar entonces, que la dinámica de la población de congrio dorado de la pesquería demersal austral se ha visto alterada debido al régimen al régimen de capturas al que ha sido sometida, por lo que se acepta H_{0-1}.

La distribución estado estable para la población de congrio dorado, concordando por lo señalado por Caswell (1989), no es una función monotónicamente decreciente. En el

modelo de 5 estados, las mayores proporciones están en los estados I (juveniles de edad 3), con un 25.96%, y V (adultos de edades 7 a 14) con 24.68%. Para el modelo de 6 estados, las mayores proporciones se encuentran en el estado I (25.45%) y en el estado V (23.75%). Los resultados de la prueba χ^2 señalaron que la distribución observada para el período de estudio no presenta diferencias significativas con la distribución estado estable dadas por los modelos matriciales. Si bien la tasa de crecimiento de la población de congrio dorado se encuentra por debajo del estado estacionario y, por lo tanto, la población decrece en tamaño debido al régimen de captura al que ha sido sometida, este decrecimiento poblacional no altera la estructura estado estable de la población. Es posible afirmar con esto, que la población de congrio dorado presenta una estructura de edad estable, por lo que se acepta H_{05}.

En virtud de los resultados observados, no existe evidencia para sostener que los modelos de 5 y 6 estados entregan resultados diferentes para una misma población, por lo que cualquiera de estas dos formas de modelación poblacional del congrio dorado resulta adecuada para el análisis.

Considerando que la tasa de crecimiento poblacional λ en el caso hipotético de no existir captura se ubica entre 1.086 y 1.079 (para los modelos propuestos), es posible decir que la población naturalmente tiene un crecimiento lento, comparable a poblaciones característicamente *K*-estrategas (Begon *et al* 1996), que habitan ambientes con muy pocas fluctuaciones, que tienen ciclos de vida largos, alcanzando tallas grandes, con una maduración reproductiva tardía, y una baja fecundidad anual. Utilizando modelos matriciales en poblaciones de aves marinas se han calculado tasas de crecimiento poblacional máximas entre 1.03 y 1.12 (Russell 1999), en poblaciones de orcas 1.0254

(Brault & Caswell 1993), y en poblaciones de ardillas variaron entre 0.948 y 1.377 (Oli *et al* 2001).

Por otro lado, Myers y Mertz (1997) realizaron un trabajo de estimación de la tasa intrínseca de crecimiento r en su condición máxima, para 20 poblaciones de bacalao del Atlántico (*Gadus morhua*), a través del modelo stock-recluta de Ricker (1954), al cual derivaron r de la pendiente de esta curva cerca del origen. Sus resultados muestran, haciendo el cálculo para λ, valores entre 1.161 y 2.801. Si bien estos valores son mayores a los máximos observados para congrio dorado en este trabajo, es posible atribuir esta diferencia a que la metodología empleada en este caso no considera una estructura etaria de la población, sino que la clasifica solamente en reclutas y stock desovante.

En contraposición, las tasas de crecimiento obtenidas mediante el cálculo de los valores propios dominantes de matrices de transición, para tres especies de poliquetos consideradas oportunistas y claramente r-estrategas (Warwick 1986), se encuentran en un rango de 1.43 a 1.86 en una muestra control, y en un rango de 1.39 y 5.31 en una muestra enriquecida con residuos orgánicos (Levin *et al* 1996).

Una línea ecológica importante sostiene que las poblaciones son reguladas por efectos denso-dependientes asociados a disponibilidad de alimento; es decir, el éxito reproductivo y la sobrevivencia disminuyen a medida que la densidad poblacional aumenta debido a un incremento en la competencia intrapoblacional por alimento. Un ejemplo de ello es un trabajo en la palmera tropical *Astrocaryum mexicanum* realizado con matrices de transición de estados, en que los valores de parámetros de historia de vida tienden a disminuir con el aumento de la densidad debido a que, en general, los individuos que crecen en condiciones de bajas densidades tienen mayores sobrevivencias (Cochran & Ellner 1992). A pesar de

eso, estudios recientes realizados en poblaciones de aves marinas indican que la capacidad para encontrar alimento en las vecindades de las colonias reproductivas, se encuentra positivamente relacionada con el tamaño de la colonia, debido a que una mayor población facilita una mayor y más efectiva red de distribución (Russell 1999). Ambos tipos de mecanismos son denso-dependientes, pero generan respuestas poblacionales opuestas.

Pereiro (1993) y Myers y Mertz (1997) afirman que en poblaciones de peces sometidas a pesca los individuos que alcanzan la edad reproductiva suponen un 5% de los que alcanzarían en el caso de que no se realizara la pesca. Lo anterior concuerda con los resultados de este trabajo, en términos que las tasas de crecimiento poblacional y tasas reproductivas son menores a lo que reflejado para la misma población en caso de no existir captura. Las diferencias entre el crecimiento de una población explotada y una no sometida a pesca podrían ser menores de haber mecanismos poblacionales compensatorios que aumentaran la producción de huevos al disminuir la abundancia, como podrían ser la aceleración del crecimiento individual o un adelantamiento de la madurez sexual. Sin embargo, estos mecanismos parecen no tener gran alcance debido a que su flexibilidad queda limitada por las características genéticas de la población, y no alcanzarían a hacer frente a la reducción de la producción de huevos causada por la explotación (Pereiro 1993).

En síntesis, la disminución del crecimiento poblacional de congrio dorado debida a la captura (λ=0.9707 o 0.9526) representa un 11.2% promedio de la tasa de crecimiento respecto de aquella si no hubiese existido captura. Si bien esta disminución no parece de gran magnitud, sí lo es en la consecuencia que acarrea en el crecimiento poblacional de la población en estudio, ya que basta una disminución de este orden en su tasa de crecimiento para que el crecimiento se transforme en decrecimiento poblacional. Con esto, es posible

afirmar que la población de congrio dorado de la pesquería demersal austral es una población con una tasa de crecimiento intrínsecamente baja, sensible a las variaciones del medio y por tanto al esfuerzo pesquero, por lo que se recomienda especial cuidado en su régimen de explotación. En estas circunstancias, es posible también recomendar estrategias de manejo que tiendan a la preservación de los adultos de las clases de edad 7 a 10, puesto que pequeñas variaciones en la sobrevivencia de estos individuos alterarán en mayor medida el crecimiento de toda la población, poniendo en riesgo la sustentabilidad de la pesquería de congrio dorado.

El método de programación cuadrática (Wood 1994) empleado, resulta una herramienta adecuada en la estimación de los parámetros de las matrices, ya que logra un buen ajuste de la proyecciones formuladas a los datos disponibles.

Este estudio ofrece elementos cuantitativos para el análisis de la población de congrio dorado, parte de una pesquería demersal multiespecífica, en base a datos de una serie temporal disponible de la captura comercial. Sin embargo, consideramos de enorme interés el efectuar posteriores estudios ecológicos cuantitativos sobre este recurso, que involucren aspectos espaciales y relaciones interespecíficas, así como estimaciones rigurosas de los tamaños poblacionales.

VI. CONCLUSIONES

1. La dinámica poblacional del congrio dorado puede ser modelada mediante modelos matriciales estado estructurados

2. La tasa de crecimiento poblacional es más sensible a los cambios producidos sobre las mortalidades de las hembras adultas de edades entre 7 y 10 años, tanto en un ambiente libre de captura comercial, como sometido a la pesca, por lo que se recomienda la búsqueda de medidas de manejo que propendan a la protección de estas clases de edad.

3. La población de congrio dorado explotada por la pesquería demersal austral se encuentra por debajo del equilibrio estable de su dinámica, es decir, existe un decrecimiento del tamaño poblacional.

4. Se estima que la tasa de crecimiento de la población de congrio dorado explotada por la pesquería demersal austral es un 11.2%, en promedio, menor a la tasa de crecimiento sin el efecto de la captura.

5. La población de congrio dorado de la pesquería demersal austral ha visto alterada su dinámica debido al régimen de capturas al que ha sido sometida.

6. Aún cuando existe una disminución de las tasas de crecimiento de la población respecto de aquella no explotada, esta disminución no altera su estructura etaria, puesto que la distribución de edades de la población de congrio dorado tiene una estructura estable.

7. Sobre la base del estudio realizado, resulta pertinente y necesaria la realización de estudios ecológicos cuantitativos sobre el recurso congrio dorado, que considere estimaciones rigurosas de los tamaños poblacionales, y que involucren aspectos espaciales y relaciones interespecíficas.

LITERATURA CITADA

- Aguayo M & R Gili. 1984. Edad y crecimiento de merluza de cola *Macroronus magellanicus* (Gadiformes-Gadidae). Investigaciones Pesqueras 31: 47-57.

- Aguayo M. 1986. Estado de situación del recurso merluza del sur *Merluccius australis* en la zona sur-austral de Chile (43°-57°S) (Gadiformes-Merluccidae). Investigaciones Pesqueras 33: 3-11.

- Aguayo M, Young Z & H Robotham. 1986. La pesquería de peces demersales de la Zona Sur Austral de Chile. En: Arana P (ed) La pesca en Chile, 358 p. Escuela de Ciencias del Mar, UCV.

- Aguayo M, Young Z, Bustos R, Peñailillo T, Ojeda V, Vera C, Hidalgo H & I Céspedes. 1987. Diagnóstico de las principales pesquerías nacionales demersales (peces) Zona Sur Austral. 1986. Estado de situación del recurso, 209 p. Corporación de Fomento de la Producción / IFOP (AP 87/3).

- Aguayo M, Payá I, Vera C, Ojeda V, Céspedes I & J Donoso. 1991. Diagnóstico de las principales pesquerías nacionales 1990. Estado de situación y perspectivas del recuso. Pesquerías demersales "Peces" Zona Sur Austral. CORFO/IFOP. SGI-IFOP 91/6.

- Aguayo M, Pool H, & A Zuleta. 2000. Investigación CTP Congrio Dorado, 2001, 90 p. Informe Final IFOP-SUBPESCA. Circulación restringida.

- Aguayo M, Payá I, Céspedes R, Miranda H, Catasti V, Lillo S, Gálvez P, Adasme L, Balbontín F & R Bravo. 2001. Dinámica reproductiva de merluza del sur y congrio dorado. Informe Final FIP N° 99-15.

- Arana P. 1990. Análisis de Administración Pesquera: Regulaciones en la Pesquería de la Merluza del Sur. Chile Pesquero 60: 47-52.

- Bahamonde N & P Zavala. 1981. Contenido gástrico de *Genypterus maculatus* (Tschudi) y *Genypterus blacodes* (Schneider) capturados en Chile entre 31° y 37° S. Boletín Museo Nacional de Historia Natural 38: 53-59.

- Bahamonde N, Henríquez G, Zuleta A, Bustos H & R Bahamonde. 1986. Population Dynamics and Fisheries of Squat Lobsters, Family Galatheidae, in Chile. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 92: 254-268.

- Balbontín F, Bravo R, Herrera G, R Bernal. 2000. Dinámica reproductiva de merluza del sur y congrio dorado. Segundo Informe de Avance Proyecto FIP 99-15. Instituto de Fomento Pesquero.

- Begon M, Harper J & C Townsend. 1996. Ecology. Third Edition, 1068 p. Blackwell Science Ltd. Oxford.

- Benton TG & A Grant. 1999. Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. Trends Ecology Evolution 14(12): 467-471.

- Boré D & C Martínez. 1980. Catálogo de recursos pesqueros Chile. Corporación de Fomento de la Producción / IFOP.

- Brault S & H Caswell.1993. Pod-specific demography of killer whales (*Orcinus orca*). Ecology 74(5): 1444-1454.

- Carlsson B & T Callaghan. 1991. Simulation of fluctuating populations of *Carex bigelowii* tillers classified by type, age and size. Oikos 68:231-240.

- Caswell H & P Werner. 1978. Transient bahavior and life history analysis of teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.). Ecology 59 (1): 53-66.

- Caswell H. 1989. Matrix Population Models. Construction, Analysis and Interpretation, 328 p. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.

- Caswell H & S Brault. 1992. Life Cycles and Population Dynamics. Mathematical Models for Marine Organisms. Oceanus. Fall: 86-93.

- Caswell H & MC Trevisan. 1994. Sensitivity Analysis of Periodic Matrix Models. Ecology 75(5): 1299-1303.

- Chong J. 1984. Contribución a la taxonomía de *Genypterus blacodes* (Schneider, 1801) (Osteichthyes, Ophidiiformes). Ciencia y Tecnología del Mar 8: 27-39.

- Chong J. 1993. Estimación de fecundidad y talla de primera madurez sexual del congrio dorado *Genypterus blacodes* en la Pesquería Sur-Austral

- Chong J & M Aguayo. 1990. Determinación de edad y estimación de los parámetros de crecimiento del congrio dorado, *Genypterus blacodes* (Schneider, 1801) (Osteichthyes, Ophidiidae) en el Pacífico Sur Oriental. Biología Pesquera 19: 55-67.

- Clark M. 1985. (a). The food and feeding of seven fish species from the Campbell Plateau, New Zealand. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research 19: 339-363.

- Clark M. 1985. (b). Feeding relationships of seven fish species from the Campbell Plateau, New Zealand. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research 19: 365-374.

- Cochran M & S Ellner. 1992. Simple methods for calculating age-based life history parameters for stage-structured populations. Ecological Monographs 62 (3): 345-364.

- Colman JA. 1995. Regional morphometric variation in ling (*Genypetrus blacodes*) in New Zealand waters. New Zealand of Journal of Marine and Freshwater Research 29: 163-173.

- de Angelis DL & LJ Gross. 1992 Individual-based models and approaches in ecology. Chapman and Hall, New York.

- de Kroon H, Plasier A, van Groenendael J & H Caswell. 1986. Elasticity: The relative contribution of demographic parameters to population growth rate. Ecology 67: 1427-1431.

- FAO. 1982. Métodos de recolección y análisis de datos de talla y edad para la evaluación de poblaciones de peces. FAO, Circulares de Pesca, (736): 101 p.

- Frauenthal J. 1988. Analysis of Age-Structure Models. In: Hallam TG & S Levin (Ed). Mathematical Ecology. An Introduction. Biomathematics Text 17. Springer-Verlag. New York.

- Froese R & D Pauly. 2001. FishBase. World Wide Web electronic publication. <www.fishbase.org>

- Fundación Chile. 2002. <http://www.fundacionchile.cl>

- Geroge-Nascimento M & H Arancibia. 1994. La fauna parasitaria y morfometría de la merluza austral *Merluccius australis* (Hutton) como indicadores de unidades de stock. Biología Pesquera 23: 31-47.

- Getz WM. 1991. A unified approach to multispecies modeling. Natural Resource Modeling 5: 393-421.

- Getz WM. 1993. Metaphysiological and evolutionary dynamics of populations exploiting constant and interactive resources: *r-K* selection revisited. Evolutionary Ecology 7: 287-305.

- Getz WM. 1994 A metaphysiological approach to modeling ecological populations and communities. In: Levin SA (Ed.) Frontiers in mathematical biology. Lecture Notes in Biomathematics 100: 411-442. Springer-Verlag, New York.

- Getz WM & N Owen-Smith. 1999. A metaphysiological population model of storage in variable environments. Natural Resource Modeling (in press).

- Groenendael J van, de Kroon H & H Caswell. 1988. Projection Matrices In Population Biology. Trends Ecology Evolution 3 (10): 264-269.

- Gurney WSC, McCauley E, RM Nisbet & WW Murdoch. 1990. The physiological ecology of *Daphnia*: A dynamic model of growth and reproduction. Ecology 71: 716-732.

- Gutiérrez AP. 1992. Physiological basis of ratio-dependent predator-prey theory: The metabolic pool model as a paradigm. Ecology 73: 1552-1563.

- Gutiérrez AP & JU Baumgaertner. 1984. Multitrophic level models of predator-prey-energetics: I. Age specific energetics models-pea aphid Acyrthosiphon pisum (Harris) (Homoptera: Aphididae) as an example. Canadian Entomologist 116: 924-932.

- Gutiérrez AP, NJ Mills, SJ Schreiber & CK Ellis. 1994. A physiologically based tritrophic perspective on bottom-up-top-down regulation of populations. Ecology 75: 2227-2242.

- Hacunda J. 1981. Trophic Relationships among demersal fishes in a Coastal Area of the Gulf of Maine. Fishery Bulletin 79 (4): 775-788.

- Hilborn R & C Walters. 1992. Quantitative Fisheries Stock Assessment: Choice, Dynamics and Uncertainty, 570 p. Chapman and Hall, Inc. New York

- Hoppensteadt F. 1982. Population Mathematics. In: Marcus-Roberts H & M Thompson (Ed). Life Science Models, 366 p. Springer-Verlag. New York.

- Horn P. 1993. Growth, age structure, and productivity of ling, *Genypterus blacodes* (Ophidiidae), in New Zealand waters. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research 27: 385-397.

- IFOP. 2001. <http.www.ifop.cl>.

- Jørgensen SE. 1993. Fundamentals of Ecological Modelling. 2nd Ed. Elsevier. Amsterdam.

- Kirkland S & M Neumann. 1990. Convexity and Concavity of the Perron root and vector of Leslie Matrices with applications to a Population Model, 26 p. Manuscrito.

- Lagler K, Bardach J, Miller R & D Passino. 1977. Ictiología.489 p. AGT Editor S.A. México D.F.

- Law R & M Edley. 1990. Transient Dynamics of Populations with Age- and Size-Dependent Vital Rates. Ecology 71 (5): 1863-1870.

- Lefkovitch LP. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. Biometrics 21(1): 1-18.

- Leslie HP. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. Biometrika 33(3): 183-212.

- Leslie HP. 1948. Some further notes on the use of matrices in population mathematics. Biometrika 35(3-4): 213-245.

- Levin L, Caswell H, Bridges T, DiBracco C, Cabrera D & G Plaia. 1996. Demographic responses of estuarine polychaetes to pollutants: Life table responses experiments. Ecological Applications 6(4): 1295-1313.

- Lima M & FM Jaksic. 1999. Population dynamics of three Neotropical small mammals: Time series models and the role of delayed density-dependence in population irruptions. Australian Journal of Ecology 24: 25-34.

- Lomnicki A. 1992. Population ecology from the individual perspective. In: de Angelis DL & LJ Gross (eds.) Individual-based models and approaches in ecology. Routledge, Chapman and Hall, New York, pp. 3-17.

- Manly BFJ. 1997. Randomization Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology. Second Edition, 399 p. Chapman & Hall, London.

- McCauley E, WW Murdoch, RM Nisbet & WSC Gurney. 1990. The physiological ecology of *Daphnia*: Development of a model of growth and reproduction. Ecology 71: 703-715.

- Metz JAJ & O Diekmann. 1986. The dynamics of physiologically structured populations. Lecture Notes in Biomathematics 68, Springer-Verlag, Berlin.

- Mitchell SJ. 1984. Feeding of ling *Genypterus blacodes* (Bloch & Schneider) from 4 New Zealand offshore fishing grounds. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research 18: 265-274.

- Myers RA & G Mertz. 1997. Maximum population growth rates and recovery times for Atlantic cod, *Gadus morhua*. Fishery Bulletin 95:762-772.

- Nisbet RM & SN Wood. 1996. Estimation of copepod mortality rates. Ophelia 44: 157-169.

- Ohman MD & SN Wood. 1995. The inevitability of mortality. ICES Journal of Marine Science 52: 517-522.

- Ohman MD & SN Wood. 1996. Mortality estimation for planktonic copepods: *Pseudocalanus newmani* in a temperate fjord. Limnology and Oceanography 41(1): 126-135.

- Ojeda V, Peñailillo T & M Aguayo. 1986. Estimación de la tasa instantánea de mortalidad natural de algunas especies demersales explotadas en la zona Sur Austral de Chile (*Merluccius australis, Macruronus magellanicus* y *Genypterus blacodes*). En: Arana P (ed) La pesca en Chile, 358 p. Escuela de Ciencias del Mar, UCV.

- Oli MK, Slade NA & FS Dobson. 2001. Effect of density reduction on Uinta Ground Squirrels: Analysis of Life Table Response Experiments. Ecology 82 (7): 1921-1929.

- Payá I, Ehrhardt N, Pool H, Aguayo M, Ojeda V & R Céspedes. 2000. Estrategias de explotación de merluza del sur y congrio dorado en la zona sur-austral bajo incertidumbre del tamaño y rendimiento sustentable del stock. Informe Final. Informes Técnicos FIP. FIP-IT / 97-14.

- Pereiro JA. 1993. Consideraciones generales sobre la dinámica de poblaciones sometidas a pesca. Boletín Instituto Español de Oceanografía 9 (1): 57-74.

- Pérez G. 2000. Cambios en la abundancia relativa de las principales especies capturadas en la pesquería demersal austral durante el período 1992-1996. Tesis para optar al grado de Licenciado en Biología Marina y al Título Profesional de Biólogo Marino. Universidad de Valparaíso, 96 p.

- Pontes M. 2002. Marenostrum. < http://marenostrum.org/>.

- Punt AE & DW Japp. 1994. Stock assessment of the kingklip *Genypterus capensis* off South Africa. South African Journal Marine Science 14: 133-149.

- Ramos-Jiliberto R & E González-Olivares. 2000. Relating behavior to population dynamics: a predator-prey metaphysiological model emphasizing zooplankton diel vertical migration as an inducible response. Ecological Modelling 127: 221-233.

- Ramos-Jiliberto R, González-Olivares E & F Bozinovic. 2002. Population-Level Consequences of Antipredator Behavior: A Metaphysiological Model Based on the Functional Ecology of the Leaf-Eared Mouse. Theoretical Population Biology 62: 63-80.

- Renzi M. 1986. Aspectos biológico-pesqueros del abadejo (*Genypterus blacodes*). Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero 6: 5-19.

- Ricker WE. 1977. The Historical Development. In: Gulland JA (Ed) Fish Population Dynamics, 372 p. John Wiley and Sons, Inc. Chichester.

- Rodríguez J. 2001. Ecología, 411 p. Ediciones Pirámide. Madrid.

- Rorres C & H Anton. 1979. Aplicaciones de Algebra Lineal, 256 p. Editorial Limusa. México.

- Russell RW. 1999. Comparative Demography and Life History Tactics of Seabirds: Implications for Conservation and Marine Monitoring. American Fisheries Society Symposium 23: 51-76.

- SERNAP. 1983. Anuario Estadístico de Pesca 1982, 99 p. Servicio Nacional de Pesca.

- SERNAPESCA. 2000. Anuario Estadístico de Pesca 2000, 194 p. Servicio Nacional de Pesca.

- Sparre P & SC Venema. 1997. Introducción a la Evaluación de Recursos Pesqueros Tropicales. Parte 1. Manual. FAO Documento Técnico de Pesca. N°306. 1. Rev.2, 420 p.

- SUBPESCA. 2001. Informe Sectorial Pesquero enero-mayo 2001, 17 p. Subsecretaría de Pesca.

- Townsend CR, Harper JL & M Begon. 1999. *e*.cology Home Page. <http://www.blackwellscience.com/e.cology/index_t.html>

- Villalba C & J Fernández. 1986. Tres nuevas especies de *Aporocotyle* Odhner, 1900 (Digenea: Sanguinicolidae) parásitas de *Genypterus* spp en Chile (Pisces: Ophidiidae). Revista de Biología Marina 22 (2): 125-139.

- Warwick RM. 1986. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. Marine Biology 92: 557-562.

- Wood SN. 1994. Obtaining birth and mortality patterns from structured population trajectories. Ecology Monographs 64 (1): 23-44.

- Yodzis P. 1989. Introduction to Theoretical Ecology, 384 p. Harper & Row Publishers. New York.

- Young Z, Aranda E, Salas R & C Lea-Plaza. 1984. Perfiles Indicativos del Sector Pesquero Nacional: Recursos, Tecnología, Producción y Mercado, 121 p. Corporación de Fomento de la Producción / IFOP (AP 85/13).

Anexo

Tabla 2. Estimaciones de abundancias de hembras de congrio dorado por clase de edad para el período 1982-98.

Edad	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998
3	5581084	4934704	5341955	5321291	5162019	4822127	4694508	4188659	3764294	3265269	3918426	4318537	4227342	3763139	3647636	2648301	389267
4	4122003	4337229	3807827	4139875	4138723	4008754	3641684	3594797	3246629	2899182	2515765	3036599	3362023	3279741	2921330	2839808	2052027
5	2603372	3189590	3336506	2933053	3187728	3176146	3027149	2701571	2688492	2416829	2185279	1908836	2355682	2584412	2530516	2268028	2178288
6	1881229	1994115	2448296	2505872	2210033	2394931	2340995	2117740	1940041	1844795	1708662	1588010	1461239	1767001	1974401	1931160	1660315
7	1118782	1421540	1510805	1801303	1837448	1643428	1742665	1497505	1353804	1260918	1224722	1182598	1164227	1052522	1281863	1460415	1378427
8	1123025	821563	1049609	1083710	1263190	1301812	1144288	1070176	897734	785495	789459	773610	833363	773608	654612	905367	990680
9	763342	822895	589614	724929	750770	833115	839403	670812	544671	441806	426950	487581	463704	512266	428989	411962	578568
10	655757	524085	575832	370963	486824	470658	506044	437768	289430	225663	218990	248532	255614	260249	251367	226805	209773
11	489082	417543	340282	355748	239202	287921	289476	250313	180373	106761	97549	128430	118835	136268	122647	100325	102167
12	356864	295509	274274	220251	243363	133681	165692	125366	97200	68112	44590	49665	67209	58730	45235	68348	48482
13	344913	217930	191187	188576	153640	150420	69260	85940	44165	33622	30279	20414	16764	35585	17858	17727	48092
14	120243	227737	130718	130458	134144	88015	91221	24346	24744	14082	13446	14320	5605	8729	17942	11111	11730